

**Р. В. Шаламов, Ю. В. Дмитрієв,
В. І. Підгірний**

БІОЛОГІЯ

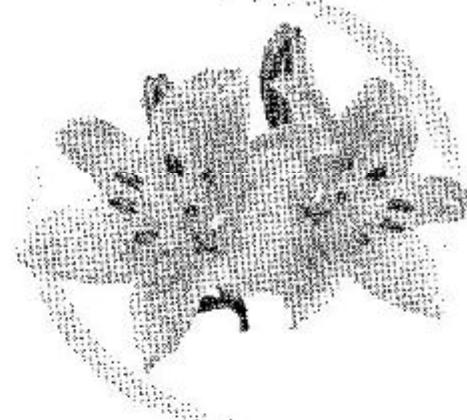
Комплексний довідник



Р. В. Шаламов, Ю. В. Дмитрієв,
В. І. Підгірний

БІОЛОГІЯ

Комплексний довідник



ВИДАВНИЦТВО
РАНОК

«Веста»
2009

1
3
4
5

9
11
12
22
34
48
83

17
21
23
24
25
26
27
29
29
30
31

55
56
58
59

3

Рецензенти:

А. Ю. Утевський, канд. біол. наук, доцент кафедри зоології біологічного факультету ХПУ ім. В. Н. Каразіна;

В. В. Мясоедов, д-р мед. наук, професор, завідуючий кафедрою медичної біології ХДМУ;

Л. Г. Медник, учитель біології ФМЛ № 27 м. Харкова

Шаламов Р. В.

Ш18 **Біологія: Комплексний довідник** / Р. В. Шаламов, Ю. В. Дмитрієв, В. І. Підгірний. 2-ге вид.— Х.: Веста: Вид-во «Ранок», 2009.— 624 с.

ISBN 978-966-08-1127-0.

Видання містить довідкові матеріали з усіх розділів широкого курсу біології — біології та біохімії клітини, ембріології, вітчоврення та індивідуального розвитку організму, генетики, мікробіології, ботаніки, мікології, зоології, біології людини, екології, інформація про біосферу, еволюцію. Інформація, подана в довіднику, супроводжується великою кількістю схем та ілюстрацій.

Довідник призначений для абитурієнтів, учнів загальноосвітніх навчальних закладів біологічного та медичного профілю, студентів вищих навчальних закладів.

УДК 37.015.2

ББК 28.0м2

Навчально-довідкове видання

ШАЛАМОВ Руслан Васильович
ДМИТРІЄВ Юрій Віталійович
ПІДГІРНИЙ Владислав Ігорович

БІОЛОГІЯ

Комплексний довідник

Код Х2007У. Підписано до друку 17.10.2008. Формат 60x90/16. Папір друкарський.
 Гарнітура Шкільна. Друк офсетний. Ум. друк. арк. 39,0. Зам. № 2171/382

Видано за ліцензією ТОВ Видавництво «Ранок».
 ТОВ «Веста». Свідоцтво ДВ № 2540 від 26.06.2006. 61064 Харків, вул. Басушина, 8а.
 Для листів: 61045 Харків, в/с 3255. Е-mail: office@ranok.kharkov.ua
 Тел. (057) 719-68-65, тел./факс (057) 719-68-67.
 З питань реалізації: (057) 712-91-44, 712-90-87. Е-mail: comsales@ranok.kharkov.ua
 «Книга почитою»: (057) 717-74-55, (067) 545-53-73. Е-mail: pochta@ranok.kharkov.ua.
www.ranok.com.ua

Виготовлено у ТОВ «Навчальний друк».
 Україна, 52300, Харківська обл., м. Дергачі, вул. Петровського, 163а.
 Тел./факс: 8 (05763) 321-99. Е-mail: n_druk@ukr.net
 Свідоцтво: серія ХК № 68 від 10.06.2002 р.

© Р. В. Шаламов, Ю. В. Дмитрієв,
 В. І. Підгірний, 2009
 © О. В. Крутак, іл., 2009
 © ТОВ Видавництво «Ранок», 2009

ISBN 978-966-08-1127-0

Вступ

Рівні організації живої матерії.....	13
Основні властивості живих організмів.....	14
Методи біологічних наук.....	15

БІОЛОГІЯ КЛІТИНИ

Хімічний склад клітини

Хімічні елементи.....	19
Неорганічні речовини.....	21
Вода.....	21
Мінеральні солі.....	22
Органічні речовини	22
Білки.....	23
Вуглеводи	34
Нуклеїнові кислоти	38
Ліпіди.....	43

Будова клітини

Плазматична мембрана.....	47
Цитоплазма та клітинні органели.....	51
Ендоплазматичний ретикулум (ЕР).....	53
Апарат Гольджі (АГ)	54
Лізосоми	55
Рибосоми	56
Мітохондрій	57
Клітинний центр (центросома).....	59
Органоїди руху	59
Ядро	60
Особливості будови рослинної клітини	61

ДНК: організація, реплікація, транскрипція, репарація

Організація ДНК	65
Генетичний код	66
Структура гена	68
Реплікація ДНК	69

Репарація ДНК.....	72
Транскрипція ДНК.....	73
Відтворення клітин	
Клітинний цикл.....	75
Мітоз.....	76
Мейоз.....	79
Обмін речовин у клітині	
Обмін вуглеводів	83
Енергетичний обмін вуглеводів	83
Пластичний обмін вуглеводів у гетеротрофних організмів.....	88
Пластичний обмін вуглеводів у фототрофних організмів – fotosинтез.....	89
Енергетичний обмін жирів.....	93
Енергетичний обмін жирів	93
Пластичний обмін жирів.....	94
Обмін білків.....	94
Пластичний обмін – синтез білка	94
Внутрішньоклітинний транспорт і катаболізм білків	101

ВІДТВОРЕННЯ Й ІНДИВІДУАЛЬНИЙ РОЗВИТОК ОРГАНІЗМІВ

Розмноження організмів	
Нестатеве розмноження.....	105
Статеве розмноження.....	106
Чергування поколінь і зміна ядерних фаз	107
Особливості статевого розмноження тварин.....	110
Ембріональний розвиток тварин	
Дроблення зиготи	118
Бластула	119
Гаструла	120
Органогенез	122
Зародкові оболонки	123
Особливості ембріонального розвитку ссавців.	
Рушійні сили ембріогенезу	124
Постембріональний розвиток організмів	
Способи відтворення.....	128
Постембріональний розвиток	129
Старіння і смерть організмів.....	132

ГЕНЕТИКА ТА СЕЛЕКЦІЯ	
Закономірності успадкування ознак	
Методи генетики	135
Ознаки	135
Хромосомна теорія спадковості	136
Моногібридне схрещування. Закони Менделя	137
Аналізуюче схрещування	142
Дигібридне схрещування	143
Взаємодія генів	145
Полігенне (полімерне) успадкування	147
Зчеплене успадкування	148
Успадкування, зчеплене зі статтю	151
Цитоплазматична спадковість	153
Медико-генетичне консультування	154

Мінливість

Неспадкова (модифікаційна) мінливість	155
Спадкова (генотипна) мінливість	156
Генетика популяцій. Закон Харді–Вайнберга	160
Задачі з генетики	161

Основи селекції

Історія селекції	167
Методи селекції	170

СИСТЕМА ОРГАНІЧНОГО СВІТУ

Віруси	
Будова вірусів	175
Розмноження вірусів	176
Типи вірусних інфекцій	179
Вірус імунодефіциту людини	179
Царство дроб'янки	
Бактерії	181
Ціанобактерії (синьо-зелені водорості)	186
Царство Рослини	
Тканини рослинного організму	187
Передумови утворення тканин у процесі еволюції	189
Органи рослин	190
Брунька	192
Стебло	194
Корінь	201

Листок	208
Квітка	215
Суцвіття	219
Плід	221
Розмноження рослин	223
Нестатеве розмноження	223
Статеве розмноження	224
Вегетативне розмноження	225
Розмноження покритонасінних рослин	226
Проростання насіння	232
Систематика рослин	
Нижчі спорові рослини – водорості	233
Відділ Зелені водорості	233
Відділ Діатомові водорості	235
Відділ Бурі водорості	236
Відділ Червоні водорості	237
Вищі спорові рослини	237
Відділ Мохоподібні	237
Відділ Плауноподібні	239
Відділ Хвощеподібні (Членисті)	240
Відділ Папоротеподібні	241
Насінні рослини	243
Відділ Голонасінні	243
Відділ Покритонасінні (Квіткові)	246
Царство Гриби	
Гриби	249
Лишайники	252
Царство Тварини	
Підцарство Найпростіші, або Одноклітинні	
Тип Саркомастигофори	257
Клас Саркодові	257
Клас Радіолярії, або Променяки	260
Клас Джгутикові	260
Тип Споровики	262
Тип Інфузорії	264
Підцарство Багатоклітинні	
Тип Губки	
Тип Кишковопорожнинні	271
Клас Гідроїдні	271

Клас Сцифоїдні	275
Клас Коралові поліпи	277
Тип Плоскі Черви	278
Клас Війчасті черви, або Турбеллярії	280
Клас Сисуни (Трематоди)	281
Клас Стьожкові черви (Цестоди)	284
Тип Круглі черви	287
Тип Кільчасті черви, або Кільчаки	290
Тип Молюски	295
Клас Черевоногі, або Слимаки	297
Клас Двостулкові	299
Клас Головоногі	303
Тип Членистоногі	307
Клас Ракоподібні	310
Клас Павукоподібні	315
Клас Комахи	326
Тип Хордові	327
Підтип Безчерепні	327
Клас Ланцетники	329
Підтип Личинкохордові, або Покривники	329
Клас Асцидії	329
Підтип Черепні, або Хребетні	330
Клас Круглороті	331
Клас Хрящові риби	333
Клас Кісткові риби	339
Клас Земноводні, або Амфібії	345
Клас Плезууни, або Рептилії	354
Клас Птахи	360
Клас Ссавці, або Звірі	369

БІОЛОГІЯ ЛЮДИНИ

Тканини, органи, системи органів	385
Тканини	386
Епітеліальна тканіна	387
Сполучна тканіна	388
М'язова тканіна	389
Нервова тканіна	390
Органи та їх системи	390
Опорно-рухова система	391
Кістки	391

Скелет.....	395
Скелетні м'язи.....	399
Нервова система	404
Будова нейрона і проведення нервового імпульсу.	
Нерви	404
Центральна нервова система. Спинний мозок.....	408
Центральна нервова система. Головний мозок	410
Периферійна нервова система (ПНС).....	415
Вегетативна нервова система.....	416
Аналізатори (сенсорні системи).....	417
Зоровий аналізатор	417
Слуховий аналізатор	422
Орган рівноваги (вестибулярний апарат)	426
Смаковий аналізатор.....	427
Нюховий аналізатор.....	428
Ендокринна система.....	428
Гіпофіз і гіпоталамус.....	429
Щитоподібна залоза.....	430
Надниркові залози	431
Підшлункова залоза.....	432
Статеві залози.....	432
Травна система.....	435
Органи травлення.....	435
Обмін речовин	448
Харчування	452
Внутрішнє середовище організму	455
Тканинна рідина	455
Кров.....	456
Кровообіг.....	466
Серце.....	466
Кровоносні судини.....	472
Кола кровообігу.....	474
Перша допомога у разі кровотечі.....	477
Лімфа. Лімфообіг	478
Дихальна система	479
Будова органів дихання.....	479
Газообмін у легенях.....	481
Механізм дихання	482
Регуляція дихання	483
Гігієна органів дихання	484

Система виділення	484
Будова нирки. Утворення сечі.....	485
Регуляція роботи нирок.....	488
Порушення роботи системи виділення.....	490
Шкіра	491
Функції шкіри	491
Будова шкіри.....	491
Волосся	493
Потові залози	493
Нігти.....	494
Рецепторний апарат шкіри	494
Статева (Репродуктивна) система. Онтогенез	495
Чоловічі статеві органи	495
Жіночі статеві органи	497
Дозрівання яйцеклітини	498
Менструальний цикл.....	499
Запліднення і розвиток зародка.	
Вагітність і пологи	501
Періоди життя людини	503
Тривалість життя, старіння, смерть	504
Вища нервова діяльність	
Рефлекси	506
Безумовні рефлекси	506
Умовні рефлекси	507
Пам'ять, механізми пам'яті	512
Види та форми пам'яті	512
Механізми пам'яті	513
Сон і сновидіння	513
Фізіологічний сон	513
Гіпнотичний сон	515
Летаргійний сон	516
Особливості ВНД людини	516
Перша та друга сигнальні системи	516
Свідомість	518
ЕКОЛОГІЯ І ВЧЕННЯ ПРО БІОСФЕРУ	
Основи екології	
Екологічні чинники	521
Абіотичні чинники	521
Біотичні чинники	524

Антропогенні чинники.....	526
Дія чинників середовища	527
Поняття «вид» і «популяція»	528
Вид.....	528
Популяція.....	528
Угруповання й екосистеми.....	529
Приклади біогеоценозів	530
Потік речовини й енергії в біогеоценозах	531
Взаємозв'язки організмів у біогеоценозах.....	534
Екологічна ніша.....	540
Зміна біогеоценозів	541
Штучні біогеоценози (агроценози).....	542
Біосфера, її структура та функції	
Структура та властивості біосфери	543
Колообіг речовин і енергії в біосфері.....	545
Колообіг Карбону	547
Колообіг Нітрогену	547
Колообіг Фосфору	549
Колообіг Сульфуру.....	549
Роль ґрунту в біосфері та колообігу речовин.....	550
Біосфера та людина: природа в небезпеці	
Ерозія ґрунтів.....	551
Підвищення рівня ґрунтових вод	551
Використання корисних копалин	552
Забруднення атмосфери.....	552
Забруднення гідросфери	553
Знищення тварин і рослин.....	553

ЕВОЛЮЦІЯ ОРГАНІЧНОГО СВІТУ

Еволюційне вчення

Історія розвитку еволюційних ідей	557
Еволюційні уявлення до Ч. Дарвіна.....	557
Чарлз Дарвін і його еволюційне вчення.....	559
Основні положення еволюційної теорії	560
Боротьба за існування	561
Природний добір	562
Мінливість	564
Відносна пристосованість видів.....	564

Дрейф генів	567
Популяційні хвилі	568
Штучний добір.....	569
Мікроеволюція і видоутворення	569
Ізоляція	570
Дивергенція і конвергенція	572
Видоутворення	574
Макроеволюція	575
Головні напрями еволюції.....	576
Докази еволюції	578
Дані палеонтології	578
Дані порівняльної анатомії.....	579
Дані порівняльної ембріології.....	580
Дані біогеографії	582
Дані порівняльної біохімії	584

Виникнення і розвиток життя на Землі

Походження життя	585
Історичний розвиток органічного світу	588
Архейська ера	589
Протерозойська ера	591
Палеозойська ера.....	592
Мезозойська ера	595
Кайнозойська ера	599

Походження людини

Біологічні особливості людини	601
Еволюція антропоїдів	603
Антропоїди	603
Ранні гомініди	604
Австралопітеки.....	606
Людина уміла (<i>Homo habilis</i>)	607
Людина прямоходяча (<i>Homo erectus</i>)	608
Неандертальська людина (<i>Homo sapiens neanderthalensis</i>)	609
Люди сучасного типу (кроманьонці) (<i>Homo sapiens sapiens</i>)	610
Зростання народонаселення	611
Раси людини	612
Предметний покажчик	614
Література	624

ВСТУП

Термін **біологія** був запропонований видатним французьким природодослідником і еволюціоністом Ж. Б. Ламарком у 1802 р. для позначення науки про життя як особливе явище природи. Сьогодні біологія є комплексом наук, що вивчають живу природу, закони її існування та розвитку. Вона характеризується високою спеціалізацією дисциплін, що входять до її складу, й одночасно їхньою тісною взаємодією. Одними з перших у біології сформувалися комплексні науки, які описують життєдіяльність об'єктів живої природи: **ботаніка** — наука про рослини, **зоологія** — наука про тварин, **анатомія людини** — наука про будову людського тіла, **морфологія** — наука про форму та будову організмів. У міру накопичення знань у межах кожної з них сформувалися вужчі дисципліни: у ботаніці — **альгологія** (наука про водорості), **бріологія** (наука про мохи) тощо; у зоології — **ентомологія** (наука про комах), **орнітологія** (наука про птахів), **арахнологія** (наука про павуків) тощо. У самостійні науки виділилися **мікробіологія** та **вірусологія**.

Різноманітність організмів і розподіл їх за групами на підставі певних критеріїв вивчає **систематика**. Дослідженням історії органічного світу займається **палеонтологія** та її галузі — **палеозоологія** та **палеоботаніка**. Спосіб життя живих істот та їх взаємодію із середовищем існування розглядає **екологія**. Закономірності індивідуального розвитку організмів досліджує **біологія розвитку**.

З розвитком нових методів дослідження з'являються **фізіологія**, яка вивчає функції біологічних систем, **цитологія**, що розглядає будову клітини, **генетика**, яка описує закономірності спадковості та мінливості ознак. У ХХ ст. на межі з суміжними науками (фізикою, хімією, математикою) виникли нові біологічні напрями — **молекулярна біологія** і **біохімія**, які досліджують молекулярні основи життя, **гена та інженерія**, яка створює живі організми за допомогою маніпуляцій з генетичним матеріалом, **біофізика**, що описує фізичні закономірності в біології, **радіобіологія**, що вивчає дію радіоактивного випромінювання на живі об'єкти.

Рівні організації живої матерії

Для будь-якої живої природи характерна складна ієрархічна супідядність рівнів організації її структур.

Молекулярний рівень. Будь-яка жива система складається з біологічних макромолекул — нуклеїнових кислот, білків, полісахаридів та інших органічних речовин. З цього рівня починаються різноманітні процеси життєдіяльності організмів: обмін речовин, перетворення енергії, передача спадкової інформації.

Клітинний рівень. Клітина є структурно-функціональною одиницею всіх живих організмів, існуючих на Землі (виняток становлять віруси). На клітинному рівні сполучаються процеси передачі інформації та перетворення речовин і енергії.

Організмовий рівень. Елементарною одиницею організмового рівня є особина (індивід), яка розглядається в розвитку — від моменту зародження до припинення існування — як жива система. На цьому рівні вивчають особину та властиві їй як цілому риси будови та поведінки.

Популяційно-видовий рівень. *Популяція* – надорганізмова система, в якій здійснюються елементарні еволюційні перетворення. На цьому рівні вивчають чинники, що впливають на чисельність популяцій, проблему збереження зникаючих видів, чинники мікроеволюції.

Біогеоценотичний рівень. На цьому рівні здійснюється взаємодія організмів між собою і з чинниками неживої природи, що визначають їх чисельність, видовий склад і продуктивність.

Біосферний рівень. *Біосфера* – сукупність усіх біогеоценозів, система, що охоплює всі явища життя на нашій планеті. На цьому рівні відбувається колообіг речовин і перетворення енергії, пов'язані з життедіяльністю всіх живих організмів.

Основні властивості живих організмів

Єдність хімічного складу. До складу живих організмів входять ті ж хімічні елементи, що й до об'єктів неживої природи. Проте співвідношення елементів у живому та неживому неоднакове. Живі організми на 98 % складаються з Карбону, Гідрогену, Оксигену і Нітрогену.

Обмін речовин і енергії. Важлива ознака живих систем – використання зовнішніх джерел речовини й енергії у вигляді їжі, світла тощо. Через живі системи проходять потоки речовин і енергії, отже, вони є відкритими. Основу обміну речовин складають взаємопов'язані і збалансовані процеси *асиміляції* (*анаболізму*) – синтезу з витратою енергії, і *дисиміляції* (*катаболізму*) – розпаду з виділенням енергії. Обмін речовин забезпечує відносну сталість хімічного складу організмів.

Самовідтворення. Існування кожної окремо взятої біологічної системи обмежене в часі. Підтримка життя пов'язана із самовідтворенням, завдяки якому життя виду не припиняється. В основі відтворення лежить спадковість – влас-

тивість перенесення інформації про ознаки організму від батьківської особини до дочірньої. Ця інформація закодована в структурі ДНК.

Мінливість. Відносна пристосованість організмів до середовища забезпечується мінливістю – здатністю набувати нових ознак і властивостей. Мінливість створює матеріал для природного добору.

Ріст і розвиток. Під ростом розуміється збільшення розмірів і маси особин із збереженням загальних рис будови. Ріст супроводжується розвитком, у результаті якого виникає новий якісний стан об'єкту. Розвиток живої форми матерії представлений індивідуальним та історичним розвитком. Протягом першого поступово і послідовно виявляються всі властивості організмів. Історичний розвиток супроводжується утворенням нового виду та прогресивним ускладненням життя.

Подразливість. Ця властивість виявляється активними реакціями живих організмів на зовнішню дію. Завдяки подразливості організми вибірково реагують на умови навколошнього середовища.

Дискретність. Будь-яка біологічна система складається з окремих взаємозв'язаних і взаємодіючих частин, які утворюють структурно-функціональну єдність.

Методи біологічних наук

Метод спостереження дає можливість аналізувати й описувати біологічні явища. Для того, щоб з'ясувати суть явища, необхідно перш за все зібрати фактичний матеріал та описати його. Цей метод значно поширеніший у зоології, ботаніці, екології.

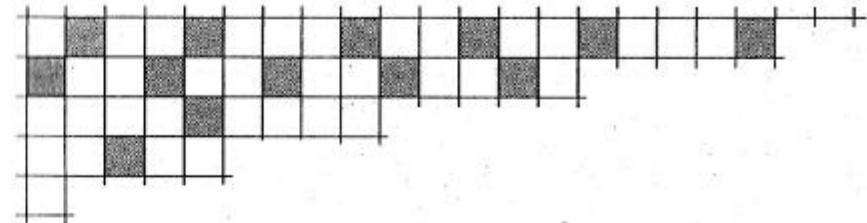
Порівняльний метод дозволяє через порівняння вивчати подібність і відмінність організмів

та їхніх частин. На його принципах заснована систематика, створена клітинна теорія.

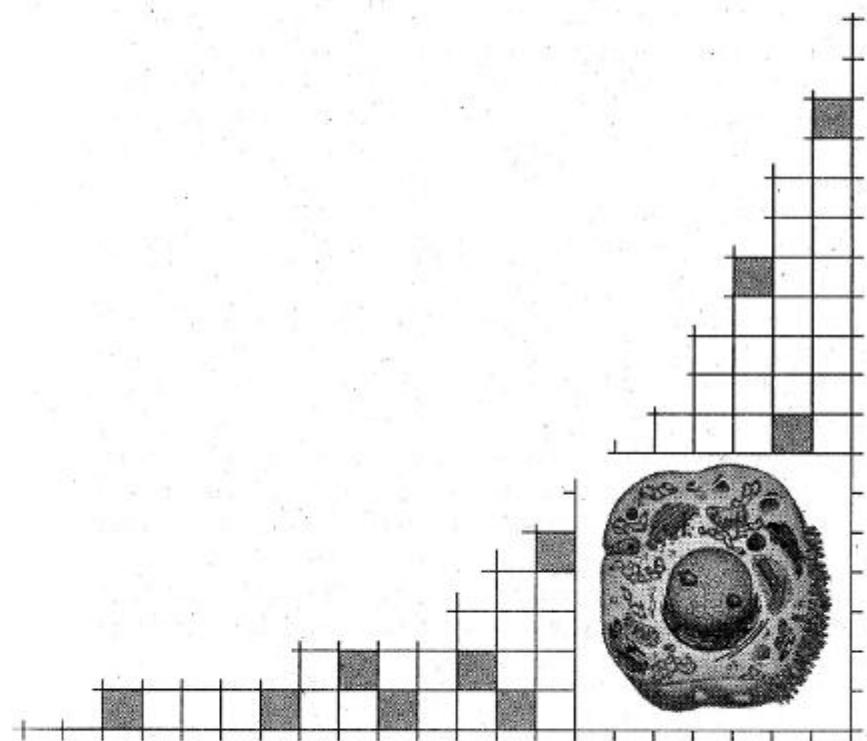
Історичний метод з'ясовує закономірності появи та розвитку організмів, становлення їхньої структури та функцій.

Експериментальний метод пов'язаний зі створенням ситуації, яка допомагає досліджувати властивості та явища живої природи. Цей метод дозволяє вивчити явища ізольовано й домогтися їх повторюваності під час відтворення експериментальних умов. Експеримент забезпечує глибше, порівняно з іншими методами, проникнення у суть явища.

Моделювання — це метод вивчення явища або процесу через відтворення його самого або його істотних властивостей у вигляді моделі.



БІОЛОГІЯ КЛІТИНИ



Клітина — елементарна одиниця живого. З відомих живих організмів тільки віруси є позаклітинними формами життя. Усі інші біологічні об'єкти побудовані з клітин — однієї (бактерії, найпростіші) або значної кількості (багатоклітинні тварини, рослини, гриби). Клітини різних організмів відрізняються за розмірами (від 0,5 мкм до 5 мм і більше), формою (видовжена, округла, неправильна), функціями (у багатоклітинних — опорна, видільна, захисна, транспортна тощо), тривалістю життя (від кількох годин до багатьох десятків років). Незважаючи на це клітини мають спільні властивості: здатність до самовідтворення та передачі генетичної інформації, обміну речовин, росту, розвитку, мінливості, подразливості.

Історія вивчення клітин почалася в 1665 р., коли англійський природодослідник Роберт Гук, вивчаючи під мікроскопом тонкий зріз корка, виявив, що він складається з маленьких комірок; це були перші клітини, побачені людиною. А через 200 років, у 1839 р., німецький фізіолог і цитолог Теодор Шванн сформулював основні положення клітинної теорії:

- клітина — мікроскопічна жива система, що є структурно-функціональною одиницею організму;
- нові клітини утворюються в результаті поділу або злиття раніше існуючих;
- для всіх клітин характерна єдність хімічного складу та метаболічних процесів;
- організм може складатися з однієї або безлічі клітин;
- багатоклітинні організми є системою клітин, які утворюють тканини й органи, пов'язані між собою гуморальними і нервовими типами регуляції;
- еволюція живих систем ішла шляхом ускладнення та диференціювання, від доядерних організмів до ядерних одноклітинних і далі до ядерних багатоклітинних.

ХІМІЧНІ ЕЛЕМЕНТИ

У живих клітинах виявлено понад 70 елементів періодичної системи Д. І. Менделєєва. За кількісним розподілом їх можна поділити на три групи.

Макроелементи (вміст понад 0,01 %): Карбон, Гідроген, Оксиген, Нітроген, Фосфор, Сульфур, Натрій, Кальцій, Калій, Магній, Хлор.

Мікроелементи (10–2–10–6 %): Ферум, Цинк, Манган, Кобальт, Купрум, Флуор, Йод.

Ультрамікроелементи (менше за 10–6 %): Бор, Літій, Алюміній, Силіцій, Станум, Кадмій, Арсен, Селен, Ванадій, Титан, Хром, Нікель, Рубідій тощо.

Макроелементи є компонентами органічних сполук, беруть участь в утворенні зв'язків між білковими молекулами, біоелектрических процесах. Мікроелементи забезпечують перебіг ферментативних реакцій, входять до складу гормонів і вітамінів, беруть участь у процесах дихання. Біодогічне значення багатьох ультрамікроелементів не встановлене.

Хімічні елементи в клітині

Елемент	Вміст (у % від сухої маси)	Функція
Карбон C	15–18	Основний структурний компонент усіх органічних сполук клітини
Оксиген O	65–75	Основний структурний компонент усіх органічних сполук клітини

Закінчення таблиці

Елемент	Вміст (у % від сухої маси)	Функція
Гідроген H	8–10	Основний структурний компонент усіх органічних сполук клітини
Сульфур S	0,15–0,20	Входить до складу деяких амінокислот, ферментів, коферментів
Нітроген N	1,5–3,0	Обов'язковий компонент амінокислот
Калій K	0,15–0,40	Основний внутрішньоклітинний катіон, необхідний для формування нервових імпульсів, м'язових скорочень
Кальцій Ca	0,04–2,00	Необхідний для скорочення м'язових клітин, екзоцитозу, передачі внутрішньоклітинних сигналів
Хлор Cl	0,05–0,10	Внутрішньоклітинний і позаклітинний аніон
Натрій Na	0,02–0,03	Основний позаклітинний катіон, необхідний для формування нервових імпульсів
Магній Mg	0,02–0,03	Входить до складу активного центру хлорофілу, необхідного для функціонування багатьох ферментів
Ферум Fe	0,010–0,015	Входить до складу активного центру гемоглобіну, цитохромів
Цинк Zn	0,0003	Входить до складу активного центру багатьох ферментів і ДНК-зв'язуючих білків
Купрум Cu	0,0002	Входить до складу цитохромів і деяких ферментів
Фосфор P	0,0001	Входить до складу нуклеїнових кислот, АТФ, НАДФ, фосфоліпідів
Йод I	0,0001	Компонент гормонів щитоподібної залози

НЕОРГАНІЧНІ РЕЧОВИНИ

До *неорганічних речовин*, що входять до складу живих клітин, належать вода та мінеральні сполуки — солі Натрію, Калію, Кальцію, Магнію тощо.

Вода

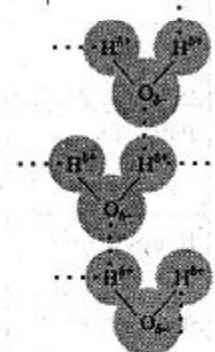
Вода є основною неорганічною речовиною клітини, її вміст коливається від 40 % (механічна тканина рослин, жирова тканина тварин) до 99 % (клітини медуз). Унікальні фізико-хімічні властивості води забезпечують її здатність виконувати різні функції.

Функції води

Метаболічна. Завдяки тому що в цілому нейтральна молекула води являє собою диполь (на атомах Гідрогену зосереджений позитивний заряд, на атомі Оксигену — негативний), вона є полярним розчинником, середовищем для біохімічних реакцій (гідроліз, гідратація) і кінцевим продуктом багатьох біохімічних реакцій, а також донором електронів під час фотосинтезу. Речовини, розчинні у воді, називаються *гідрофільними*, нерозчинні у воді — *гідрофобними*.

Транспортна. Вода забезпечує перенесення біологічних молекул усередині клітин, з клітин, до клітин, крізь клітини, є головним компонентом транспортної системи вищих рослин і кровоносної системи тварин. Це можливо завдяки тому, що вода — універсальний розчинник і має високий коефіцієнт поверхневого натягу.

Механічна. Оскільки вода практично нестислива, вона забезпечує пружний стан клітин і тканин рослин (*тургор*), є амортизатором під час механічних впливів на організм, послаблює тертя між дотичними поверхнями.



Водневі зв'язки між молекулами води

Терморегуляторна. Вода забезпечує рівномірний розподіл тепла, що виділяється під час екзотермічних процесів усередині організму, а під час випаровування з поверхні тіла тварин (потовиділення) або рослин (транспірація) охолоджує організм. Це досягається за рахунок того, що вода має високу питому теплопровідність і велику питому теплоту пароутворення. Завдяки цьому температура всього тіла теплокровних тварин практично однаакова, а її перепади зводяться до мінімуму.

Мінеральні солі

Розчинні солі Калію, Натрію, Кальцію забезпечують найважливішу властивість живих клітин — подразливість. Слабколужна реакція внутрішньоклітинного середовища зумовлюється фосфат- і гідрогенофосфатіонами, міжклітинної рідини та крові — карбонат- і гідрогенокарбонатіонами.

Нерозчинні мінеральні солі входять до складу міжклітинної речовини кісткової тканини, черепашок молюсків, найпростіших, скелета губок.

ОРГАНІЧНІ РЕЧОВИНИ

Близько 90 % сухої маси клітин припадає на чотири типи органічних молекул: **білки, ліпіди, вуглеводи, нуклеїнові кислоти.** Крім того, у менших кількостях у клітинах містяться інші органічні сполуки, що відіграють важливу роль у біохімічних процесах. До них належать органічні кислоти (піровиноградна, молочна, яблучна, лимонна, жирні кислоти — пальмітинова, стеаринова), пігменти (хлорофіл, білірубін) тощо.

Білки, нуклеїнові кислоти та полісахариди (крохмаль, цеюлоза, хітин, глікоген) називають **біополімерами**, або **макромолекулами**, оскільки вони складаються з великої кількості одиниць — **мономерів**. Мономерами білків є **амінокислоти**, мономерами нуклеїнових кислот — **нуклеотиди**, мономерами полісахаридів — **моносахариди**. Часто нуклеїнові кислоти називають **інформаційними полімерами**, оскільки вони є універсальними біологічними носіями інформації.

Білки

Білки — це біологічні полімери, мономерами яких є амінокислоти.

Функції білків

Структурна. Білки утворюють основу цитоплазми і входять до складу клітинних органел і мембрани. Сухожилля, суглобові зв'язки, кістки скелета, копита складаються з білків. Наприклад, білки колаген і еластин забезпечують пружність і пластичність шкіри, судин, зв'язок.

Каталична. Біологічні каталізатори, що прискорюють біохімічні реакції, називаються **ферментами**. Усі ферменти є білками. Кожний фермент каталізує одну або декілька однотипних реакцій, тому зв'язування фермента із субстратом (речовиною, що піддається ферментативному перетворенню) високоспецифічне. Ділянка молекули білка, яка відповідає за зв'язування із субстратом,

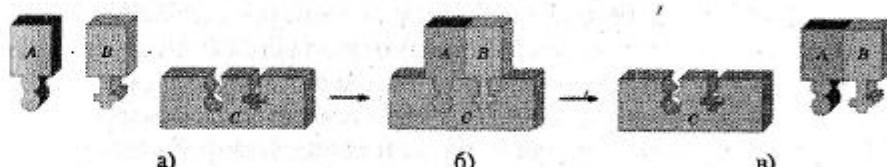


Схема ферментативної реакції: а) фермент (C) і субстрати (A, B); б) фермент-субстратний комплекс (ABC), в) фермент (C) і продукт реакції (AB)

Назви ферментів утворюються від назви субстрату з додаванням закінчення -аза, наприклад *пероксидаза, лактаза*

називається *активним центром*, а комплекс, що утворився при цьому, — *фермент-субстратним комплексом*. Суть каталізу полягає у зменшенні ферментом *енергії активації* (енергії, необхідної для вступу субстрату до реакції). Після завершення реакції комплекс розпадається. У процесі реакції фермент не піддається ані якісним, ані кількісним змінам.

Ферменти мають дуже високу активність, вони здатні послідовно каталізувати тисячі й навіть мільйони реакцій за секунду. При цьому вони функціонують у дуже вузькому інтервалі умов середовища й у разі їхньої зміни інактивуються.

Рухова. Будь-які форми активного руху в живій природі (робота м'язів, биття війок і джгутиків, рух хромосом під час клітинного поділу, внутрішньоклітинне переміщення цитоплазми) здійснюються скоротливими білковими структурами. Наприклад, основу поперечно-смугастої мускулатури складають білки актин і міозин, які переміщаються один щодо одного, що приводить до зміни лінійних розмірів м'яза.

Транспортна. Білок еритроцитів гемоглобін транспортує кисень від легенів до тканін і органів, сироватковий білок альбумін здійснює транспорт жирних кислот. Білки клітинних мембрани виконують вибіркове перенесення речовин (глюкози, амінокислот, іонів) через ліпідний бішар (див. с. 48–49).

Захисна. Захист організму від дії інфекції, що потрапила в нього, та підтримка гомеостазу забезпечується реакціями імунітету. Найважливішими чинниками гуморального імунітету є *антитіла* — білки, які маркірують чужорідні біополімери — антигени (див. с. 460). Згодом маркіровані антитілами антигени знищуються. Захисну функцію також виконують білки, що безпосередньо руйнують клітини (лізоцим слини) або блоку-

ють процеси біосинтезу (інтерферон в інфікованих вірусами клітинах).

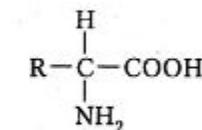
Регуляторна. Багато з гормонів є білками (інсулін, глюкагон, соматотропін). Вони регулюють перебіг фізіологічних процесів — ріст клітин, інтенсивність обміну речовин.

Запасюча. Білки здатні накопичуватися як запасний матеріал для живлення організму, що розвивається (яєчний альбумін, білки насіння рослин).

Енергетична. Білки розщеплюються для добування енергії у виняткових випадках, якщо в організмі в результаті тривалого голодування вичерпані запаси вуглеводів і жирів. Енергетична цінність 1 г білка складає близько 17 кДж.

Рецепторна. Багато білків на поверхні плазматичної мембрани клітин здатні пізнавати молекули певної структури. Специфічними рецепторами розпізнаються молекули гормонів і медіаторів (як правило, один рецептор може пізнавати тільки один тип молекул — рецептор адреналіну розпізнає тільки адреналін, рецептор інсуліну — тільки інсулін). Білкові рецептори на поверхні клітин імунної системи здатні пізнавати чужорідний антиген і запускати реакцію його знищенні.

Структура білків. У звичайній еукаріотичній клітині налічується близько 10 тис. різних білків, а загальна кількість відомих білкових молекул наближається до 50 тис. Усі ці білки складаються не більше ніж з двадцяти видів амінокислот. Амінокислоти є органічними молекулами, що мають загальну схему будови: вони містять *карбоксильну групу* —COOH й *аміногрупу* —NH₂, зв'язані з атомом Карбону. Індивідуальні властивості кожної амінокислоти визначаються радикалом R. Залежно від структури радикала всі амінокислоти поділяють на полярні та неполярні.



Загальна формула амінокислот

Амінокислоти, що входять до складу білків

Назва	Формула
Неполярні амінокислоти	
Аланін (Ала)	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{H}_3\text{C}-\text{C}-\text{COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$
Валін (Вал)	$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C} & \text{H} \\ & \\ & \text{CH}-\text{C}-\text{COOH} \\ & \\ \text{H}_3\text{C} & \text{NH}_2 \end{array}$
Лейцин (Лей)	$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C} & \text{H} \\ & \\ & \text{CH}-\text{H}_2\text{C}-\text{C}-\text{COOH} \\ & \\ \text{H}_3\text{C} & \text{NH}_2 \end{array}$
Ізолейцин (Іле)	$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C} & \text{H} \\ & \\ & \text{CH}-\text{CH}_2-\text{C}-\text{COOH} \\ & \\ \text{H}_3\text{C} & \text{NH}_2 \end{array}$
Метіонін (Мет)	$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C}-\text{S}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{C}-\text{COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$
Пролін (Про)	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{CH}_2-\text{C}-\text{COOH} \\ \\ \text{CH}_2 \quad \text{NH} \\ \\ \text{CH}_2 \end{array}$

Продовження таблиці

Назва	Формула
Фенілаланін (Фен)	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{C}_6\text{H}_5-\text{CH}_2-\text{C}-\text{COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$
Триптофан (Трп)	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{C}_6\text{H}_4-\text{CH}_2-\text{C}-\text{COOH} \\ \\ \text{N} \\ \\ \text{H} \end{array}$
Полярні амінокислоти	
Гліцин (Глі)	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{H}-\text{C}-\text{COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$
Цистеїн (Цис)	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{HS}-\text{CH}_2-\text{C}-\text{COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$
Лізин (Ліз)	$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{N}^+-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{C}-\text{COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$
Аргінін (Арг)	$\begin{array}{c} \text{H}_2\text{N}^+ & \text{H} \\ & \\ & \text{C}-\text{N}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{C}-\text{COOH} \\ & \\ \text{H}_2\text{N} & \text{H} \\ & \\ & \text{NH}_2 \end{array}$
Гістидин (Гіс)	$\begin{array}{c} \text{CH}-\text{N} & \text{H} \\ & \\ \text{NH}^+-\text{CH} & \text{C}-\text{CH}_2-\text{C}-\text{COOH} \\ & \\ \text{NH}_2 & \text{NH}_2 \end{array}$

Закінчення таблиці

Назва	Формула
Аспарагін (Асн)	$\text{H}_2\text{N}-\overset{\text{O}}{\diagdown} \text{C}-\text{CH}_2-\overset{\text{H}}{\underset{\text{NH}_2}{\text{C}}}-\text{COOH}$
Аспарагінова кислота (Асп)	$\text{HOOC}-\text{CH}_2-\overset{\text{H}}{\underset{\text{NH}_2}{\text{C}}}-\text{COOH}$
Глутамін (Глн)	$\text{H}_2\text{N}-\overset{\text{O}}{\diagdown} \text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\overset{\text{H}}{\underset{\text{NH}_2}{\text{C}}}-\text{COOH}$
Глутамінова кислота (Глу)	$\text{HOOC}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\overset{\text{H}}{\underset{\text{NH}_2}{\text{C}}}-\text{COOH}$
Серин (Сер)	$\text{HO}-\text{CH}_2-\overset{\text{H}}{\underset{\text{NH}_2}{\text{C}}}-\text{COOH}$
Треонін (Тре)	$\text{H}_3\text{C}-\overset{\text{H}}{\underset{\text{HO}}{\text{CH}}}-\text{C}-\text{COOH}$
Тирозин (Тир)	$\text{HO}-\text{C}_6\text{H}_4-\text{CH}_2-\overset{\text{H}}{\underset{\text{NH}_2}{\text{C}}}-\text{COOH}$

Послідовно сполучаючись між собою, амінокислоти формують молекулу білка. При цьому зв'язок утворюється між аміногрупою однієї амінокислоти та карбоксильною групою іншої з виділенням молекули води. Зв'язок $-\text{CO}-\text{NH}-$ називається *пептидним*.

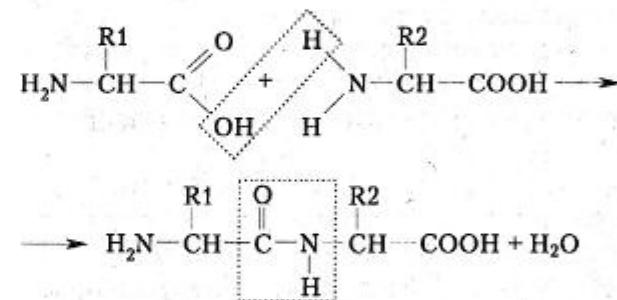


Схема утворення пептидного зв'язку: R1, R2 – амінокислотні радикали

Вільне обертання атомів навколо пептидного зв'язку неможливе, отже атоми, що утворюють пептидну групу (C, O, N, H), лежать в одній площині. Обертання атомів навколо інших зв'язків (C–C і C–N) можливе, що приводить до специфічної орієнтації білкових молекул у просторі.

Рівні структурної організації білків. Розрізняють декілька рівнів структурної організації білків.

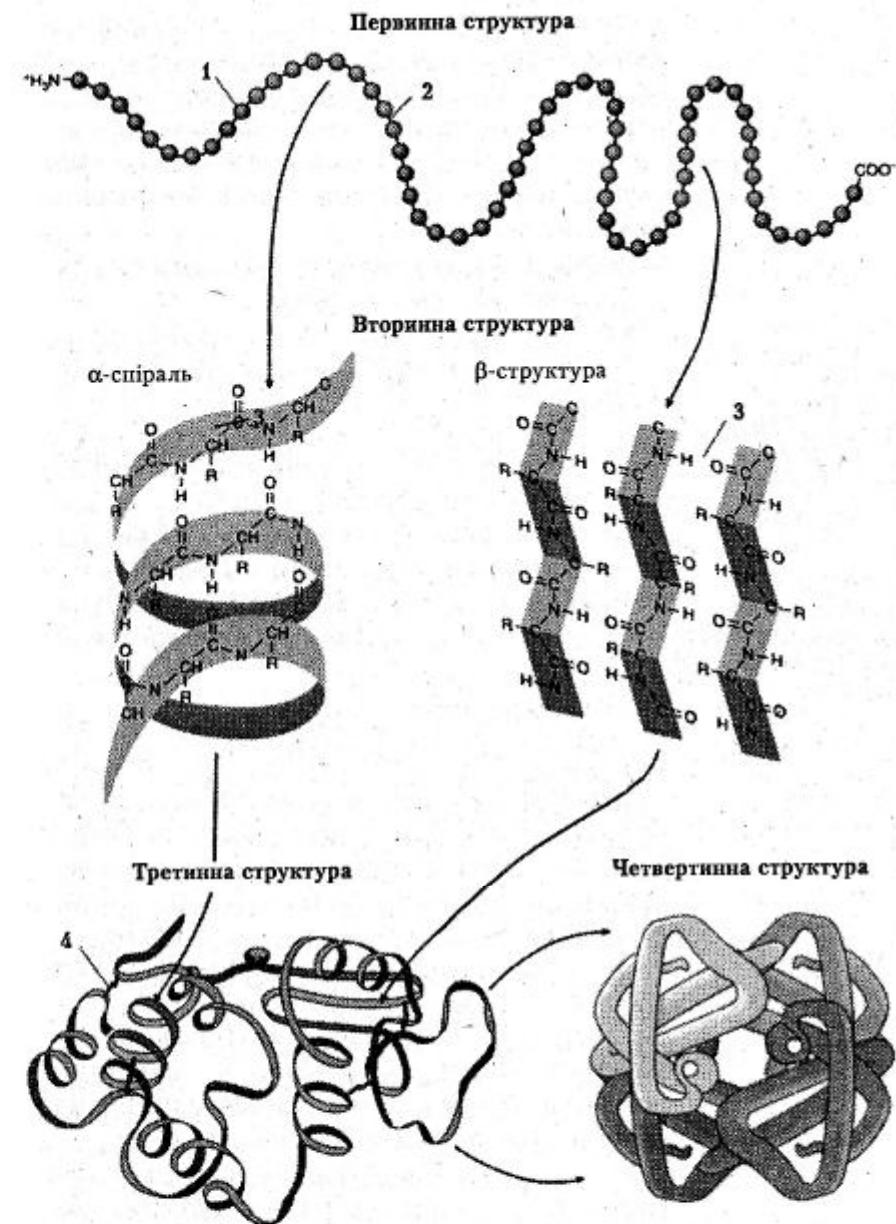
Первинна структура. Утворений у процесі трансляції поліпептидний ланцюг – послідовність амінокислот, з'єднаних між собою *пептидними зв'язками*, називають *первинною структурою білка*. Первинна структура будь-якого білка залежана в молекулі ДНК. Білкові молекули містять від 100 до 1500 амінокислот. Якщо в поліпептидному ланцюзі менше за 70 амінокислот, таку молекулу називають *пептидом*. У тваринних і рослинних клітинах виявлено безліч пептидів (глутатіон, вазопресин, окситоцин, ендорфін), що виконують найрізноманітніші функції.

Вторинна структура. Далі відбувається просторове укладання поліпептидного ланцюга, формується *вторинна структура білка*. Цей процес відбувається довільно, без витрат енергії та визначається властивостями та взаєморозташуванням амінокислот. Розрізняють два види вторинної структури білка – α -спіраль і β -складчастий шар (β -структура).

Білкова α -спіраль стабілізується водневими зв'язками, які утворюються між атомом Гідрогену групи $-\text{NH}$ однієї амінокислоти й атомом Оксигену групи $-\text{C=O}$ іншої. Радикали амінокислот не беруть участі у формуванні водневих зв'язків і обернені назовні від спіралі. Такий тип вторинної структури мають міозин і тропоміозин – м'язові білки, які беруть участь у процесах скорочення, кератин – структурний білок шерсті, нігтів, дзьоба, пір'я і рогів.

Поліпептидний ланцюг (ланцюги) у β -структурі має зигзагоподібну конфігурацію (структурну складчастого листка). Він також стабілізується водневими зв'язками. Ділянки поліпептидного ланцюга, які прилягають одна до одної, у β -структурі можуть бути як *паралельними* (йдуть в одному напрямі), так і *антипаралельними* (йдуть у протилежних напрямах). Прикладом білка, який має тільки β -складчасту вторинну структуру, є фіброн – білок шовку, що виділяється шовковичними залозами гусениць шовкопрядів під час формування коконів.

Вторинна структура того чи іншого білка однозначно задається його первинною структурою. Радикали амінокислот не беруть участі в стабілізації α -спіралі або β -складчастого шару, але визначають, яким чином згорнеться поліпептидний ланцюг. Так, великі повтори глутамінової кислоти, аргініну дуже утруднюють формування α -ланцюга, присутність у ланцюзі проліну перешкоджає утворенню β -структурі.



Рівні структурної організації білків: 1 – амінокислота, 2 – пептидний зв'язок, 3 – водневий зв'язок, 4 – дисульфідний місток

$-S-S-$

a)

 $-H\cdots N-$

б)

 $-CH_3 \quad CH_3-$

в)

 $-COO^- \cdots NH_2^-$

г)

Типи взаємодій, що формують третинну структуру білка:

- а) дисульфідні зв'язки; б) водневі зв'язки; в) гідрофобні взаємодії; г) йонні зв'язки

Третинною структурою білка називається тривимірна упаковка поліпептидного ланцюга, тобто укладання в просторі α -спіральних і β -структурних ділянок молекули. Третинна структура стабілізується й утримується чотирма типами зв'язків, які утворюються між радикалами амінокислот:

- 1) дисульфідні зв'язки між атомами Сульфуру двох залишків цистеїну;
- 2) водневі зв'язки, що утворюються за участю атома Гідрогену амінокислотних радикалів;
- 3) гідрофобні взаємодії між радикалами неполярних амінокислот;
- 4) електростатичні (йонні) взаємодії між різномінно зарядженими групами радикалів полярних амінокислот (аспарагінової, глутамінової кислот, аргініну, лізину, гистидіну).

Білок ущільнюється таким чином, щоб його гідрофобні бічні ланцюги були приховані всередині молекули, тобто захищенні від зіткнення з водою, а гідрофільні бічні ланцюги обернені назовні. У білках, які функціонують у гідрофобному середовищі (наприклад в оточенні ліпідів), розташування бічних ланцюгів зворотне.

За просторовою формою третинної структури білки поділяються на **глобуллярні**, поліпептидні ланцюги яких згорнуті в компактні сферичні або еліпсоподібні структури (інсулін, альбумін, усі ферменти), і **фібриллярні**, поліпептидні ланцюги яких, розташовуючись уздовж однієї осі, утворюють довгі волокна (фібрили) або шари (колаген, еластин, міозин, фібрин). Серцевина глобуллярного білка утворена β -шаром із гідрофобних амінокислот (фенілаланін, лейцин, валін) і короткими α -спіральними послідовностями, а по-

верхня, навпаки, гідрофільними амінокислотами, які взаємодіють з молекулами води (аспарагінова кислота, глутамінова кислота, аргінін). Фібриллярні білки утворюються у разі укладання в просторі або α -спіралі, або β -шарів. Їхньою характерною особливістю є також наявність повторюваних амінокислот, як, наприклад, у молекулі колагену.

Четвертинна структура. Деякі білки складаються не з одного, а з декількох поліпептидних ланцюгів, що кодуються різними генами (гемоглобін, велика кількість ферментів вуглеводного обміну). У цьому випадку говорять про **четвертинну структуру білка**, а поліпептидні ланцюги, що його утворюють, називають **субодиницями**. Четвертинна структура утворюється тільки після закінчення формування третинних структур окремих субодиниць і стабілізується **гідрофобними** й **електростатичними** взаємодіями.



Молекула гемоглобіну: 1 – поліпептидні ланцюги, 2 – гем

Денатурація. На стабільність білкової молекули впливає безліч чинників. Так, під впливом температури, механічного тиску, хімічних агентів відбувається порушення просторової організації молекули – четвертинної, третинної, вторинної структур із збереженням первинної; білок втрачає свої фізико-хімічні та біологічні властивості. Це явище називається **денатурацією**. Якщо денатуруючий агент припиняє свою дію, в деяких випадках білок набуває початкової просторової конфігурації та відновлює біологічну активність. Процес відновлення фізико-хімічних і біологічних властивостей білка називається **реконструкцією**. Якщо дія чинників приводить до порушення первинної структури білка, то говорять про **протеоліз**. Протеоліз білків відбувається, наприклад, під впливом ферментів шлунка або лізосом.

Вуглеводи

До вуглеводів належать альдегіди та кетони багатоатомних спиртів, а також полімери цих сполук із загальною формулою $C_n(H_2O)_m$. Вміст вуглеводів у тваринних клітинах рідко перевищує 5 %, але в рослинних може досягати 90 % від загальної кількості органічних молекул.

Функції вуглеводів.

Енергетична. Під час окиснення у процесі клітинного дихання вуглеводи вивільнюють енергію, яка в них міститься, забезпечуючи значну частину енергетичних потреб організму.

Захисна. В'язкі секрети (слизи), багаті на вуглеводи, оберігають стінки органів (шлунок, кишечник, бронхи) від механічних і хімічних впливів.

Рецепторна. Більшість клітинних рецепторів є *глікопротеїнами*. Зв'язуючись з інтергальними мембраними білками, вуглеводи у складі рецепторів беруть участь у розпізнаванні сигнальних молекул (гормонів, нейромедіаторів).

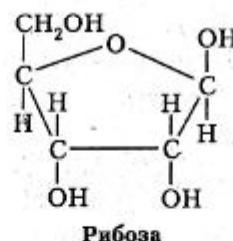
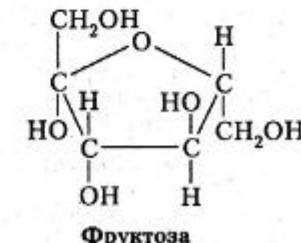
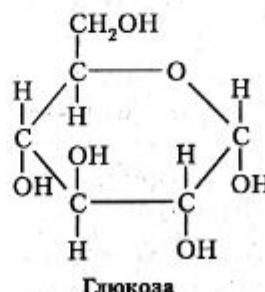
Структурна. Вуглеводи є основними структурними компонентами клітин, які утворюють опорні тканини (целюлоза, хітин).

Запасаюча. Відкладаючись у тканинах, вуглеводи можуть забезпечити організм енергією у разі голодування (крохмаль, глікоген).

Класифікація вуглеводів. Вуглеводи поділяються на *моносахариди*, *олігосахариди* та *полісахариди*.

Моносахариди – це прості вуглеводи. У молекулі моносахариду може бути від трьох до дев'яти атомів Карбону, але найбільш поширені п'яти- та шестикарбонові моносахариди. Залежно від кількості атомів Карбону, які утворюють скелет молекули, моносахариди поділяють

на *тріози*, *тетрози*, *пентози*, *гексози* і т. д. Моносахариди важливі як джерело енергії, а також як будівельні блоки для синтезу полісахаридів. Велике значення мають пентози *рибоза* і *дезоксирибоза*, що входять до складу ДНК і РНК. Із гексоз найпоширеніші *глюкоза*, *фруктоза* та *галактоза*, які є просторовими ізомерами та мають молекулярну формулу $C_6H_{12}O_6$. Глюкоза (виноградний цукор) зустрічається у тварин і рослин; вона є основним джерелом енергії для клітин. Фруктоза у великій кількості міститься в плодах покритонасінних рослин; у клітинах багатьох тварин і рослин вона може ферментативно перетворюватися на глюкозу.

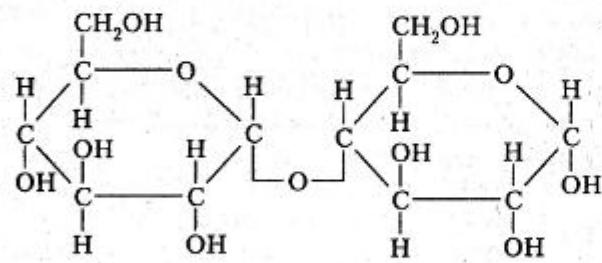


Моносахариди

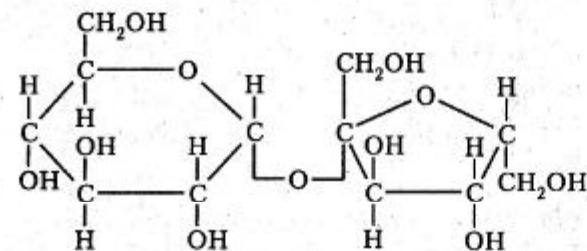
Олігосахариди – це вуглеводи, які мають від двох до десяти ланок моносахаридів. Зв'язок між двома моносахаридами здійснюється через атом Оксигену та називається *глікозидним*.

Білки, що містять одну або декілька молекул вуглеводів, називаються *глікопротеїнами*

Олігосахариди, що складаються з двох моносахаридів, називаються дисахаридами. До дисахаридів належать: 1) лактоза (молочний цукор), що міститься в молоці, утворена залишками глюкози та галактози; 2) значно поширені в рослинному світі сахароза (тростинний цукор $C_{12}H_{22}O_{11}$), що складається з глюкози та фруктози; 3) продукт часткового гідролізу крохмалю в рослинах — мальтоза.



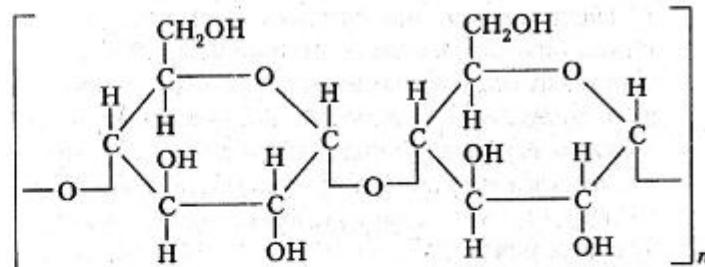
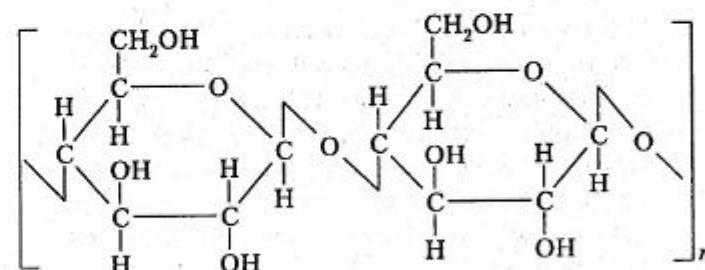
Мальтоза



Дисахариди

Сахароза

Полісахариди — високомолекулярні сполуки, які містять понад десять моносахаридних ланок. Вони складають основну масу вуглеводів, що зустрічаються в живих клітинах. Полісахариди головним чином виконують функцію резерву іжі й енергії (крохмаль, глікоген), а також використовуються як будівельний матеріал (целюлоза, хітин).

Крохмаль, глікоген ($n = 1000-1000000$)Целюлоза ($n = 10000-500000$)

Полісахариди

Крохмаль, полімер глюкози, має формулу $(C_6H_{10}O_5)_n$. Він є резервною поживною речовиною рослин і міститься в клітинах у вигляді різних за формою та розмірами крохмальних зерен. Крохмаль знаходить широке застосування в медицині та в багатьох галузях промисловості (харчовій, паперовій, фармацевтичній тощо). У промислових масштабах його отримують із бульб картоплі та зерен кукурудзи. Картопля містить 15–25 % крохмалю в перерахунку на сиру масу, насіння окремих зернових культур — 40–60 %.

Глікоген є полімером глюкози, але з більш розгалуженим, ніж у крохмалю, ланцюгом мономерів. Це головний енергетичний і вуглеводний резерв людини та тварин. Особливо великий вміст глікогену в печінці (до 10 %) і м'язах (до 4 %). Зустрічається він у грибів і мікроорганізмів.

Целюлоза — структурний полісахарид клітинної стінки рослин, полімер глюкози. На її частку припадає близько 50 % усього органічного вуглецю біосфери. Целюлоза має величезне значення для господарської діяльності людини, складаючи основну масу бавовняних тканин, паперу, штучного шовку, деяких пластмас і вибухових речовин.

Нуклеїнові кислоти

Нуклеїнові кислоти — це біополімери, мономерами яких є **нуклеотиди**. Кожний нуклеотид складається з п'ятивуглецевого моносахариду, нітратної основи та залишку фосфатної кислоти. Залежно від виду моносахариду нуклеїнові кислоти поділяють на дві групи:

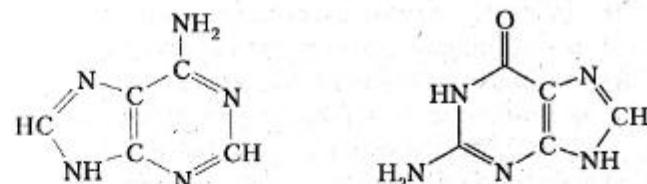
- 1) **рибонуклеїнову кислоту (РНК)**, що містить рибозу;
- 2) **дезоксирибонуклеїнову кислоту (ДНК)**, до складу якої входить дезоксирибоза.

Нітратні основи є похідними **пурину** та **піримідину**. До пуринових основ належать **аденін** (А) і **гуанін** (Г), до піримідинових — **цитозин** (Ц), **урацил** (У), **тимін** (Т). До складу ДНК входять аденін, гуанін, цитозин, тимін; у РНК замість тиміну міститься урацил. Нітратні основи приєднуються до 1'-карбонового атома, а фосфатна кислота — до 5'-карбонового атома рибози або дезоксирибози.

Нуклеотиди об'єднуються в полімерні ланцюги шляхом утворення **фосфодієфірних зв'язків** між фосфатною групою одного нуклеотиду і 3'-гідроксигрупою цукру іншого нуклеотиду. Через таку будову полінуклеотидний ланцюг має певний напрям. На одному його кінці залишається вільна фосфатна кислота, приєднана до 5'-ОН-групи цукру (початок ланцюга), на іншому — 3'-ОН-група (кінець ланцюга).

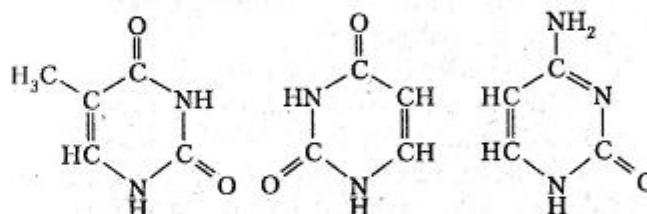


Джеймс Уотсон (нар. 1928) — американський молекулярний біолог, який здійснив разом із Ф. Кріком розшифровку структури ДНК і запропонував її двоспіральну модель. У 1962 р. разом із Ф. Кріком і М. Уілкінсом удостоєний Нобелівської премії з фізіології та медицини



Аденін

Гуанін



Тимін

Урацил

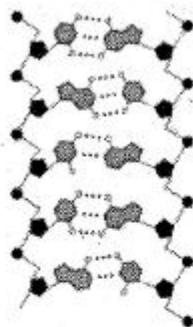
Цитозин



Будова нуклеотиду (на прикладі дезоксирибонуклеотиду)

Дезоксирибонуклеїнова кислота (ДНК). У 1953 р. американський біохімік Джеймс Уотсон і англійський фізик Френсіс Крік запропонували модель **організації ДНК**, відповідно до якої:

- 1) кожна молекула ДНК складається з двох антипаралельних полінуклеотидних ланцюгів, які утворюють подвійну спіраль;



Комплементарна взаємодія нітратних основ у дволанцюговій молекулі ДНК



Подвійна спіраль ДНК

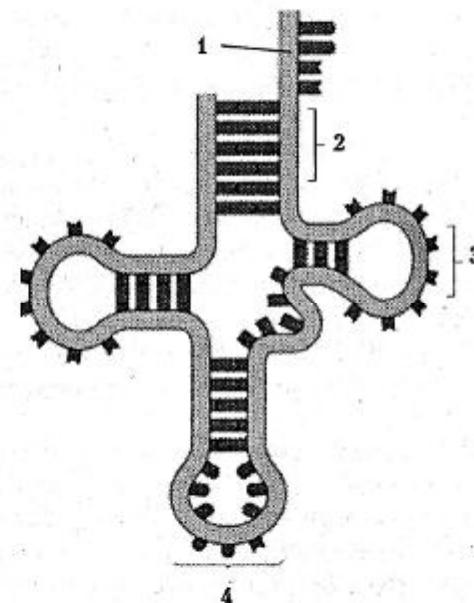
- 2) кожний нуклеотид розташований у площині, перпендикулярній до осі спіралі;
- 3) два полінуклеотидні ланцюги сполучені водневими зв'язками, які утворюються між нітратними основами різних ланцюгів;
- 4) взаємодія нітратних основ специфічна: пуринова основа може сполучатися тільки з піrimідиновою, і навпаки. Такий принцип сполучання основ називається *принципом комплементарності*;
- 5) послідовність основ одного полінуклеотидного ланцюга може значно варіювати, але послідовність їх у другому ланцюзі чітко комплементарна першій.

Два полінуклеотидні ланцюги в молекулі ДНК сполучаються між собою за допомогою водневих зв'язків між відповідними нітратними основами: аденин взаємодіє з тиміном за допомогою двох водневих зв'язків, цитозин з гуаніном — за допомогою трьох. При цьому утворюється подвійна спіраль, полінуклеотидні ланцюги в якій орієнтовані антипаралельно.

Завдяки унікальній будові ДНК здатна до збереження, відтворення та передачі генетичної інформації. Виділяють ядерну ДНК, локалізовану в ядрах еукаріотичних клітин, а також ДНК мітохондрій і хлоропластів (див. с. 58). У вказаних органелах ДНК має малі розміри, замкнена у вигляді кільця і містить гени, які відповідають за синтез деяких мітохондріальних і хлоропластичних білків.

Рибонуклеїнова кислота (РНК). РНК міститься у всіх живих клітинах у вигляді одноланцюгових молекул. Залежно від структури та функції РНК поділяють на *матричну*, або *інформаційну* (мРНК, або іРНК), *рибосомну* (рРНК) і *транспортну* (тРНК). *Інформаційна РНК* синтезується в ядрі клітини на матриці одного з ланцюгів ДНК, тобто є комплементарною пев-

ному її фрагменту. Далі вона транспортується в цитоплазму і сама слугує матрицею для синтезу білка (див. с. 94). *Рибосомна РНК* входить до складу рибосом, беручи участь у *трансляції*. Транспортна РНК відповідає за доставку певної амінокислоти до рибосоми та включення її в утворений поліпептидний ланцюг. У структурі тРНК є комплементарні послідовності нуклеотидів, які взаємодіють з утворенням специфічної просторової структури тРНК (наявність декількох «шпильок»), що нагадує листок конюшини. На одній із шпильок розташований нуклеотидний триплет — антікодон, на протилежному кінці — послідовність для специфічного зв'язування амінокислоти (див. с. 97).



Транспортна РНК: 1 — акцепторна ділянка для амінокислоти, 2 — комплементарна послідовність нуклеотидів, 3 — «шпилька», 4 — антікодон

Аденозинтрифосфорна кислота (АТФ). АТФ за структурою є нуклеотидом. Молекула АТФ складається з моносахариду рибози, нітратної

основи аденину і трьох послідовно зв'язаних залишків фосфатної кислоти.



Основна функція АТФ полягає в акумуляції енергії, що виділяється під час різних біохімічних реакцій (розділення вуглеводів і жирів, фотосинтезу). Численні процеси, які відбуваються в клітині (проведення нервового імпульсу, м'язове скорочення, транспорт речовин, синтез білка), вимагають надходження енергії, яка міститься в хімічних зв'язках молекули АТФ. Зв'язки, під час розриву яких виділяється велика кількість енергії, називаються *макроергічними*.

АТФ виконує свою функцію шляхом ферментативного відщеплення кінцевої фосфатної групи; при цьому утворюється *аденозиндифосфорна кислота* (АДФ), а енергія, що вивільняється, використовується для здійснення біохімічних реакцій. Відокремлена фосфатна група може потім знову приєднатися до АДФ з утворенням АТФ. При цьому використовується енергія, яка виділяється в результаті розщеплення, наприклад, вуглеводів і ліпідів.

Ліпіди

Ліпіди – органічні сполуки, різні за структурою, хімічною будовою, функціями, але схожі за фізико-хімічними властивостями: нерозчинні у воді, добре розчинні в органічних розчинниках (ефірі, хлороформі, ацетоні).

Функції ліпідів

Енергетична. У разі повного окиснення 1 г тріацилгліцеролу виділяється 38,9 кДж енергії, що приблизно вдвічі більше, ніж під час окиснення 1 г білків або вуглеводів.

Структурна. Ліпіди є основними структурними компонентами біологічних мембрани.

Регуляторна. Ліпіди регулюють текучість мембрани, є важливими внутрішньоклітинними сигнальними молекулами, компонентами мієлінових оболонок нервових клітин, попередниками гормонів, вітамінами, беруть участь у регуляції генної активності.

Запасюча. Завдяки високій енергетичній цінності жири є енергетичним депо й ендогенним джерелом води (у разі окиснення 100 г жиру виділяється 107 г води).

Захисна. Жири є основним компонентом підшкірної клітковини, вони запобігають тепловтратам і захищають від механічних впливів.

Класифікація ліпідів. За хімічною будовою ліпіди поділяють на прості та складні.

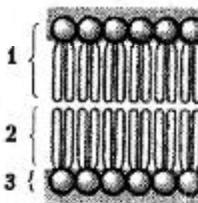
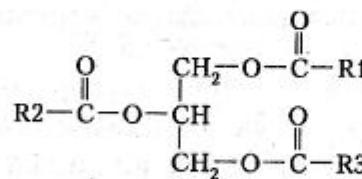
До простих ліпідів належать 1) *тріацилгліцероли* (*тригліциди*, або *жири*) – ефіри гліцерину та жирних кислот; 2) *воски* – ефіри жирних кислот і довголанцюгових спиртів; 3) *вітаміни A, E, K*.

Тріацилгліцероли (*жири*) зустрічаються як у тварин, так і в рослин. Жири тваринного

походження тверді (вершкове масло, свиняче сало), оскільки до їхнього складу входять переважно насычені жирні кислоти, що мають високу температуру плавлення. До складу рослинних жирів входять переважно ненасичені жирні кислоти, які мають нижчу температуру плавлення. Тому ці жири рідкі (соняшникова, оливкова, бавовняна й інші рослинні олії). Неполярні молекули тріацилгліцеролів виконують запасаючу та терморегуляторну функції.

Тріацилгліцероли (жири).

R1, R2, R3 – радикали жирних кислот

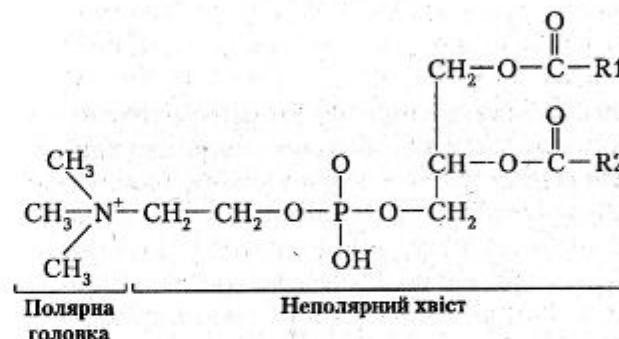


Ліпідний бішар (фосфоліпіди у водному середовищі):
1 – молекула фосфоліпіду;
2 – гідрофобний хвіст;
3 – гідрофільна головка

До складних ліпідів належать 1) *стеїди* (холестерол, статеві гормони, вітамін D); 2) *фосфоліпіди*, до складу яких окрім гліцеролу та жирних кислот входять залишок фосфатної кислоти й нітрогеномісні сполуки (фосфатідилсерин, фосфатідилетаноламін, фосфатідилхолін тощо); 3) *гліколіпіди* – комплекси ліпідів з вуглеводами.

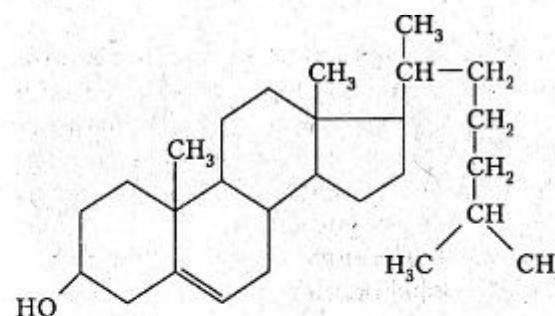
Фосфоліпіди можна розглядати як похідні тріацилгліцеролів, у яких один із залишків жирної кислоти замінений фосфатною кислотою. Жирні кислоти є неполярними гідрофобними сполуками, а фосфатна кислота – полярною гідрофільною. Молекули, у складі яких є полярна та неполярна групи, називають *амфіфільними*. Амфіфільність дозволяє фосфоліпідам формувати у водному середовищі двошарові мембрани, в яких гідрофільні частини (полярні головки) орієнтовані назовні й контактують із водою, а гідрофобні (неполярні хвости жирних кислот) спрямовані всередину. Така струк-

тура служить матриксом усіх відомих біологічних мембрани.



Фосфоліпіди (на прикладі фосфатідилхоліну).
R1, R2 – радикали жирних кислот

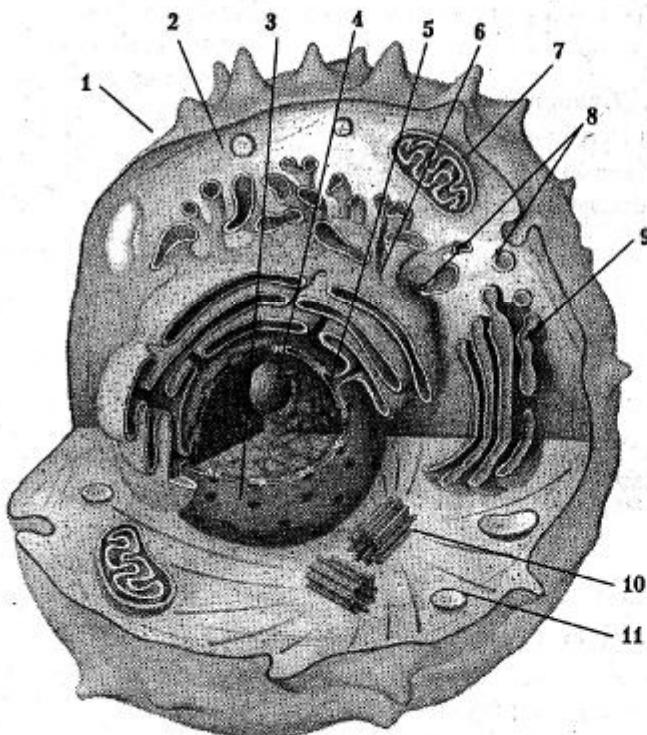
Холестерол (*холестерин*) входить до складу мембрани і стабілізує структуру ліпідного матриксу. Крім того, він є матеріалом для синтезу гормонів надниркових залоз, сім'янок, яєчників і вітаміну D; з нього в печінці утворюється жовч. За хімічною структурою молекула холестеролу є системою конденсуючих вуглеводневих кілець з неполярним вуглеводневим «хвостом» і полярною OH-групою, тобто є амфіфільною.



Холестерол (холестерин)

БУДОВА КЛІТИНИ

Клітини всіх живих організмів за структурно-функціональними особливостями можна поділити на дві великі групи: *еукаріотичні* та *прокаріотичні*. Структурними компонентами еукаріотичних клітин є плазматична мембра, цитоплазма, клітинні органели, ядро. Прокаріотичні клітини (див. с. 182) не мають ядра та деяких органел (мітохондрій, ендоплазматичного ретикулуму, апарату Гольджі). У цьому розділі розглядається біологія еукаріотичних клітин.



Будова тваринної клітини:
1 – плазматична мембра,
2 – цитоплазма,
3 – ядро,
4 – ядерце,
5 – хроматин,
6 – ендоплазматичний ретикулум,
7 – мітохондрія,
8 – рибосома,
9 – апарат Гольджі,
10 – центроль,
11 – лізосома

Плазматична мембра

Плазматична мембра (плазмалема) оточує клітину, визначає її розміри, форму та виконує такі функції:

бар'єрна (захисна) – забезпечує асиметричний розподіл речовин між внутрішньоклітинним і позаклітинним середовищами;

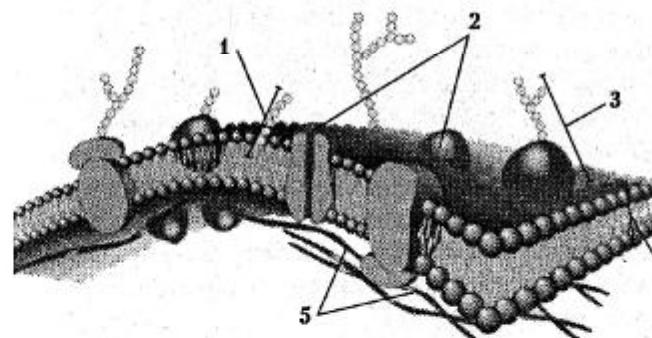
транспортна – визначає вибікове надходження молекул до клітини та з клітини;

рецепторна – уловлює і підсилює сигнали, закодовані в хімічній структурі гормонів, медіаторів;

комунікативна – здійснює контакт сумідніх клітин між собою і з позаклітінною речовою.

Забезпечення вказаних функцій безпосередньо пов'язане з будовою плазматичної мембрани.

Будова плазматичної мембрани. Усі біологічні мембрани становлять собою ансамблі ліпідних і білкових молекул, які з'єднуються разом за допомогою нековалентних взаємодій.



Плазматична мембра:
1 – гліколіпід,
2 – білки,
3 – глікопротеїн,
4 – ліпідний бішар, 5 – білкові волокна

Молекули фосфоліпідів утворюють безперервний подвійний шар завтовшки 4–5 нм. Полярні головки фосфоліпідів у ліпідному бішарі орієнтовані назовні та контактиують з молекулами води,

Розподіл деяких фосфоліпідів і холестеролу у внутрішньому та зовнішньому шарах мембрани не однаковий. Більшість молекул фосфатидилхоліну і холестеролу розташовуються у зовнішньому бішарі, а фосфатидилсерину і фосфатидилетаноламіну – у внутрішньому. Припускають, що асиметричність ліпідного матрикса необхідна для функціонування деяких мембраних ферментів.

а неполярні (гідрофобні) хвости жирних кислот спрямовані один до одного. Ліпідний бішар є ефективним бар'єром для всіх водорозчинних молекул. Гідрофобні речовини (стероїдні гормони, жирні кислоти) легко проникають крізь площину бішару. У ліпідний матрикс включені також молекули холестеролу, які виконують стабілізуючу функцію шляхом зменшення текучості мембрани.

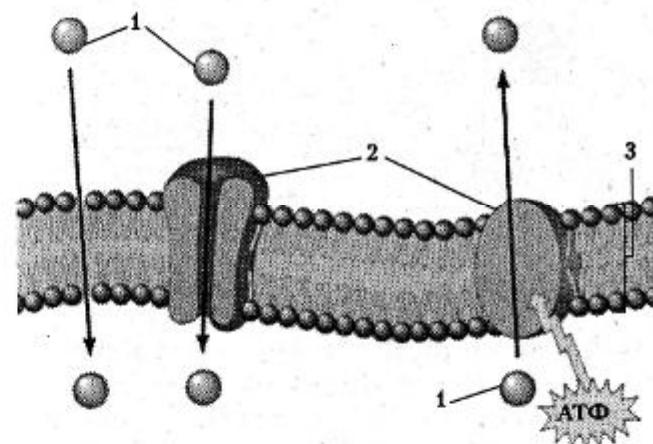
У ліпідний бішар занурені численні білкові молекули. Білки, які наскрізь пронизують бішар, називаються *інтегральними (трансмембраними)*, а мембрани, що розташовані на зовнішній або внутрішній поверхні, – *периферичними*. Білки відповідають за пізнавання сигнальних молекул (рецепторну функцію часто виконують глікопroteїни), за зв'язок плазмалеми із цитоскелетом (див. с. 52) і з міжклітинною речовиною, за вибірковий транспорт речовин.

Транспорт речовин. Різні молекули можуть транспортуватися крізь плазматичну мембрану *пасивно*, тобто шляхом дифузії, або *активно* – з використанням енергії АТФ.

Пасивний транспорт. Рушійною силою дифузійного перенесення речовин є різниця їх концентрацій по обидва боки мембрани. Гідрофобні речовини і, напевне, вода проникають у клітину або виводяться з неї безпосередньо крізь ліпідний бішар, а гідрофільні проходять через специфічні канали – *пори*, утворені інтегральними білками і які пронизують мембрану наскрізь. Такі канали забезпечують контакт внутрішньоклітинного вмісту із зовнішнім середовищем.

Активний транспорт. Це пов'язане із споживанням енергії перенесення молекул або іонів крізь мембрану проти градієнта концентрації. Енергія необхідна для подолання намагання речовини дифундувати в протилежному напрямі.

Прикладом системи активного транспорту може бути *натрій-калієвий насос*, виявлений у клітинах живих організмів. У клітинах підтримується висока концентрація іонів Калію, а в позаклітинному середовищі переважаючим іоном є Натрій. Тому Калій по градієнту концентрації намагається залишити клітину, а Натрій – проникнути в неї. Натрій-калієвий насос – інтегральний білок, який викачує з клітини Натрій в обмін на надходження Калію. Він приводиться в дію енергією АТФ. Більш як третина АТФ, яку споживає тваринна клітина в стані спокою, витрачається на роботу натрій-калієвого насоса. Підтримка концентрації цих іонів на певному рівні необхідна для збереження клітинного об'єму, електричної активності в первових і м'язових клітинах, активного транспорту деяких речовин (моносахаридів, амінокислот).

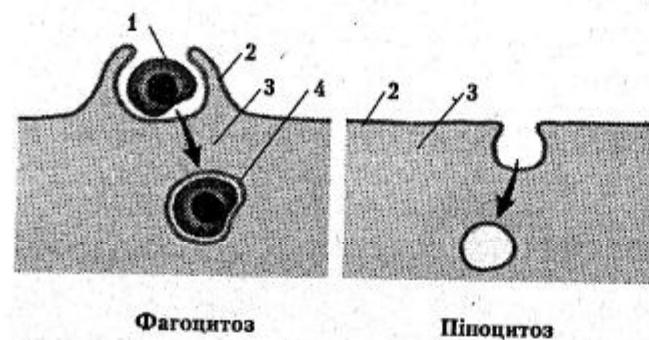


Транспорт речовин крізь плазматичну мембрану:
1 – молекули, що транспортуються,
2 – інтегральні білки, 3 – ліпідний бішар

Особливими видами активного транспорту є *ендоцитоз* і *екзоцитоз*, за допомогою яких різні речовини переносяться крізь мембрану в клітини (ендоцитоз) або з них (екзоцитоз). У разі

ендоцитозу плазматична мембра на вгинається всередину, утворює поглиблення (*інвагінації*), які потім, відокремлюючись, перетворюються на *вакуолі* — наповнені рідинною мембрани пухирці. Розрізняють два види ендоцитозу — *фагоцитоз* (захоплення твердих частинок) і *піноцитоз* (поглинання рідких речовин). Останній є найбільш характерним для амебоїдних клітин і для клітин, які беруть участь у водно-сольовому обміні (клітини печінки, нирок).

Екзоцитоз — процес, зворотний ендоцитозу, його функція — виведення з клітин різних речовин. Шляхом екзоцитозу з травних вакуолей у найпростіших виділяються неперетравлені залишки, з клітин травних залоз — травні секрети та ферменти, з клітин ендокринної системи — гормони.

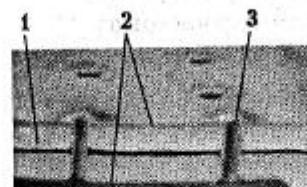


Ендоцитоз:
1 — тверда частина,
2 — плазматична мембра на,
3 — цитоплазма,
4 — вакуолі

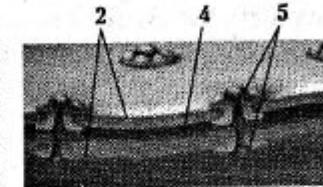
Клітинні контакти. За формування сполучень між сусіднimi клітинами багатоклітинних організмів відповідають білкові комплекси. Розрізняють декілька типів *міжклітинних контактів*.

Щільні (замикаючі) сполучення утворені особливими білками, молекули яких проймають обидві мембрани контактуючих клітин. Ці контакти так тісно зчеплюють клітини, що дифузія більшості молекул через міжклітинні

простори практично неможлива. Такі сполучення виявлені між клітинами епітелію кишечнику.



Плазмодесми



Щільні контакти

Щільні контакти побудовані з інтегральних білків, що формують циліндричні канали, — *конексони*. Конексони взаємодіючих клітин знаходяться один навпроти одного, так що формується насрізна пора між цитоплазмами, через яку клітини можуть обмінюватися невеликими молекулами.

Десмосоми — найміцніші з'єднання, в яких мембрани сусідніх клітин зшиті пучками поперечних білкових волокон, які проникають глибоко в цитоплазму.

Плазмодесми зустрічаються тільки у рослин i є єдиним типом контактів між рослинними клітинами. Кожна плазмодесма являє собою канал, вистелений плазмалемою, яка безперервно переходить із клітини в клітину. Канал заповнений цитоплазмою, так що цитоплазми контактуючих клітин утворюють єдине ціле.

Цитоплазма та клітинні органелі

Цитоплазма — простір клітини, розміщений між плазматичною мемброю та ядром. У цитоплазмі занурені клітинні органелі та різні непостійні структури — *включення*. Частину цитоплазми, яка міститься між органелами

Клітинні контакти: 1 — клітинні стінки, 2 — плазматична мембра на, 3 — плазмодесми, 4 — міжклітинний простір, 5 — конексони



Роберт Гук
(1635–1703) – англійський фізик і ботанік. Уперше застосував мікроскоп для вивчення тканин рослин і тварин



Теодор Шванн
(1810–1882) – підмеський гістолог і фізіолог. Сформулював клітинну теорію будови живих організмів

ї є складною колоїдною системою, часто називають **цитозолем**. У цитозолі містяться вуглеводи, ліпіди, РНК, АТФ, органічні кислоти, численні білкові молекули. Деякі білки утворюють трирімірну сітку — **цитоскелет**, зв'язаний із плазмалемою, ядром і органелами.

Функції цитоплазми

Комунікативна — забезпечує зв'язок різних частин клітини (компартментів) між собою.

Гомеостатична — підтримує сталість хімічного складу та фізичних властивостей усередині клітини.

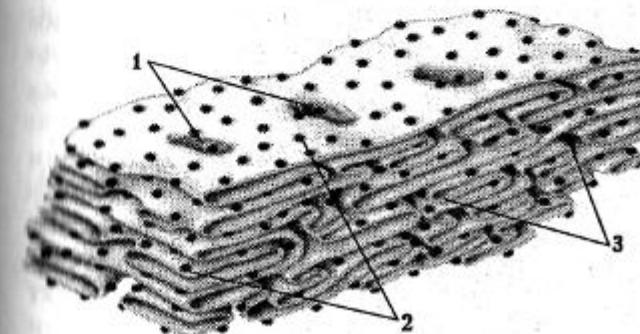
Транспортна — забезпечує перенесення біомолекул між органелами.

Органели (органоїди) — постійні клітинні структури, що забезпечують виконання специфічних функцій у процесі життєдіяльності клітини. Органелі еукаріотичної клітини можна поділити на **мембрани** та **немембрани**. Перші, у свою чергу, можуть бути **одномембраними**, оточеними однією мемброною (лізосоми, апарат Гольджі, ендоплазматичний ретикулум); і **двомембраними**, відокремленими від цитозолю зовнішньою і внутрішньою мембранами (мітохондрії, хлоропласти). До структури немембраних органоїдів мембрани не входять (рибосоми, клітинний центр, органоїди руху).

Клітинні включення — компоненти цитоплазми, які становлять собою відкладення речовин, тимчасово виведених з метаболізму, або кінцевих продуктів метаболізму. Найпоширеніші включення — ліпідні краплі, що складаються з нерозчинних у воді молекул жирів, і гранули глікогену, кожна з яких є єдиною дуже розгалуженою молекулою. У рослинних клітинах часто зустрічаються крохмальні зерна та кристали кальцій оксалату.

Ендоплазматичний ретикулум (ЕПР)

Ендоплазматичний ретикулум (ендоплазматична сітка) — система дрібних вакуолей і канальців, сполучених один з одним і відмежовані від цитозолю однією мембрanoю. Мембрана ЕПР має численні складки, вигини й утворює одну безперервну поверхню, яка оточує єдину замкнену порожнину — **порожнину ЕПР**. Мембрана ЕПР переходить у зовнішню ядерну мембрану, складаючи з нею одне ціле. Розрізняють **шорсткий (гранулярний) і гладенький (агранулярний) ЕПР**.



Шорсткий ендоплазматичний ретикулум:
1 — мембрана ЕПР, 2 — рибосоми, 3 — порожнина ЕПР

Шорсткий ЕПР вкритий рибосомами, розташованими на повернутому до цитоплазми боці мембрани. Його основна функція — участь у синтезі білка. Okрім цього, шорсткий ЕПР необхідний для транспорту макромолекул у різні ділянки клітини (лізосоми, апарат Гольджі), синтезу структурних компонентів клітинних мембран. Шорсткий ЕПР розвинений у спеціалізованих клітинах, які секретують білки (клітини підшлункової залози, клітини, що продукують антитіла) або інтенсивно утворюють мембрани (палички сітківки ока).

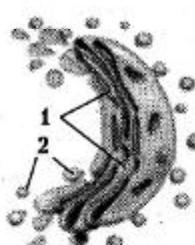
Гладенький ЕПР можна розглядати як вільну від рибосом ділянку шорсткого ЕПР. Він бере участь у завершальних етапах синтезу ліпідів і деяких внутрішньоклітинних полісахаридів. Гладенький ЕПР переважає над шорстким у гепатоцитах, клітинах кіркової речовини надниркових залоз. Він добре розвинений у поперечно-смугастих м'язових волокнах, оскільки здатний поглинати йони кальцію із цитозолю, що приводить до розслаблення міофібріл під час кожного м'язового скорочення.

Апарат Гольджі (АГ)

Апарат (комплекс) Гольджі – це група мембраних мішечків – цистерн, зв'язаних із системою пухирців (*пухирців Гольджі*), локалізованих біля клітинного ядра.

Основна функція АГ – транспорт речовин і хімічні перетворення клітинних полімерів. Особливо розвинений АГ в секреторних клітинах, наприклад в гепатоцитах. Із ЕПР в АГ транспортується речовини, призначенні для секреції. Тут вони модифікуються і виводяться з пухирцями Гольджі шляхом екзоцитозу. Іноді АГ бере участь у транспорті ліпідів. Під час травлення ліпіди розщеплюються на гліцерин і жирні кислоти, які всмоктуються в тонкому кишечнику. Після цього в гладенькому ЕПР клітин стінки кишечника ліпіди ресинтезуються з їхніх попередників. Далі вони вкриваються білковою оболонкою і через АГ залишають клітину.

Крім транспортної, апарат Гольджі виконує такі функції: 1) синтез глікопротеїнів; 2) депонування речовин і їх перерозподіл між різними ділянками клітини; 3) формування лізосом, у яких неактивні травні ферменти перетворюються на активні.



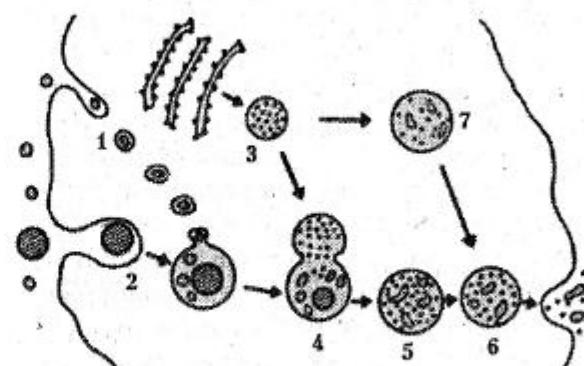
Апарат Гольджі:
1 – цистерни,
2 – секреторні пухирці

Лізосоми

Лізосоми – округлі одномембрани пухирці, наповнені травними ферментами, які здійснюють розщеплення білків, вуглеводів, нуклеїнових кислот, ліпідів на амінокислоти, моносахариди, нуклеотиди, гліцерин і жирні кислоти.

Тепер відомо близько 40 лізосомальних ферментів. За нормальних умов мембрана лізосом непроникна для них, але кінцеві продукти розщеплення макромолекул легко виходять назовні. Досі не з'ясовано, які чинники запобігають самопереваренню мембрани лізосом. За деяких генетичних дефектів лізосомальна мембрана все-таки піддається дії власних ферментів. При цьому розташована поряд із лізосомою зона клітини стає об'єктом ферментативної атаки, унаслідок якої клітина дуже пошкоджується або гине.

Лізосомальні ферменти синтезуються на шорсткому ЕПР і транспортуються його капіллями до АГ. Пізніше від АГ відгалужуються пухирці, які перетворюються на лізосоми. Такі *первинні лізосоми* зливаються з вакуолями, що утворилися в процесі ендоцитозу. При цьому формується *вторинна лізосома*. Лізосомальні ферменти перетравлюють вміст вакуолі,



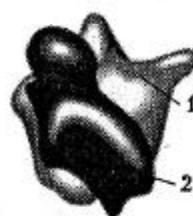
Участь лізосом у процесах піно- та фагоцитозу:
1 – піноцитоз, 2 – фагоцитоз, 3 – утворення лізосом, 4 – виливання лізосомальних ферментів у піно- та фагоцитозні вакуолі, 5 – розщеплення вмісту вакуолей, 6 – виділення продуктів розщеплення, 7 – ділянка цитоплазми, яка піддалася розщепленню

Біологія клітини

а неперетравлені залишки виводяться шляхом екзоцитозу. У деяких організмів неутилізовані відходи можуть не виводитися з клітини, а збиратися в залишкових тільцях — особливому виді клітинних включень.

Лізосоми є дуже ефективним засобом знищення антигенів — хвороботворних мікроорганізмів, які фагоцитуються макрофагами (див. с. 454). Проте за деяких патологій ця функція лізосом може послаблюватися. Більшість захворювань, які мають гострий перебіг, сьогодні розглядають як наслідок порушення лізосомального захисту. Щодо цього наші бактерійні «вороги» виявляють дивовижну пристосованість. Деякі мікроорганізми уникають злиття з лізосомами (туберкульозна бацилла) або виявляються стійкими до лізосомного руйнування (збудник лепри (прокази)). Інші уникають руйнування, розщеплюючи мембрану лізосом за допомогою ендотоксинів. Є й такі, що здійснюють «посмертну помсту», продукуючи токсини, здатні руйнувати лізосому, яка їх переварила.

Рибосоми

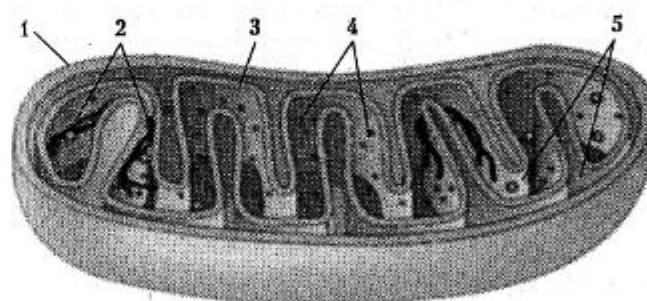


Рибосома:
1 — велика субодиниця,
2 — мала субодиниця

Рибосоми — органели, що забезпечують синтез білка. Рибосоми складаються з двох *субодиниць*: *великої* та *малої*. Кожна субодиниця становить собою складний комплекс із багатьох білків і молекул рибосомної РНК (рРНК). Збирання субодиниць з утворенням функціонально-активної рибосоми відбувається під час взаємодії з молекулою іРНК (див. с. 98). Після цього починається синтез білка — *трансляція*. У цитоплазмі клітини рибосоми можуть розташовуватися вільно або бути прикріпленими до зовнішньої поверхні мембрани шорсткого ЕПР. Вони можуть об'єднуватися в комплекси — *полірибосоми (полісоми)* (див. с. 100). Окрім цитоплазми, рибосоми містяться також у хлоропластах і мітохондріях.

Мітохондрії

Мітохондрії — органели, основна функція яких полягає в забезпеченні клітин енергією. Форма та розміри мітохондрій дуже різноманітні, вони визначаються типом метаболізму та функціональними особливостями клітини. Кількість мітохондрій у клітині варіє від однієї до десятків тисяч.



Мітохондрія:
1 — зовнішня мембра,а,
2 — ДНК,
3 — внутрішня мембра,а,
4 — рибосоми,
5 — кристи

Мітохондрія складається із зовнішньої та внутрішньої мембран, між якими є *міжмембраний простір*, і внутрішнього вмісту — *мітохондріального матриксу*.

Зовнішня мембра мітохондрій гладка. Вона має високу проникність для багатьох молекул, що містяться в цитозолі (зокрема для невеликих білків), тому за хімічним складом міжмембраний простір практично не відрізняється від цитоплазматичного. Внутрішня мембра мітохондрій утворює численні складки, або заглиблення — *кристи*, що значно збільшують площу її поверхні. Мембра непроникна для білків, полісахаридів і багатьох іонів. У внутрішню мембрану вбудовані *ферменти дихального ланцюга*, що забезпечують синтез АТФ. Тут також містяться білки, які відповідають за транспорт до матрикса молекул піровиноградної кислоти, іонів Ca^{2+} , Mg^{2+} .

Мутації в генах, що кодують мітохондріальні білки, призводять до тяжких порушень обміну речовин — «мітохондріальних хвороб», які успадковуються по материнській лінії.

Матрикс є колоїдною системою, в якій містяться: 1) кільцеві молекули ДНК (*мітохондріальний геном*) і ферментні системи, що забезпечують їхню реплікацію та транскрипцію; 2) різні види РНК (тРНК, іРНК); рибосоми, відмінні від рибосом цитоплазми; 3) метаболічні ферменти.

ДНК мітохондрій замкнута в кільце і представлена в кожній мітохондрії кількома копіями. Вона містить близько 40 генів (у ссавців), достатніх для кодування лише невеликої частини мітохондріальних білків. Більшість білків, що забезпечують функцію мітохондрій, кодуються ядерною ДНК і доправляються в матрикс із цитоплазми.

У мітохондріальному матриксі містяться ферменти, що забезпечують перебіг численних біохімічних процесів: реакції циклу трикарбонових кислот, утворення ацетил-КоА з пірувату, розщеплення і синтез жирних кислот.

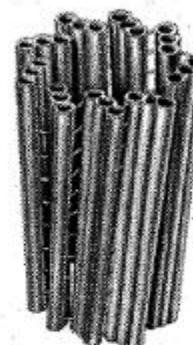
Мітохондрії добре розвинені в клітинах, діяльність яких пов'язана зі споживанням великої кількості енергії. Так, у міоцитах вони утворюють тривимірні сітки, розташовані по периферії міофібрил.

Організація мітохондріальної ДНК, структура мітохондріальних рибосом і механізм трансляції дуже подібні до таких у прокаріотів. Це стало основою для створення симбіотичної гіпотези походження мітохондрій, згідно з якою одні стародавні одноклітинні організми фагоцитували інших, менших за розмірами, а потім пристосувалися до захоплення і утримання їх протягом життєвого циклу без переварювання. «Полонені» були енергетичними станціями своїх хазяїв, оскільки мали унікальний набір ферментів, що дозволяло вилучати з органічних речовин велику кількість енергії. Крім своєї мембрани, вони були оточені мембраною вакуолі. Поступово в процесі еволюції обидва організми втратили здатність до самостійного існування, що врешті-решт привело до виникнення нової органелі — мітохондрії. Про її самостійне існування в минулому свідчить власна ДНК, РНК, рибосоми та ферменти транскрипції. Припускається, що подібним чином виникли хлоропласти, проте обидві теорії мають багато протиріч і положень, які не можливо довести.

Клітинний центр (центросома)

Клітинний центр визначає орієнтацію веретена поділу і розходження хромосом до полюсів клітини під час мітозу або мейозу. Крім того, він бере участь у формуванні органоїдів руху — джгутиків і війок.

Зазвичай клітинний центр знаходиться поблизу ядра тваринних клітин. Він складається з двох розташованих під прямим кутом одна до одної центріолей. Кожна центріоль — це циліндр завдовжки 0,3 мкм і діаметром 0,1 мкм, стінка якого утворена дев'ятьма групами білкових *мікротрубочок*. Центріолі оточені аморфним простором (хмарою) з білків, вуглеводів і невеликої кількості ліпідів, що відіграє важливу роль у прикріпленні ниточок веретена поділу. Важливою особливістю центріолей є їхня здатність до автономного розмноження, яке не залежить від поділу клітини. Більшість клітин рослин не містить центріолей, і трубочки веретена поділу кріпляться до мембран ЕПР.

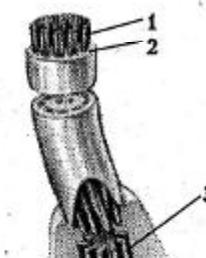


Центріоль (утворена білковими мікротрубочками)

Органоїди руху

Псевдоподії (несправжні ніжки) утворюються шляхом вигину плазматичної мембрани. Серед вільноживучих одноклітинних організмів псевдоподії має амеба (див. с. 258). Вони є також у лейкоцитів ссавців.

Джгутики (у рослин і тварин) і війки (у тварин) мають схожу будову — декілька (частіше 11) *мікротрубочок* здатні скорочуватись, і відрізняються одна від одної тільки довжиною. Зовні мікротрубочки покриті мембраною — продовженням плазмалеми. Головна функція цих органел полягає в пересуванні клітин або в просуванні уздовж клітин частинок і рідин, що їх оточує. Так, за допомогою джгутиків



Джгутик:
1 — мікротрубочка,
2 — плазматична мембра-
на, 3 — базальне
тільце

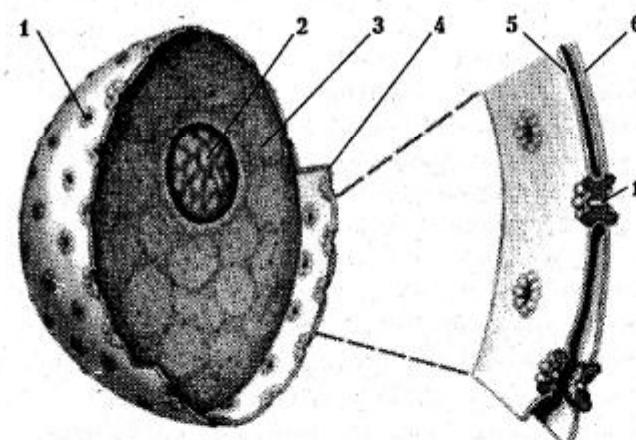
пересуваються сперматозоїди; миготливим епітелієм з війчастих клітин покриті дихальні шляхи. Основа джгутика або війки закріплюється в цитоплазмі за допомогою *базального тільця*, яке являє собою центріоль.

Ядро

Ядро — частина еукаріотичних клітин, що несе спадкову інформацію, закладену в молекулі ДНК. Відтворення і читування цієї інформації здійснюються за допомогою специфічних ядерних ферментів.

Деякі клітини еукаріотів (еритроцити ссавців, клітини ситоподібних трубок рослин) не містять ядра. Проте показано, що втрата ядра вторинна і спрямована на забезпечення виконання клітиною певних функцій. Так, незрілі еритроцити, що містяться в кістковому мозку, мають ядро, яке у процесі дозрівання втрачається. Втрата ядра збільшує кількість гемоглобіну і кисневу місткість червоних кров'яних клітин.

Ядро: 1 — ядерна пора, 2 — ядерце, 3 — нуклеоплазма, 4 — ядерна мембра: 5 — внутрішня, 6 — зовнішня



Рідкий вміст ядра (*ядерний сік*, або *нуклеоплазма*) відокремлений від цитозолю ядерною

оболонкою. Ядерна оболонка утворена двома мембраними — зовнішньою і внутрішньою — і пронизана *ядерними порами* діаметром 60–100 нм. Зовнішня мембра на з одного боку переходить у мембрани ЕПР, а з іншого (по краях ядерних пор) — у внутрішню мембрани. Крізь ядерні пори відбувається обмін різними органічними молекулами (білки, іРНК) і надмолекулярними комплексами (субодиниці рибосом) між нуклеоплазмою і цитозолем.

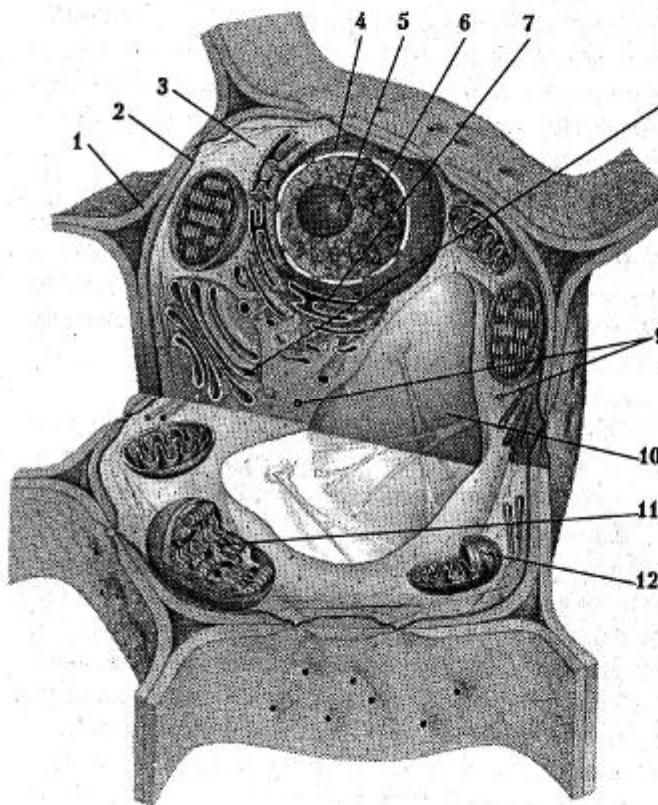
У нуклеоплазмі містяться: 1) *хроматин* — молекули ДНК, зв'язані з білками-гістонами (див. с. 66); 2) одне або декілька *ядерець* — круглястих структур (їх не можна вважати окремими органелами), у яких відбувається синтез рРНК, її упаковка і початкові етапи збирання рибосомних субодиниць; 3) *ферментні системи*, що забезпечують реплікацію, транскрипцію і репарацію ДНК.

Особливості будови рослинної клітини

Рослинну клітину зовні покриває *клітинна стінка*, яка складається з полісахариду целюлози. Живий вміст клітини називається *протопластом*. До органел, типових для рослинної клітини, належать *вакуолі* та *пластиди*.

Наявність клітинної оболонки, вакуолей і *плазмодесм* — тонких цитоплазматичних містків, що сполучають сусідні клітини (див. с. 51) — зумовлена прикріпленим способом життя та відсутністю скелета у рослин. Також характерною особливістю рослинних клітин є ріст переважно шляхом розтягування за рахунок збільшення розміру вакуолей, а не за рахунок збільшення об'єму цитоплазми. За формою клітини рослин поділяють на *паренхімні*, у яких усі лінійні розміри майже одинакові, і *прозенхімні*, у яких довжина (висота) перевищує ширину і товщину.

Вакуоля може займати до 90 % об'єму клітини, її основними функціями є: підтримка *тургору* – внутрішнього тиску клітини, і складування продуктів життедіяльності клітини. *Клітинний сік*, що наповнює вакуолю, являє собою водний розчин, який має слабокислу або нейтральну реакцію. Хімічний склад, в'язкість і концентрація розчинених у клітинному соку речовин відмінні від таких у цитоплазмі, що зумовлено вибірною проникністю *вакуолярної мембрани*. До речовин, які можуть міститися в клітинному соку, належать алкалоїди (кофеїн, хінін, атропін, морфін) і пігменти антоціани, які надають клітинному соку синього та фіолетового забарвлення.

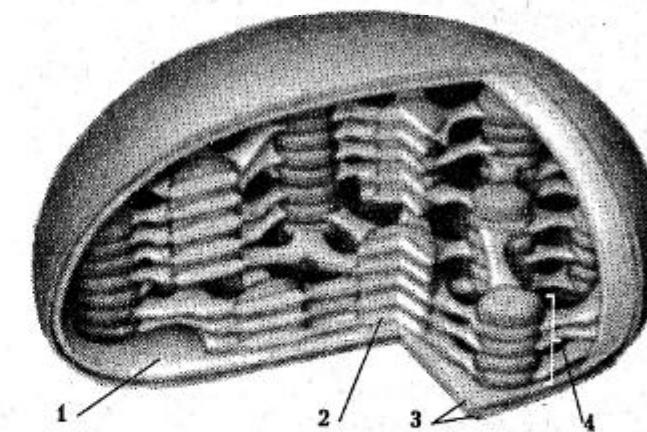


Рослинна клітина: 1 – клітинна стінка, 2 – плазматична мембра, 3 – цитоплазма, 4 – ядро, 5 – ядерце, 6 – хроматин, 7 – ендоплазматичний ретикулум, 8 – апарат Гольджі, 9 – рибосоми, 10 – вакуоля, 11 – хлоропласт, 12 – мітохондрія

Пластиди є органелами, характерними тільки для рослин і деяких інших еукаріотів з автотрофним способом живлення. Найважливішими для життедіяльності клітини пластидами є *хлоропласти*, що містять зелений фотосинтезуючий пігмент *хлорофіл* (див. с. 89). Хлоропласти зустрічаються, як правило, у всіх освітлених частинах рослини. Хлоропласти належать до двомембраних органел, внутрішня речовина хлоропласта називається *стромою*. Внутрішня мембра пластид утворює впорядковану систему порожнин дископодібної форми, які називають *тилакоїдами*, що зібрані в стопки – *грані*.

Лейкопласти являють собою безбарвні пластиди, розташовані, як правило, у прихованіх від сонячного світла частинах рослини. Внутрішня структура лейкопласта розвинена слабко, основною функцією є запасання поживних речовин – крохмалю, жирів, білків.

Хромопласти – пластиди, які містять різні барвникової пігменти, що належать до групи *каротинoidів*. Розташовуються в забарвлених частинах рослини (плодах, пелюстках), позбавлені хлорофілу, внутрішня мембрана система не розвинена.



Хлоропласт:

- 1 – строма,
- 2 – тилакоїд,
- 3 – подвійна мембра,
- 4 – грана

Характерною особливістю пластид є їхня здатність перетворюватися одна на одну. Вона зумовлена тим, що в результаті еволюції лейко- і хромопласти утворилися з хлоропластів. Найтиповішими видами перетворень є перетворення лейкопластів на хлоропласти і хлоропластів на хромопласти.

Основні відмінні особливості організації клітин рослин, тварин, бактерій і грибів

Органела	Тварини	Рослини	Гриби	Бактерії
Клітинна стінка	-	+	+	+
Ядро	+	+	+	-
Мітохондрії	+	+	+	-
Пластиди	-	+	+	-
Травні вакуолі	+	-	-	-
Скоротливі вакуолі	+	+	-	-
Вакуолі	-	+	-	-
Лізосоми	+	+	+	-
Апарат Гольджі	+	+	+	-
Ендоплазматичний ретикулум	+	+	+	-
Центролі	+	- +	-	-

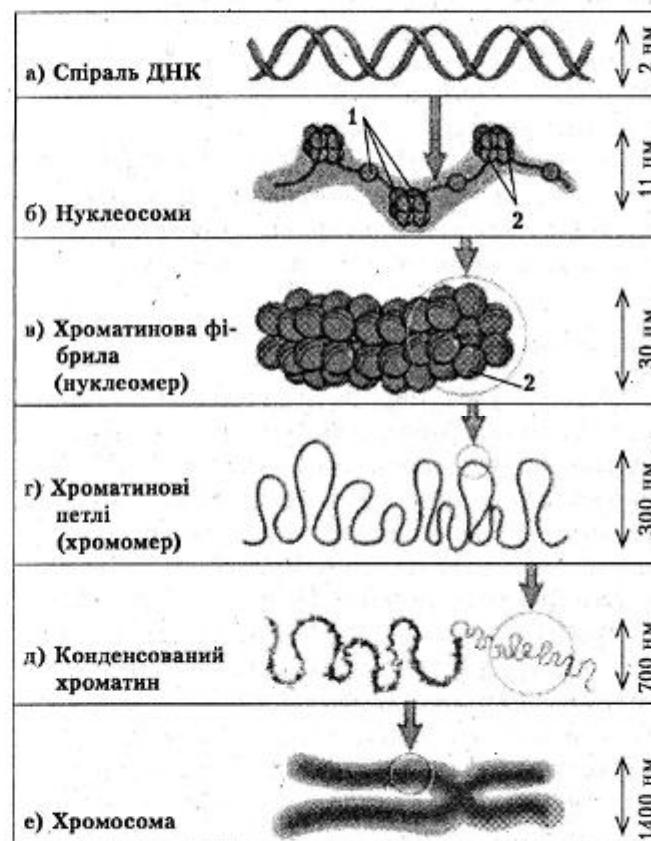
Примітка: знак «+» означає наявність органелі в клітинах відповідних організмів, знак «-» — її відсутність.

ДНК: ОРГАНІЗАЦІЯ, РЕПЛІКАЦІЯ, ТРАНСКРИПЦІЯ, РЕПАРАЦІЯ

Організація ДНК

Сукупність ДНК у будь-якій клітині організму називають *геномом*, а терміном *генотип* позначають закладену в геномі генетичну інформацію.

У ядрах більшості еукаріотичних клітин ДНК перебувають у вигляді *хромосом*. Число хромосом у клітинах організмів дуже варіює (наприклад,



Рівні структурної організації хромосом: 1 — гістони, 2 — нуклеосома

Окрім гістонів, з ДНК пов'язана велика кількість регуляторних білків, які не беруть участі в її стабілізації, а контролюють зчитування інформації з певних генів у відповідь на дію біологічно активних речовин (наприклад гормонів)

в аскариди — 2, дрозофіли — 8, людини — 46, річкового рака — 196, радіолярії — 1600). Повний набір хромосом у ядрі еукаріотичної клітини називають *каріотипом*.

Довжина ДНК у хромосомах людини складає 1,5–8,5 см. Молекула такого розміру не може бути стабільною і повинна руйнуватися за найменших механічних деформацій. Тому в еукаріотичних організмах ДНК міститься в комплексі з ядерними білками — *гістонами*. Гістони утворюють «котушки», на які намотується спіраль. Комплекс ядерної ДНК з гістонами називають *хроматином*. Нитки хроматину, у свою чергу, зібрані у впорядковані петлі. Певні ділянки хроматину прикріплюються до внутрішньої мембрани ядерної оболонки. Така структура дозволяє підвищити стабільність молекули та збільшити її компактність.

На певній стадії клітинного циклу (*метафаза*) нитки хроматину, що складають хромосоми, упаковуються так щільно, що стають видимими у світловий мікроскоп (*метафазні хромосоми*).

Генетичний код

У ДНК у зашифрованому вигляді записана інформація про всі білки, що синтезуються клітиною. Послідовність нуклеотидів ДНК визначає амінокислотну послідовність білків. Залежність між основами нуклеотидів та амінокислотами називається *генетичним кодом*. Яким чином нуклеотидна послідовність кодує амінокислотну? Молекула ДНК складається з чотирьох видів нуклеотидів, а до складу білків входять двадцять різних амінокислот. Припустимо, що кожний нуклеотид кодує лише одну амінокислоту (код однобуквений), тоді закодованими виявляться тільки чотири амінокислоти. Це припущення очевидно неправильне. Якщо код

двобуквений, то число парних комбінацій із чотирьох нуклеотидів дорівнює $4^2 = 16$ — цього таож недостатньо. У разі трибукувеного (триплетного) коду варіантів може бути $4^3 = 64$ — цього більш ніж достатньо для кодування двадцяти амінокислот.

Генетичний код

		Друга основа							
		У	Ц	А	Г				
Перша основа	У	УУУ УУЦ УУА УУГ	Фен УЦЦ Лей	УЦУ УАЦ УЦА УЦГ	УАУ УАЦ УАА УАГ	Тир Стоп*	УГУ УГЦ УГА УГГ	Цис Стоп*	У Ц А Г
	Ц	ЦУУ ЦУЦ ЦУА ЦУГ	Лей	ЦЦУ ЦЦЦ ЦЦА ЦЦГ	ЦАУ ЦАЦ ЦАА ЦАГ	Гіс Про Гла Гла	ЦГУ ЦГЦ ЦГА ЦГГ	Арг	У Ц А Г
	А	АУУ АУЦ АУА АУГ	Іле Алє	АЦУ АЦЦ АЦА АЦГ	ААУ ААЦ ААА ААГ	Асн Про Ліз Асп	АГУ АГЦ АГА АГГ	Сер Арг	У Ц А Г
	Г	ГУУ ГУЦ ГУА ГУГ	Вал	ГЦУ ГЦЦ ГЦА ГЦГ	ГАУ ГАЦ ГАА ГАГ	Асп Гла Гла Гла	ГГУ ГГЦ ГГА ГГГ	Ц А Г	
		Третя основа							

Основні властивості генетичного коду.

- 1) Кожна амінокислота кодується послідовністю з трьох нуклеотидів, яка називається *триплетом*, або *кодоном*.
- 2) У всіх організмах одні й ті ж самі амінокислоти кодуються одними й тими ж кодонами, тобто код *універсальний*.

* Кодон, що позначає кінець синтезу поліпептидного ланцюга.

- 3) Код є **виродженим** – одна амінокислота кодується більш ніж одним триплетом (виключення – метіонін і триптофан).
- 4) Код **однозначний** – кожний кодон (триплет) кодує тільки одну амінокислоту.
- 5) Код **не перекривається**: кодони зчитуються один за одним. Наприклад, за послідовністю АУГГЦАЦГА зчитування відбувається тільки у такий спосіб: АУГ/ГЦА/ЦГА. Зчитування АУГ/УГГ/ГГЦ або АУГ/ГГЦ/ЦАЦ неможливе.

Структура гена

Ділянка ДНК, яка несе інформацію про амінокислотну послідовність будь-якого білка (точніше, поліпептидного ланцюга), називається геном. Розмір генів еукаріотів варіє від декількох десятків тисяч до 2 млн нуклеотидів, тоді як для кодування білка середнього розміру потрібно лише 1 тис. нуклеотидів. Така надмірність зумовлена тим, що крім кодуючої послідовності до складу гена входять некодуючі ділянки, які регулюють процес транскрипції, а також ділянки з невідомою поки що функцією.

Тепер доведено, що геном вищих організмів містить надлишок ДНК, причому кількість ДНК не пов'язана зі складністю організації. Так, клітини людини містять у 700 разів більше ДНК, ніж кишкова паличка, а в клітинах деяких земноводних (тритони, саламандри) і рослин (боби, лілейні) ДНК в 30 разів більше, ніж у клітинах людини. Таким чином, хоча геном ссавців має достатню величину, щоб кодувати 3 млн білків, обмеження, що накладається частотою мутацій і неточностями відтворення ДНК, дозволяє припустити, що жоден організм не може мати більше за 60 тис. білків. Навіть після закінчення науково-дослідної програми «Геном людини» функція великих ділянок ДНК, що перериває кодуючі послідовності, ще досі не визначена. Більшу частину клітинного циклу ці ділянки (на них припадає до 90 % ДНК) перебувають у конденсованому стані (*гетерохроматин*) і не транскрибуються.

Ген еукаріотичних організмів має складну будову. Він складається з декількох частин:

промотора – ділянки ДНК, що несе певну сигнальну послідовність нуклеотидів, яка пізнається ферментом транскрипції РНК-полімеразою (див. с. 73);

екзонів – власне кодуючих ділянок гена, що несеуть смислові послідовності ДНК;

інtronів – ділянок ДНК, які не несуть інформації про структуру білка і згодом видаляються з молекули iРНК;

термінатора – ділянки, яка містить сигнальну послідовність про припинення транскрипції РНК-полімеразою (*стоп-кодон*).

Гени розташовуються лінійно, йдучи або відразу один за одним (у цьому випадку говорять про *генні сегменти*), або розділяючись послідовностями некодуючої ДНК.

Особливості організації геномів прокаріотів і еукаріотів

Еукаріоти	Прокаріоти
ДНК зібрані в хромосоми	ДНК у вигляді єдиної кільцевої хромосоми – нуклеїду
ДНК зв'язана з гістонами	Гістони не виявлені
Гени розділені некодуючими послідовностями	Гени йдуть один за одним і часто зібрані в оперони (гени ферментів, що каталізують ряд послідовних реакцій одного метаболічного шляху – триптофановий оперон тощо)
Більшість генів мають кілька або багато інtronів	Гени не містять інtronів

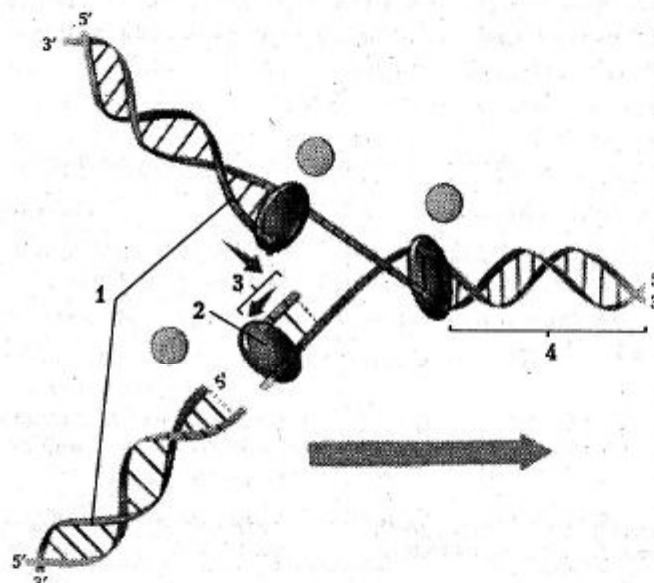
Реплікація ДНК

Реплікація ДНК – процес, під час якого молекули ДНК подвоюються. Подвоєння ДНК, що відбувається на певній стадії клітинного циклу,

необхідне для передачі спадкової інформації з покоління в покоління.

Реплікація здійснюється особливим ферментним комплексом — *ДНК-полімеразою*, і відбувається у декілька етапів. На першому етапі ДНК-полімераза прикріплюється до молекули ДНК у певних ділянках — *точках початку реплікації*. Кожна хромосома еукаріотів містить декілька таких ділянок, так що в процесі реплікації одночасно беруть участь багато полімераз. Далі на невеликій ділянці ланцюга ДНК розходяться — формується *реплікаційна виделка*. Полімераза, використовуючи кожний із ланцюгів як матрицю, починає синтезувати дочірні ланцюги, комплементарно добудовуючи дедалі нові нуклеотиди.

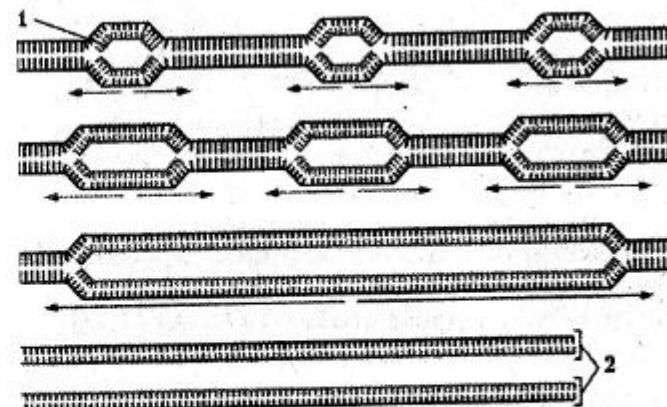
Реплікаційна виделка:
1 — нові ланцюги ДНК,
2 — ДНК-полімераза, 3 — фрагмент Оказакі,
4 — вихідна спіраль ДНК



Реплікація здійснюється тільки в одному напрямі: $5' \rightarrow 3'$, тобто шляхом приєднання 5'-нуклеотида до 3'-гідроксильного кінця ланцюга, що синтезується. Оскільки матричні полінуклеотидні ланцюги у вихідній молекулі ДНК орієн-

товані *антитаралельно*, дочірні ланцюги в кожній реплікативній виделці повинні рости в протилежних напрямках. Це може здійснюватися тільки за умови, що один з дочірніх ланцюгів (*лідируючий*) синтезується ДНК-полімеразою безперервно, а інший (який відстає) — невеликими фрагментами в протилежному напрямку. Такі фрагменти завдовжки 100–200 нуклеотидів (в еукаріотів) називають *фрагментами Оказакі*. Нарощування другого ланцюга відстає, тому що утворення кожного фрагмента Оказакі виявляється можливим тільки після того, як просування лідируючого ланцюга відкриє відповідну ділянку матриці. Синтезовані фрагменти потім зшиваніться спеціалізованим ферментом.

Реплікаційна виделка просувається уздовж ДНК доти, поки не зустрінеться з іншою реплікаційною виделкою або не дійде до кінця хромосоми. У результаті реплікації утворюються дві дочірні спіралі, кожна з яких містить один ланцюг матричної молекули й один заново синтезований ланцюг (тому реплікація ДНК називається *напівконсервативною*). Через деякий час ДНК упаковується таким чином, як це мало місце у вихідній молекулі.



Реплікація ДНК в еукаріотів:
1 — реплікаційна виделка; 2 — нові спіралі ДНК

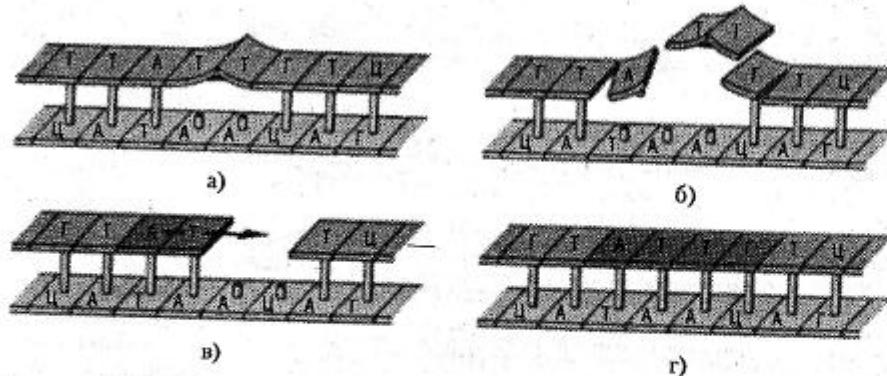
Довгий час залишалося незрозумілим, чому реплікація здійснюється тільки в одному напрямі. Тепер відомо, що саме напрям $5' \rightarrow 3'$ забезпечує безпомилкову роботу ДНК-полімерази (навіть більше, якщо помилка в приєднанні основи все-таки відбулася, фермент сам її виправляє)

Репарація ДНК

Незважаючи на те що з ДНК зв'язана велика кількість гістонових білків, її структура все ж таки недостатньо стабільна. Причини різних дефектів в укладанні ДНК зумовлені: брунівським рухом атомів, які її складають; підвищеним температурі в клітині; дією хімічних речовин (алкілсульфонатів, нітрозосечовини); дією ультрафіолетового проміння та іонізуючої радіації.

Характер пошкоджень молекули ДНК може бути різним: розрив зв'язків між дезоксирибозою і пуриновими основами (за добу в клітині людини відбувається від 5000 до 10 000 таких розривів), зміна хімічних зв'язків у молекулах піримідинових основ тощо. Якщо ці порушення не будуть усунені до наступної реплікації, вони можуть стати джерелом *мутацій*.

Усунення пошкоджень молекули ДНК називається *репарацією*. В основі процесів репарації лежить комплементарність нітратних основ. У разі порушення структури пурину або піримідину спеціалізовані ферменти (*ендонуклеази*, *глікозилази*) вирізають його та проводять заміну, використовуючи як матрицю протилежний лан-



Репарація ДНК у зоні тимінового димеру

юг. Репараційні системи настільки ефективні, що усувають переважну більшість порушень, які виникають. Проте вони бессилі проти дволанцюгових розривів (одночасного пошкодження обох ланцюгів ДНК), які виникають під час дії іонізуючих випромінювань або тривалого застосування деяких лікарських препаратів.

Транскрипція ДНК

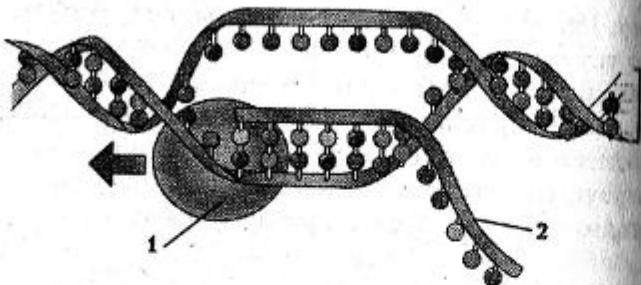
Транскрипція – процес синтезу iРНК на матриці ДНК. Утворені молекули iРНК у свою чергу є матрицями для синтезу білка. Транскрипцію здійснює фермент *РНК-полімераза*. Процес транскрипції відбувається у декілька етапів. Спочатку РНК-полімераза розпізнає ген, який несе інформацію про потрібний клітині білок. Це можливо завдяки сигнальній послідовності нуклеотидів *промотора*. Приєднавшись до промотора, РНК-полімераза розкручує певну ділянку подвійної спіралі ДНК і починає добудовувати до однієї з них комплементарні нуклеотиди (напрямок транскрипції $5' \rightarrow 3'$). Будь-який з ланцюгів міг би правити за матрицю, під час транскрипції якої утворюватимуться дві молекули iРНК, що несуть різну інформацію (по одній на кожний із двох ланцюгів подвійної спіралі ДНК), проте транскрибується тільки один з ланцюгів, а утворена РНК відповідає за свою нуклеотидною послідовністю нематричному ланцюгу. Вибір ланцюга ДНК для транскрипції (а отже, і характер одержаної інформації) залежить тільки від промотора.

Почавши копіювання, РНК-полімераза продовжує добудовувати комплементарні нуклеотиди доти, доки не зустріне стоп-сигнал (*термінатор*). Після цього полімераза відходить від ДНК, а утворений попередник молекули iРНК зазнає в ядрі подальших модифікацій (див. с. 100).



Френсіс Крік (1916 – 2005) – англійський фізик, генетик, що працював разом із Дж. Уотсоном над розшифровкою структури ДНК. Лауреат Нобелівської премії 1962 р.

ВІДТВОРЕННЯ КЛІТИН



Транскрипція:
1 – РНК-полімераза, 2 – іРНК,
3 – ДНК

У даний час показано, що в процес регуляції транскрипції залучено безліч білків (*чинники транскрипції*), які допомагають РНК-полімеразі впізнати потрібний промотор.

Транскрипція рРНК має деякі особливості, пов'язані з потребою клітини у великій кількості рибосом (десятки й сотні тисяч). Гени, які кодують рРНК, представлені в геномі великою кількістю копій, зібраних у сегменти (*кластери*). Під час одноразового проходження РНК-полімерази транскрибується відразу безліч молекул рРНК, які потім розрізаються і зв'язуються з білками, що приводить до формування рибосомальних субодиниць. Останні крізь ядерні пори просякають у цитоплазму й можуть брати участь у трансляції. Складання рибосомальних субодиниць відбувається, таким чином, у ядрі, а саме в тій його специфічній ділянці, яка називається ядерцем.

Клітина, як структурно-функціональна одиниця живого, здатна до самовідтворення, яке здійснюється шляхом *поділу*. В еукаріотичних клітинах існують два способи поділу – *мітоз і мейоз*. Стосовно клітин, які діляться шляхом мітозу, вживається поняття *клітинний цикл* – період життя клітини від її утворення до моменту поділу.

Клітинний цикл

Клітинний цикл складається з *інтерфази* і власне *мітотичного поділу (мітозу)*. Інтерфаза складається з трьох періодів: *передсинтетичного G₁, синтетичного S і постсинтетичного G₂*.

Передсинтетичний період характеризується інтенсивним ростом клітини, активним синтезом білків, збільшенням об'єму цитоплазми та площин клітинних мембрани. Він є найтривалішим і складає основну частину життя переважної більшості клітин.

Далі йде *синтетичний період*, під час якого відбувається реплікація ДНК і формування Х-подібних хромосом. Кожна хромосома складається тепер з двох сестринських хроматид, ідентичних одна одній. У певній ділянці – *центромері* – обидві хроматиди залишаються сполученими одна з одною. Центромера утворюється в місці, де повного подвоєння ДНК не відбулося, і складається із цільно упакованого хроматину. У цей період хромосоми ще тонкі, дуже зігнуті й їх не видно у світловий мікроскоп.



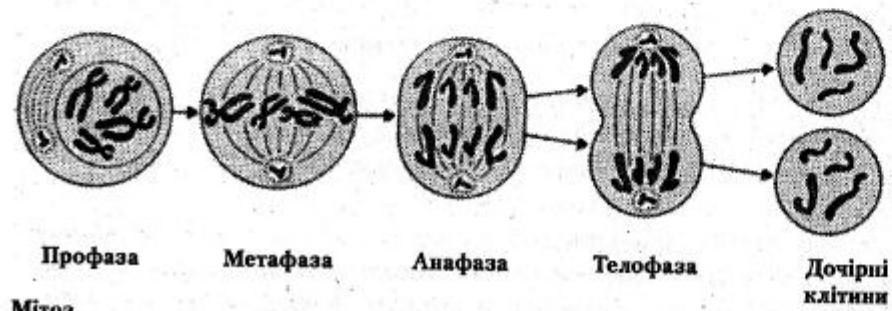
Клітинний цикл

У постсинтетичному періоді інтерфази синтезуються білки веретена поділу й достатня кількість АТФ (процес поділу клітини надзвичайно складний та енергоемний).

Після закінчення інтерфази починається власне мітотичний поділ (**міоз**).

Міоз

Міоз – спосіб клітинного поділу, під час якого клітини, що утворюються, ідентичні за генотипом і є точною копією материнської клітини. Міоз відбувається у декілька стадій (фаз), які безперервно переходять одна в одну.



Профаза. Клітина вступає у *профазу* – першу фазу мітотичного поділу. У цей період центролі клітинного центру розходяться до протилежних полюсів клітини. Оболонка ядра поступово розпадається на маленькі мембральні пухирці; аналогічні зміни відбуваються з апаратом Гольджі й ендоплазматичним ретикулумом. У хромосомах спостерігається конденсація хроматину (багатократне збільшення щільності упаковки). Процеси транскрипції повністю припиняються й утворення необхідних клітині білків може здійснюватися тільки за рахунок раніше синтезованих молекул iРНК.

Метафаза. У метафазі конденсація хроматину максимальна. Утворюються так звані *метафазні хромосоми*, які добре видно у світловий мікроскоп. Кожна хромосома складається з двох сестринських *хроматид*, які утворюють плечі хромосоми, *центромери* і кінцевих ділянок – *теломери*. Положення центромери і довжина плечей різні у різних хромосом, будучи надійним критерієм для їх ідентифікації (див. малюнок на с. 78).

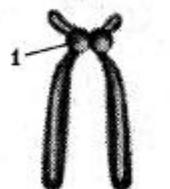
Під час метафази хромосоми вибудовуються на екваторі клітини. Формується *веретено поділу* – білкові нитки (мікротрубочки), що тягнуться від центролей до центромер хромосом. При цьому до кожної центромери може прикріплятися декілька ниточек (до 40 у клітинах ссавців). У клітинах рослин центролі відсутні, а їхню функцію виконують скupчення мембрани ендоплазматичного ретикулуму на полюсах клітини. З ними звязуються мікротрубочки, формуючи веретено поділу.



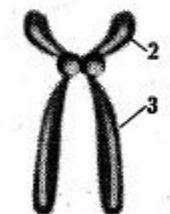
Метафазна хромосома: 1 – плечі, 2 – теломери, 3 – центромера, 4 – гетерохроматин, 5 – еухроматин

Яке еволюційне значення має утворення метафазних хромосом? Конденсація хромосом необхідна для їх подальшого впорядкованого розподілення в дочірні клітини. Складний мітотичний апарат став необхідним з появою клітин, які містять велику кількість ДНК у декількох окремих хромосомах. У прокаріотичних клітинах міститься єдина кільцева хромосома, і розподіл генетичного матеріалу після подвоєння ДНК здійснюється без попередньої конденсації. З появою еукаріотів геном ускладнився, збільшилися розміри та число хромосом. Виникла необхідність у створенні складнішого механізму розподілу хромосом між дочірніми клітинами.

Анафаза. В *анафазі* подвійні хромосоми розриваються веретеном поділу і сестринські хроматиди відходять до протилежних полюсів клітини. При цьому вони орієнтовані центромерами до відповідного полюса, а теломерами – до екватора клітини.



Телоцентрична



Акроцентрична



Метацентрична

Види хромосом:
1 – центромера, 2 – коротке плече, 3 – довге плече

Телофаза. У телофазі навколо хромосом починає формуватися ядерна оболонка, з'являються ядерні пори, відновлюється парність центролей, цитоплазма й органели рівномірно розподіляються між полюсами клітини. Хромосоми поступово деспіралізуються, починають формуватися ядерця.

Далі йде процес розділу цитоплазми з утворенням двох дочірніх клітин – **цитокінез**. У тварин цитокінез починається з утворення невеликої складки плазмалеми – **борозни поділу**. Поступово ця складка дедалі глибше заходить у цитоплазму, формуючи так зване **скоротливе кільце**, що складається з білкових ниток. Врешті-решт цитоплазма повністю розділяється з утворенням двох дочірніх клітин, у кожній з яких міститься диплоїдний набір хромосом і приблизно однакова кількість органел.

Більшість клітин рослин оточена міцною клітинною стінкою, тому механізм цитокінезу в них істотно відрізняється від описаного для тваринних клітин. Цитоплазма розділяється шляхом утворення нової стінки в площині між двома дочірніми ядрами. Вона розширяється доти, доки краї не дійдуть до стінки материнської клітини.

Утворені дочірні клітини вступають в інтерфазу.

Біологічне значення мітозу полягає в підтримуванні сталої кількості хромосом у клітинних поколіннях – дочірні клітини отримують таку ж генетичну інформацію, яка міститься в ядрі материнської клітини.

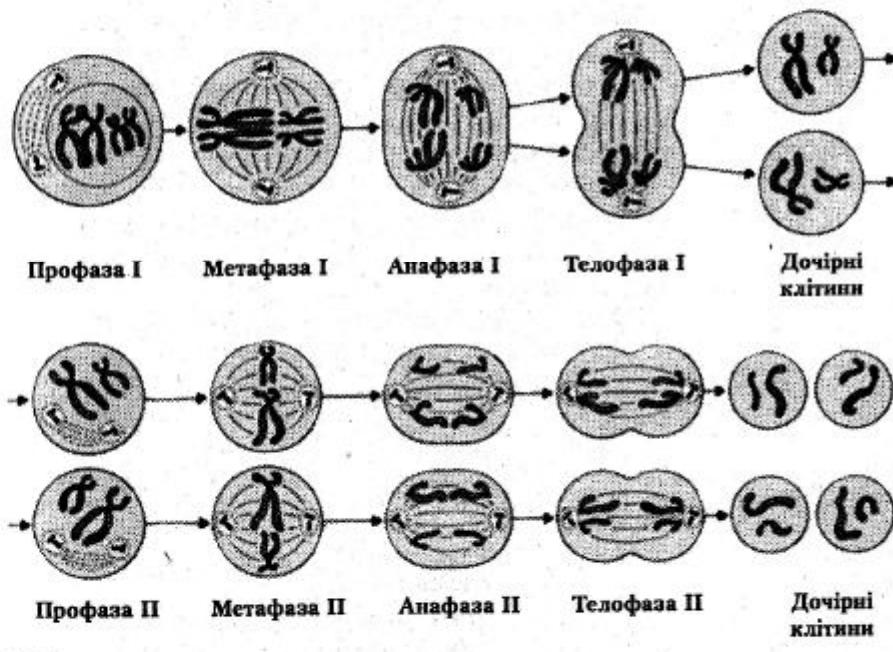
У багатьох еукаріотичних організмів виявлений так званий **прямий поділ**, або **аміто**, під час якого відбувається подвоєння ДНК, формування нових ядер, проте утворення дочірніх клітин не відбувається або генетичний матеріал розподіляється між ними нерівномірно. У результаті амі-

тозу з'являються багатоядерні клітини, характерні для деяких тканей тварин, грибів і рослин.

Мейоз

Мейоз – спосіб поділу клітин, під час якого відбувається зменшення (редукція) кількості хромосом і перехід клітин з диплоїдного стану в гаплоїдний. Мейоз включає два поділи – **редукційний** (перший) і **еквацийний** (другий). Кожний з них поділяється на ряд стадій (фаз): **профазу, метафазу, анафазу і телофазу**. Ці стадії першого поділу позначаються римською цифрою I, другого – цифрою II.

Процеси, що йдуть в інтерфазі I мейозу, ідентичні таким під час мітозу: відбувається інтенсивний синтез білків, збільшення поверхні клітинних мембрани, подвоєння ДНК.



Мейоз

ОБМІН РЕЧОВИН У КЛІТИНІ

Профаза І. Спостерігається попарне зближення подвоєних гомологічних і спіралізованих хромосом (утворення *бівалентів*). Відбувається *кросинговер* (див. малюнок на с. 150) — злиття й обмін гомологічними ділянками. Руйнується ядерна оболонка, розходяться центролі.

Метафаза І. Біваленти гомологічних хромосом розташовуються на екваторі клітини, нитки веретена поділу прикріплюються до центромер.

Анафаза І. До полюсів клітини розходяться подвоєні хромосоми (не сестринські хроматиди, як у мітозі) — по одній хромосомі з кожного біваленту. Відбувається двократне зменшення (редукція) кількості хромосом і їх випадковий перерозподіл у майбутніх гаметах.

Телофаза І. Утворюються дочірні клітини вже з гаплоїдним набором хромосом. Кожна хромосома складається з двох сестринських хроматид, ідентичних одна одній.

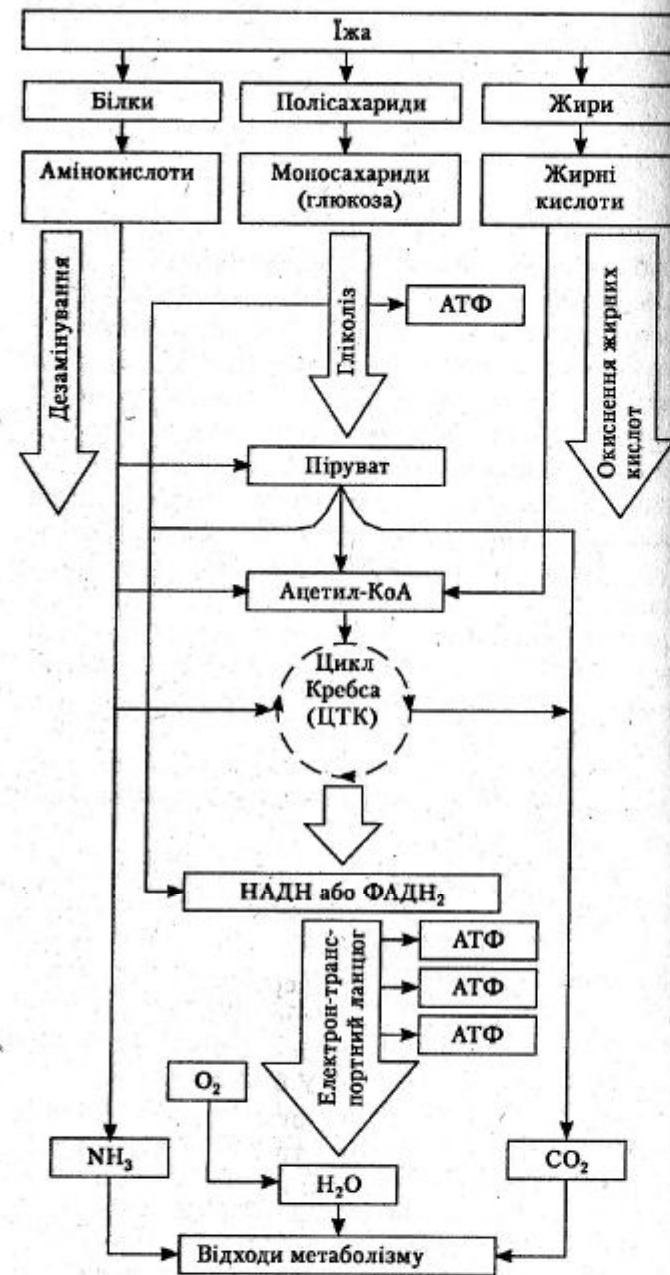
Після першого редукційного поділу мейозу клітини вступають у коротку інтерфазу II, яка не супроводжується подвоєнням ДНК. Потім починається другий поділ — еквацийний. В анафазі II дочірні хроматиди розходяться до протилежних полюсів клітини, а в телофазі II з двох клітин, що виникли під час редукційного поділу, утворюються чотири клітини, які несуть гаплоїдний набір хромосом.

Мейоз здійснюється під час утворення статевих клітин у тварин і спор у багатьох рослин (нестатеве розмноження).

Обмін речовин (метаболізм) — сукупність хімічних перетворень, які відбуваються в клітинах та забезпечують їхній ріст, життєдіяльність і відродження. Обмін речовин живої клітини складається з двох протилежно направлених видів реакцій — катаболічних і анаболічних. Сукупність реакцій розпаду органічних сполук називається *катаболізмом*, або *енергетичним обміном*. Сукупність реакцій синтезу органічних сполук називається *анаболізмом*, або *пластичним обміном*. Під час розщеплення (катаболізму) органічних сполук (білків, жирів, вуглеводів) виділяється енергія, яка акумулюється в хімічних зв'язках молекул АТФ. Ця енергія використовується клічиною в анаболічних процесах — синтезі власних, необхідних на даний момент часу білків, жирів і вуглеводів. Таким чином, енергетичний і пластичний обмін тісно пов'язані між собою потоками речовини й енергії.

За способом добування енергії живі організми поділяються на *автотрофів* і *гетеротрофів*. Клітини *гетеротрофів* (тварини, гриби, більшість бактерій, паразитичні рослини) для побудови власних біополімерів використовують мономери поглинених і розщеплених ними органічних сполук, а також енергію, що виділяється при цьому. *Автотрофи* здатні синтезувати власні біополімери з води, вуглекислого газу та мінеральних солей. Залежно від джерела енергії, яка використовується, автотрофи поділяють на *фототрофів* (акумулюють сонячну енергію — зелені рослини, деякі бактерії) і *хемотрофів* (акумулюють енергію, що виділяється внаслідок

Розщеплення біополімерів до мономерів



Неповне окиснення мономерів з утворенням НАДН і невеликої кількості АТФ

Повне окиснення ацетил-КоА до СО₂ і Н₂О з утворенням великої кількості АТФ у дихальному (електротранспортному) ланцюзі мітохондрій. Для цього абсолютно необхідний кисень

Загальна схема катаболічних шляхів біоорганічних молекул

окисно-відновних процесів — сіркові бактерії, нітратифікуючі бактерії).

За чутливістю до концентрації кисню в навколошньому середовищі всі організми поділяються на *аеробів* і *анаеробів*. Аероби можуть існувати тільки за наявності достатнього вмісту кисню. Анаероби поділяються на *облігатних* (існують тільки в безкисневих умовах) і *факультативних* (здатні до життя в широкому діапазоні концентрацій кисню). Виявляється, що різні клітини багатоклітинного організму мають різну чутливість до кисню. Так, для нейронів головного мозку людини шкідливі навіть найменші коливання концентрації кисню в крові, у той час як клітини скелетного м'яза можуть якийсь час працювати в анаеробних умовах. Чутливість до кисню зумовлена типом енергетичного обміну, який використовує клітина.

ОБМІН ВУГЛЕВОДІВ

Енергетичний обмін вуглеводів

В організмі гетеротрофів вуглеводи, поглинені з навколошнього середовища, піддаються ферментативному розщепленню. В організмі автотрофів розщепленню піддаються вуглеводи (крохмаль), синтезовані з неорганічних речовин. Виділяють три етапи катаболізму вуглеводів.

На **першому етапі** полісахариди розщеплюються до моносахаридів. У більшості багатоклітинних гетеротрофних організмів ці процеси відбуваються в травному тракті й називаються *порожнистим травленням*, в одноклітинних автотрофів і гетеротрофів — безпосередньо всередині клітини.

На **другому етапі** глюкоза під дією ряду цитоплазматичних ферментів перетворюється

Термін «анаеробі» запроваджений Л. Пастером, який відкрив у 1861 р. бактерії маслянокислого бродіння. До анаеробів належать головним чином прокаріоти. Серед еукаріотів до безкисневих умов пристосувалися деякі паразитичні найпростіші та черви, а також дріжджі

У людини відомо декілька вроджених патологій, пов'язаних з недостатністю деяких ферментів гліколізу. Це призводить до розвитку анемії і серцевої недостатності.

на піровиноградну кислоту (піруват). Процес розщеплення глюкози до пірувата називають **анаеробним гліколізом**, оскільки для його здійснення не потрібний кисень. У безкисневих умовах піруват, що утворився, перетворюється на молочну кислоту (лактат), яка виводиться з клітин як кінцевий продукт катаболізму вуглеводів. Саме такий шлях обміну використовують клітини анаеробів, клітини скелетного м'яза (якийсь час) і клітини водних пірнаючих ссавців. Під час розщеплення 1 молекули глюкози шляхом анаеробного гліколізу утворюється 2 молекули піровиноградної кислоти, виділяється 2 молекули АТФ і 2 молекули **нікотинаміденіндинуклеотиду — НАДН**. Пізніше НАДН може бути використаний клітиною для синтезу АТФ.

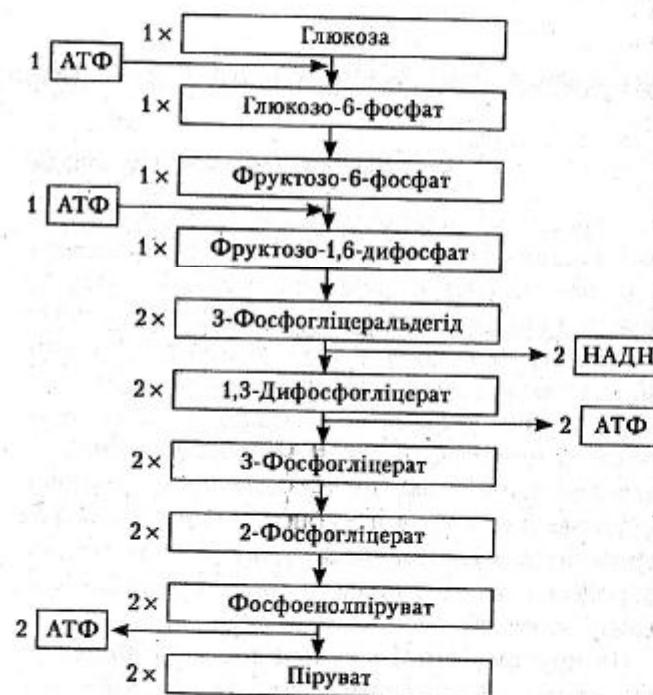
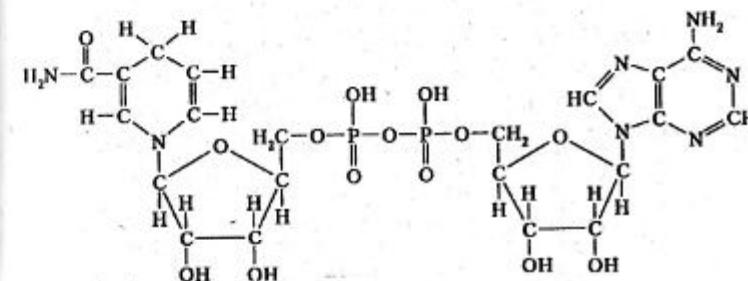


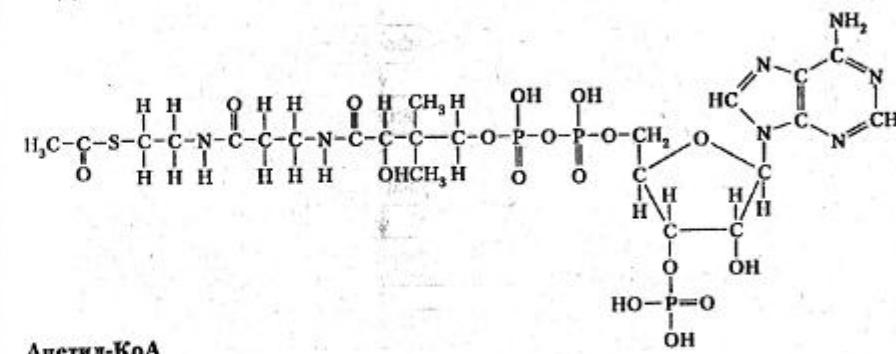
Схема реакцій гліколізу

Деякі прокаріоти (анаеробні грампозитивні бактерії роду *Clostridium*) й еукаріоти (дріжджі) окиснюють глюкозу з утворенням етилового спирту. Такий процес називається **спиртовим бродінням**. При цьому глюкоза перетворюється на піруват, а потім ферментативно окиснюється спочатку до оцтового альдегіду, а потім до етилового спирту. Із 1 молекули глюкози утворюється 2 молекули АТФ, вуглекислий газ і вода. Спиртове бродіння широко застосовується для добування спирту, пива та вина.

Третій етап катаболізму починається за наявності в середовищі достатньої кількості кисню. Утворений піруват надходить у мітохондрії та бере участь у реакції утворення **ацетилкоферменту А (ацетил-КоА)** — сульфуровмісної молекули з **макроергічним зв'язком**, похідної оцтової кислоти. Ацетил-КоА піддається комплексу



НАДН – нікотинаміденіндинуклеотид відновленний



Ацетил-КоА

ферментативних перетворень, які об'єднуються під назвою цикл Кребса, або цикл *трикарбонових кислот (ЦТК)*. ЦТК – це замкнений ланцюг реакцій, у процесі яких утворюються 1 молекула АТФ, 3 молекули НАДН, 1 молекула флавінаденіндінуклеотиду – ФАДН₂ (похідна рибофлавіну – вітаміну В₂) і вуглекислий газ. НАДН і ФАДН₂ називають *відновними еквівалентами*. Вони пізнаються і зв'язуються ферментами *дихального ланцюга* мітохондрій, де окиснюються до НАД+ і ФАД+.

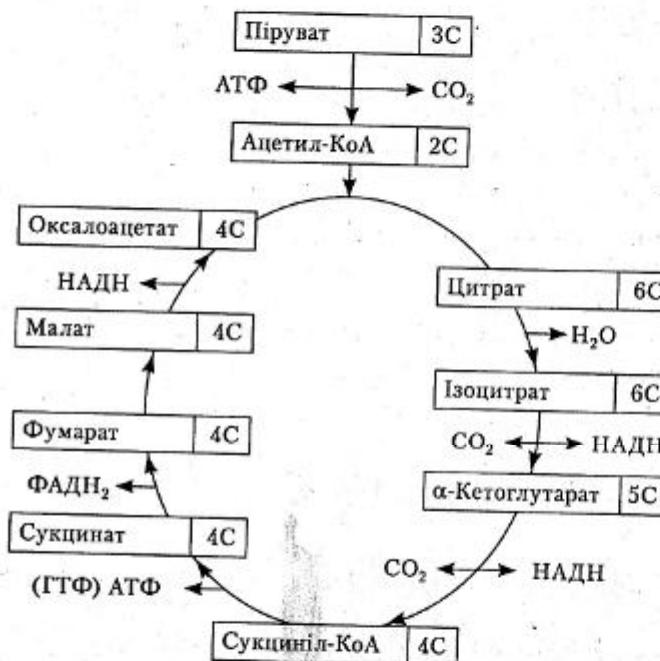


Схема циклу Кребса (циклу трикарбонових кислот)

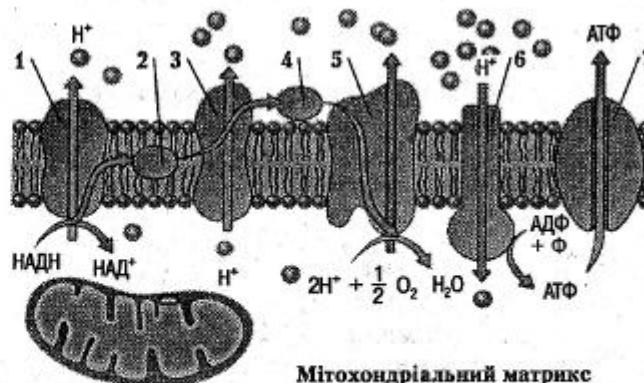
Дихальний ланцюг мітохондрій складається з декількох білкових комплексів, розташованих у внутрішній мембрані мітохондрій і здатних уловлювати і транспортувати електрони. Ферумвмісний фермент (1-й компонент лан-

цюга) – НАДН-дегідрогеназа передає електрони, що виділяються у разі окиснення НАДН і ФАДН₂ на *убіхінон* (2-й компонент ланцюга), а той – на систему цитохромів. Цитохроми являють собою ферумвмісні білки, розташовані в такому порядку: цитохром В → цитохром С → цитохром аа3. Останній фермент називають також *цитохромоксидазою*. Він здійснює передачу електронів безпосередньо на молекулярний кисень (O₂) з утворенням води. Такий процес називають *окисним фосфорилуванням*. У разі окиснення 1 молекула НАДН утворюється 3 молекули АТФ, а у разі окиснення ФАДН₂ – 2 молекули АТФ.

Білки дихального ланцюга виявлені в усіх клітинах еукаріотичних організмів (тварин, рослин, грибів) і в клітинах аеробів прокаріотів.

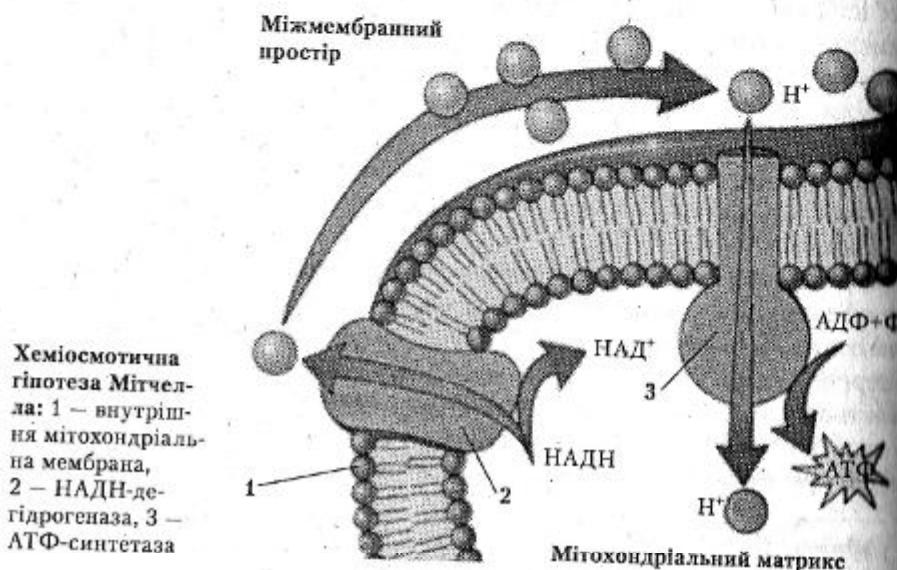
Завдяки процесу окисного фосфорилування катаболізм аероба вуглеводів виявляється набагато ефективнішим за анаеробний, дозволяючи засвоїти до 40 % енергії згорання глукози. Частина енергії, яка не запасається у формі АТФ, звільниться у вигляді теплоти та використовується у теплокровних тварин для підтримки сталої температури тіла.

Міжмембраний простір



Ганс Адольф Кребс (1900–1981) – англійський біохімік, що працював над уstanовленням механізмів біологічного окиснення. Описав циклічне перетворення трикарбонових кислот у мітохондріях. У 1953 р. удостоєний Нобелівської премії з фізіології та медицини

Яким же чином енергія електронів перетворюється на енергію зв'язків АТФ? Існує декілька теорій, але найбільшу кількість експериментальних підтверджень дістала хеміосмотична гіпотеза Мітчелла. Згідно з цією гіпотезою транспорт електронів по дихальному ланцюгу пов'язаний із перенесенням протонів (H^+) з матриксу мітохондрій у міжмембраний простір. У результаті цього по обидва боки від внутрішньої мембрани виникає різниця концентрацій H^+ , так що протони намагаються повернутися в матрикс. Цей процес здійснюється за допомогою специфічних білків (АТФ-синтетаз), які пронизують внутрішню мембрану і формують канал. Транспорт протонів через цей канал пов'язаний із синтезом АТФ.



Пластичний обмін вуглеводів у гетеротрофних організмів

Моносахариди, які потрапили в цитоплазму, можуть не тільки піддаватися розщепленню з виділенням енергії, але є матеріалом для синтезу власних полісахаридів клітини. Напрям обміну повністю визначається потребою клітини в речовині й енергії в даний момент часу (у багатоклітинних гетеротрофів тип обміну клітин

інших органів — печінки, жирової тканини — залежить також від потреб усього організму й регулюється гормонами).

Глюкоза за допомогою специфічних ферментів полімеризується з утворенням глікогену (цей процес називається глікогенезом). У цьому разі витрачається енергія АТФ. Синтезований глікоген накопичується в цитозолі у вигляді гранул і запасною поживною речовиною. У разі необхідності він окиснюється до глюкози, яка включується в гліколіз. Утворена внаслідок розпаду глікогену в клітинах печінки ссавців глюкоза виходить у кров і є джерелом енергії для нейронів і м'язів. Оскільки більшість реакцій гліколізу є оборотними, клітина здатна синтезувати глюкозу з інших сполук ацетил-КоА, кислот, залучених у ЦТК (цей процес називається глуконеогенезом).

Пластичний обмін вуглеводів у фототрофних організмів — фотосинтез

Фотосинтез — це процес перетворення енергії сонячного світла на енергію хімічних зв'язків і синтезу органічних сполук (вуглеводів) з неорганічних (вода та вуглекислий газ).

Основним фотосинтетичним пігментом вищих рослин є хлорофіл. Це аморфна речовина синьо-чорного кольору, добре розчинна в ефірі, бензені, хлороформі, ацетоні та нерозчинна у воді, в складним ефіром дикарбонової кислоти хлорофіліну. За хімічною структурою розрізняють декілька видів хлорофілу — хлорофіл *a* (міститься в хлоропластах усіх зелених рослин і ціанобактерій), *b*, *c* і *d* (присутні разом із хлорофілом *a* у клітинах водоростей). Максимум поглинання хлорофілів лежить у червоній і синій частинах спектру: для хлорофілу *a* — 661 і 429 нм, для хлорофілу *b* — 643 і 453 нм. Крім хлорофілів,

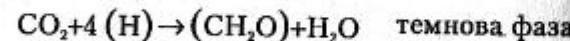
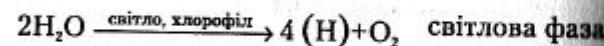


Пітер Мітчелл (нар. 1920) — англійський біохімік, який займався дослідженнями в галузі окисного фосфорилювання мітохондрій

Формула хлорофілу *a* — $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$, хлорофілла *b* — $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$

у хлоропластах як допоміжні пігменти присутні **каротиноїди** (жиророзчинні пігменти, виявлені у всіх рослин) і **фікобіліни** (у деяких водоростей і ціанобактерій).

Процес фотосинтезу складається з двох взаємопов'язаних етапів *світлової та темнової фаз*. Світлова фаза відбувається лише за наявності світла, за допомогою фотосинтетичних пігментів у тилакоїдах хлоропластів. Реакції темнової фази не вимагають для свого здійснення світла та відбуваються в стромі хлоропластів. Сумарні рівняння світлової та темнової фаз:

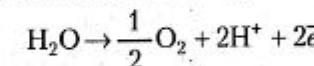


У світловій фазі фотосинтезу відбувається поглинання світла молекулами хлорофілу *a* (за участю допоміжних пігментів – хлорофілу *b*, фікобілінів і каротиноїдів) і трансформація енергії світла в хімічну енергію АТФ і відновленого НАДФН (нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат відновлений). Ці процеси здійснюються білковими комплексами, які входять до складу тилакоїдів хлоропластів.

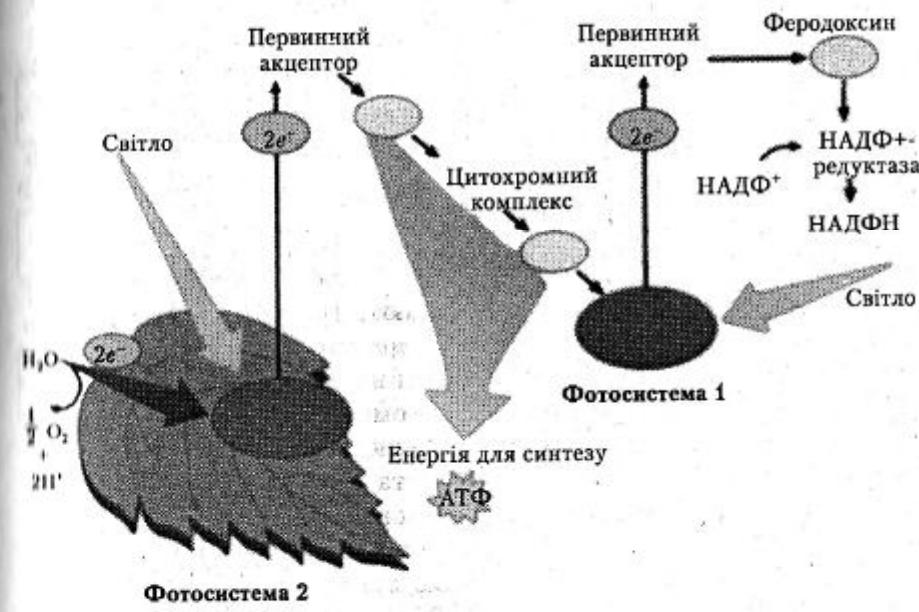
Одними з таких комплексів є **фотосистема 1 (ФС1)** і **фотосистема 2 (ФС2)**. У кожній фотосистемі виділяють три зони: *антенний комплекс*, *реакційний центр*, *первинні акцептори електронів*. Антенний комплекс складається з хлорофілу *b* і допоміжних пігментів. Він призначений для уловлювання енергії світла різної довжини хвилі та передачі її на реакційний центр. До реакційного центру ФС1 входять молекули хлорофілу *a* з максимумом поглинання світла з довжиною хвилі 700 нм, а до реакційного центру ФС2 – хлорофіл *a* з максимумом поглинання 680 нм.

У багатьох фотосинтезуючих бактерій є тільки одна фотосистема. Вони також не використовують воду як донора електронів. У таких бактерій електрони, віддаючи енергію, повертаються в молекули хлорофілу (циклічний транспорт електронів)

Процеси у світловій фазі здійснюються за так званою *Z-схемою*. Кванти світла, потрапляючи на ФС2 і передаючи їй свою енергію, збуджують електрони реакційного центру, які передаються через ланцюг білкових переносників (комплекс цитохромів) і втрачають при цьому енергію. Утворене внаслідок виходу електронів вакантне місце у ФС2 поповнюється електронами, отриманими під час *фотолізу води* – реакції розщеплення молекули води під дією кванта світла з виділенням протонів, електронів і кисню. Рівняння фотолізу води має такий вигляд:



Водночас у разі збудження реакційного центру ФС1 електрон передається через ферумвмісні білки (одним з яких є феродоксин), також втрачаючи при цьому енергію. Частина енергії, що виділилася, йде на ферментативне відновлення



НАДФ⁺ (нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат окиснений) до НАДФН (реакція здійснюється ферментом НАДФ⁺-редуктазою). Вакантне місце, що утворилося у ФС1, займається електронами, що надійшли з ФС2. Енергія, що вивільнилася під час проходження електронів з ФС2 у ФС1, використовується для синтезу АТФ з АДФ і неорганічного фосфату.

Утворені в результаті фотохімічних реакцій АТФ і НАДФН використовуються для здійснення реакцій темнової фази, в якій відбувається відновлення молекул СО₂ до молекул вуглеводів (глюкози). Існують різні способи відновлення СО₂, найпоширеніший з них – цикл Кальвіна, притаманний усім рослинам.

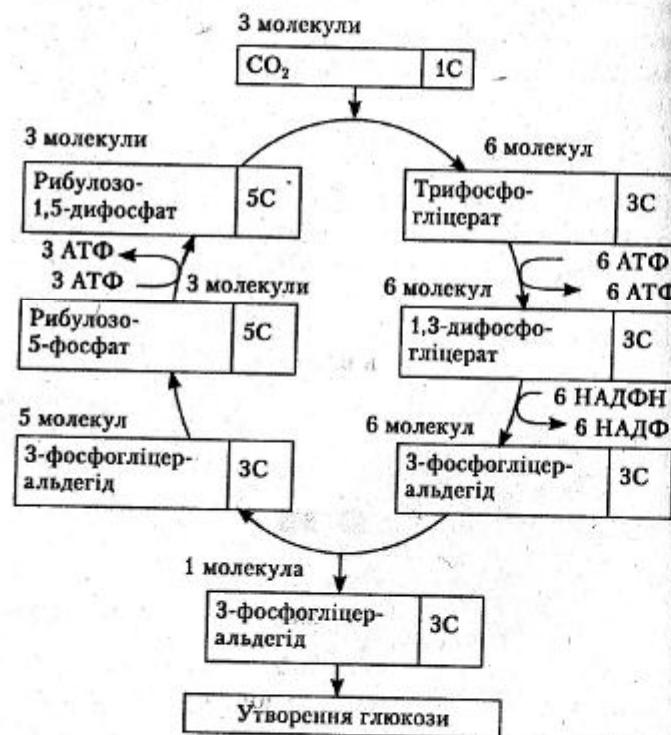


Схема реакцій циклу Кальвіна

У процесі комплексу біохімічних реакцій циклу Кальвіна відбувається фіксація атома Карбону СО₂ для побудови карбонового кістяка глюкози (С₆H₁₂O₆) з рибульзо-1,5-дифосфату (С₅H₈O₅P₂).

Для синтезу 1 молекули глюкози в циклі Кальвіна необхідно 12 молекул НАДФН і 18 молекул АТФ, що утворюються в результаті фотохімічних реакцій фотосинтезу. Для того щоб відбувалися реакції темнової фази, сонячне світло не потрібне. Енергія для синтезу вуглеводів утворюється внаслідок розщеплення молекул АТФ, синтезованих під час проходження електронів по компонентах ФС1 і ФС2.

Утворена в процесі циклу Кальвіна глюкоза може потім розщеплюватися до пирувата, надходить в цикл Кребса. Рослини використовують глюкозу як джерело енергії в нічний час і для інших процесів, в яких необхідне швидке її отримання (рухи листя у недоторки, росинки). У цьому разі кисень не виділяється, а поглинається, а вуглекислий газ, що утворився, вивільняється в навколошне середовище. Ось чому не рекомендується ставити великі рослини в спальннях, особливо біля ліжка. Кисень виділяється в атмосферу тільки за наявності квантів світла достатньої енергії, як побічний продукт фотолізу води. Основне значення цієї реакції – отримання електронів, які заповнюють вакантні місця в реакційному центрі ФС2.

ОБМІН ЖИРІВ

Енергетичний обмін жирів

Жирні кислоти в клітинах гетеротрофів транспортується в мітохондрії за допомогою специфічного переносника, де піддаються окисненню

У результаті фотосинтезу на Землі утворюється близько 150 млрд т органічної речовини і виділяється близько 200 млрд т вільного кисню на рік. Цього достатньо для підтримки сучасного складу атмосфери

з утворенням ацетил-КоА, який надходить у цикл Кребса (у разі окиснення 1 молекули пальмітинової кислоти до CO_2 і води утворюється 140 молекул АТФ). Цикл Кребса, таким чином, є універсальним клітинним циклом, який сполучає між собою обмін вуглеводів і жирів. Процес розщеплення жирних кислот набагато енергетично вигідніший за такий для глюкози, проте він може відбуватися тільки в аеробних умовах.

Пластичний обмін жирів

Ацетил-КоА може правити за джерело для синтезу жирних кислот і холестеролу (а також стероїдних гормонів у відповідних клітинах ендокринних залоз). У жировій тканині жирні кислоти та глюкоза перетворюються на тріацилгліцероли і запасаються у формі ліпідних (жирових) крапель доти, доки не будуть затребувані іншими органами. У разі голодування тріацилгліцероли жирової тканини хребетних і деяких безхребетних тварин розщеплюються до жирних кислот і гліцеролу, які виходять у кров і слугують джерелом енергії для міокарду (у клітинах печінки гліцерол також здатний перетворюватися на глюкозу). Тріацилгліцероли можуть частково синтезуватися з глюкози у разі її окиснення до ацетил-КоА.

У разі надмірного надходження вуглеводів і жирних кислот з їжею процес синтезу ліпідів починає переважати над іншим розладом. Число і розмір жирових клітин збільшується – розвивається ожиріння.

ОБМІН БІЛКІВ

Пластичний обмін – синтез білка

Амінокислоти, що утворюються внаслідок розщеплення харчового білка гетеротрофами, транспортується в цитоплазму клітин. Далі вони включаються в синтез клітинних білків. Замінні амінокислоти можуть утворюватися в клітині

з різних речовин: аланін з піровиноградної кислоти (реакція оборотна), глутамінова кислота з α -кетоглутарату (α -кетоглутарової кислоти) тощо.

Незамінні амінокислоти обов'язково повинні надходити в гетеротрофні клітини з навколошнього середовища. Для різних організмів незамінними є різні амінокислоти. Втрата здатності організму синтезувати певні амінокислоти у процесі еволюції визначається їхньою доступністю в навколошньому середовищі.

Замінні та незамінні амінокислоти в організмі людини

Незамінні	Замінні
Аргінін (Арг)	Аланін (Ала)
Валін (Вал)	Аспарагін (Асн)
Гістидин (Гіс)	Аспарагінова кислота, аспартат (Асп)
Лейцин (Лей)	Гліцин (Глі)
Лізин (Ліз)	Глутамінова кислота, глутамат (Глу)
Метіонін (Мет)	Пролін (Про)
Треонін (Тре)	Серін (Сер)
Триптофан (Трп)	Тирозин (Тир)
Фенілаланін (Фен)	Цистеїн (Цис)
Ізолейцин (Іле)	Глутамін (Глн)

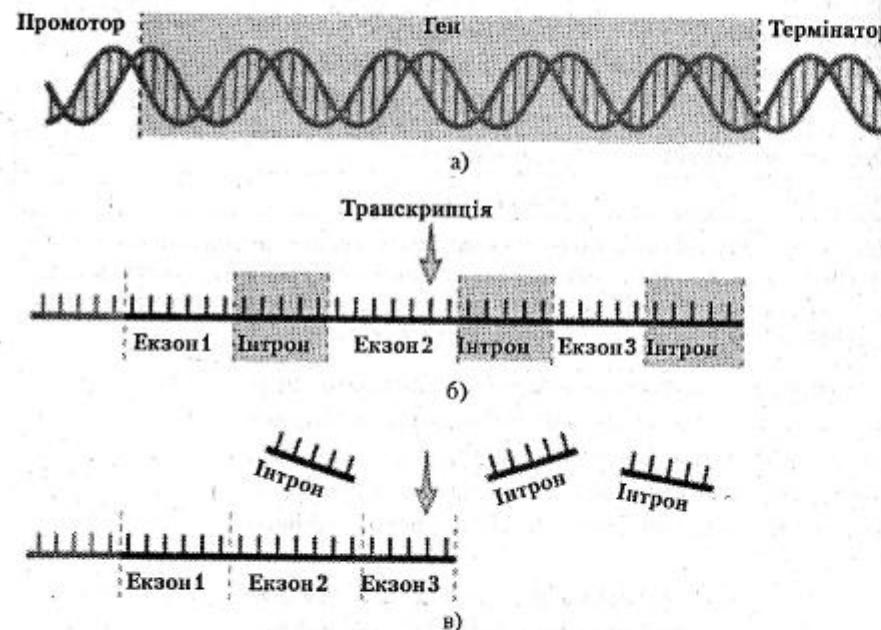
Примітка: аргінін і гістидин вважаються умовно незамінними («напівзамінними») амінокислотами, оскільки вони можуть синтезуватися в організмі людини на певному етапі розвитку, але швидкість синтезу недостатня для того, щоб забезпечити ріст тканин.

Клітини автотрофів здатні самостійно синтезувати всі необхідні амінокислоти, використовуючи нітратні сполуки, поглинені з ґрунту. При цьому використовується енергія, акумульована в хімічних зв'язках АТФ у процесі фотосинтезу.

Процес синтезу білка складається з декількох етапів: 1) транскрипція iРНК на матриці ДНК; 2) транспорт iРНК через ядерні пори

в цитоплазму клітини; 3) формування комплексу iРНК з великою і малою субодиницями рибосом; 4) **трансляція** — процес реалізації інформації, закодованої в нуклеотидній послідовності iРНК, в амінокислотну послідовність білка; 5) **посттрансляційні модифікації** синтезованої білкової молекули.

Транскрипція iРНК та її модифікації. Транскрипція описана на с. 73–74. РНК-полімераза копіє не лише нуклеотиди екзонів, але також й інtronів. Молекула, що утворюється при цьому, (*первинний транскрипт*), тому містить не тільки кодуючі, але й «безглазді» послідовності. Особливі ферменти ядра здатні пізнати інtronи та вирізати їх. Реакція розриву й об'єднання молекули РНК (*сплайсинг*) повинна відбуватися абсолютно точно, оскільки похибка навіть в один нуклеотид змінить шифр



Сплайсинг РНК: а) ДНК, б) попередник iРНК, в) iРНК

кодону і зробить безглаздою закодовану в ній інформацію. Багато генів еукаріотів містять до 30 інtronів, які видаляються з вихідного транскрипту. Припускають, що інtronи є свого роду «пастками» для мутацій: пошкодження, які виникають спонтанно в структурі ДНК, не зачіпають кодуючі ділянки генів.

Окрім вирізання інtronів, iРНК піддається в ядрі й іншим модифікаціям: до її кінців прикреплюються сигнальні послідовності нуклеотидів, які відповідають за подальші сполучання iРНК з рибосомою та за її транспорт з ядра.

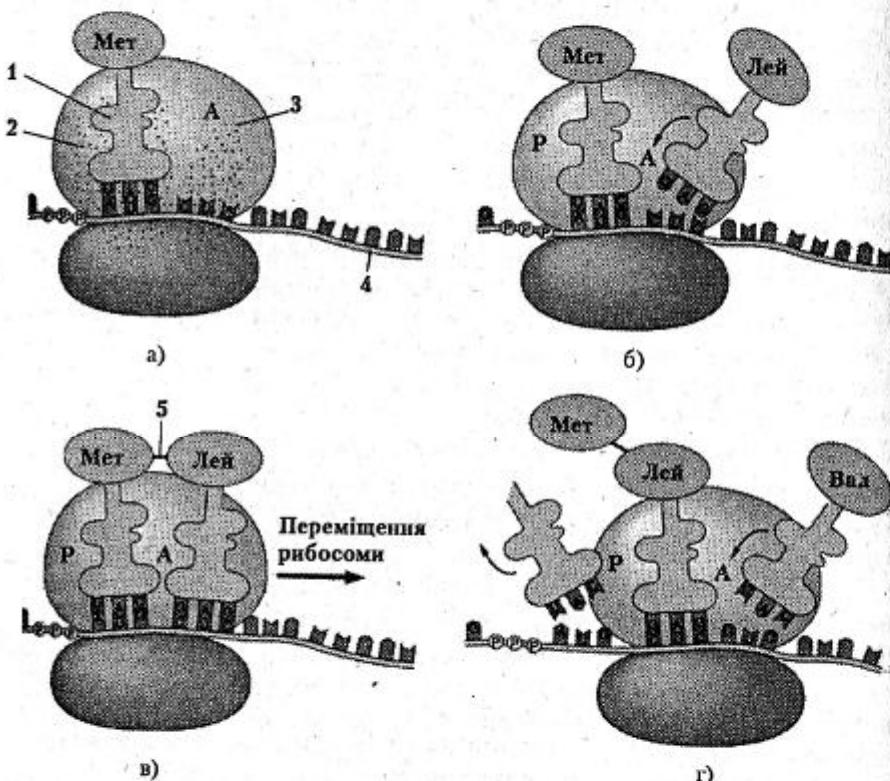
Транспорт iРНК. Зрілі молекули iРНК пізнаються особливими білками ядерних пор, які сприяють їх просуванню в цитоплазму за допомогою активного транспорту. Потрапивши в цитоплазму, iРНК зв'язується з рибосомальними субодиницями, це є сигналом для збирання цих субодиниць у функціонально активну рибосому.

Трансляція. У процесі трансляції нуклеотидна послідовність iРНК читається групами по три нуклеотиди (такі триплети називають **кодонами**), у міру того як рибосома переміщається уздовж молекули iРНК у напрямі 5' → 3'. Кожна амінокислота відповідає певному кодону.

Транспорт амінокислот до рибосом забезпечують tРНК. Дляожної амінокислоти існує специфічна tРНК. Транспортні РНК виконують роль ланок, які зв'язують триплетний код, що міститься в iРНК, й амінокислотну послідовність поліпептидного ланцюга. Порівняно невеликі молекули tРНК містять близько 80 нуклеотидів. Усі молекули мають подібну структуру: уожної є **акцепторна ділянка**, до якої приєднується відповідна амінокислота, ділянка, що містить **антикодон** — послідовність з трохи нуклеотидів, комплементарну кодону iРНК, який відповідає певній амінокислоті (див. с. 41).

Для приєднання відповідної амінокислоти до tРНК необхідні специфічні ферменти — аміно-ацил-tРНК-синтетази. Уожної амінокислоти своя синтетаза (усього їх 20). Наявність цих ферментів багаторазово підвищує надійність трансляції

Транспортна РНК з приєднаною до неї амінокислотою надходить до рибосоми та зв'язується антикодоном із комплементарним триплетом (кодоном) молекули іРНК. Зв'язування відбувається в чітко визначеному місці — на так званій *A-ділянці* рибосоми. У цей момент на *P-ділянці* (вона розташована поряд з *A-ділянкою*) вже є тРНК, яка утримує кінець поліпептидного ланцюга, який росте. Амінокислота, закріплена на тРНК, яка щойно надійшла, утворює пептидний зв'язок з COOH-кінцевою амінокислотою поліпептидного ланцюга, і тРНК, яка до цього була розташована на *P-ділянці*, від-



Синтез білка: 1 – тРНК, 2 – Р-ділянка рибосоми, 3 – А-ділянка рибосоми, 4 – іРНК, 5 – ковалентний зв'язок

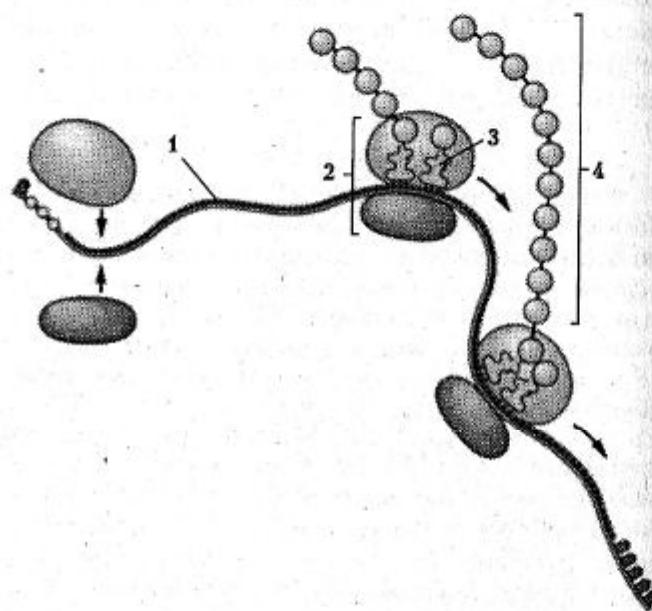
діляється від рибосоми і здатна транспортувати іншу таку ж амінокислоту. Це приводить до переміщення тРНК, що залишилася (з якою тепер зв'язані амінокислоти синтезованого білка), на Р-ділянку, що звільнилася. Тепер А-ділянка доступна для прикріplення наступної молекули тРНК, антикодон якої комплементарний кодону іРНК (остання також перемістилася відносно А-ділянки на один триплет). Так триває доти, доки в А-ділянці рибосоми не опиниться кодон іРНК, який не кодує жодної амінокислоти — *стоп-кодон*. В еукаріотів стоп-кодонами є триплети УАА, УАГ і УГА. Для них не існує комплементарного антикодону тРНК; відсутність тРНК в А-ділянці викликає відщеплення поліпептидного ланцюга від тРНК, що знаходиться в Р-ділянці. Трансляція припиняється.

Насправді процес трансляції відбувається набагато складніше. Для його початку необхідно, щоб з малою субодиницею рибосоми зв'язалася ініціаторна тРНК, яка несе ініціаторну амінокислоту метіонін в еукаріотів і формілметіонін у прокаріотів. Приєднання метіоніну робить можливим асоціацію малої субодиніці з іРНК і лише після цього відбувається приєднання великої субодиніці з утворенням функціонально активної рибосоми. (У цьому процесі беруть участь також спеціалізовані білки-помічники — *чинники ініціації*.) Варто уважи, що ініціаторна тРНК, що несе метіонін, приєднується відразу до Р-ділянки рибосоми, так що А-ділянка залишається доступною для іншої тРНК. Цікавий механізм пізнавання рибосомою положення *старт-кодону* (адже білок може мати безліч вставок метіоніну). Після закінчення транскрипції до іРНК приєднуються сигнальні послідовності. Одна з них (т. зв. кеп — від англ. шапка), знаходиться на 5'-кінці і є пізнаючою. Рибосома приймає за ініціаторну точку найближчий до кепа кодон метіоніну.

Для більшості клітин синтез білка — найбільш енергоємний з усіх біосинтетичних процесів. Утворення кожного нового пептидного зв'язку супроводжується розщепленням щонайменше 4 молекул АТФ: 2 з них витрачаються на приєднання

амінокислоти до відповідної тРНК, а ще 2 — на зв'язок тРНК з А-ділянкою і на пересування рибосоми вздовж ланцюга іРНК.

Збирання одного білка триває в середньому від 20 до 560 секунд. Але навіть ця величезна швидкість може бути збільшена, якщо синтез поліпептидного ланцюга відбувається на *полірибосомальному комплексі (полісомі)*. В останньому випадку нова рибосома приєднується до 5'-кінця молекули іРНК відразу ж після того, як попередня зв'яже між собою достатню кількість амінокислот, щоб звільнити її місце (це відповідає приблизно 80 нуклеотидам).



Посттрансляційні модифікації. Після закінчення трансляції до утвореної молекули білка можуть приєднуватися різні органічні молекули — вуглеводи, жирні кислоти тощо. Цей процес відбувається в ендоплазматичному ретикулумі й апараті Гольджі та називається *посттрансля-*

ційною модифікацією. Значення модифікацій остаточно не визначене, але вважають, що ковалентне приєднання вуглеводів (білки, зв'язані зmono- або олігосахаридами, називають *глікопротеїнами*) відіграє важливу роль у процесах молекулярного пізнавання.

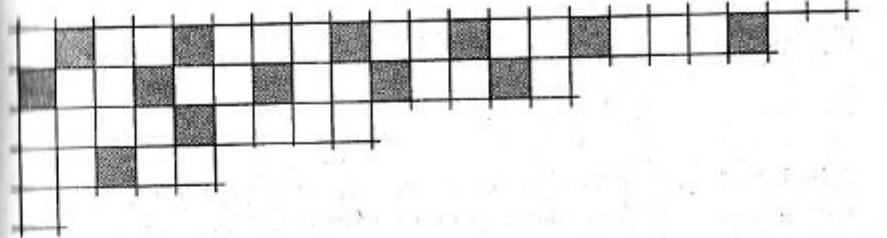
Внутрішньоклітинний транспорт і катаболізм білків

Доля заново синтезованих білків різна. Перш за все, вона визначається локалізацією рибосом. Якщо рибосома здійснює трансляцію в цитозолі (саме тут найчастіше утворюються полісоми), то сформований білок може залишитися в цитоплазмі й виконувати певні функції (входити до складу цитоскелета, каталізувати різні реакції обміну тощо) або ж транспортуватися в ядро, мітохондрії. Якщо ж синтез відбувається на широкому ендоплазматичному ретикулумі, поліпептидний ланцюг, який відокремився від рибосоми, відразу ж потрапляє в порожнину ретикулуму та піддається різним перетворенням. З порожнини ендоплазматичного ретикулуму білки можуть транспортуватися в апарат Гольджі, а звідти в лізосоми або на поверхню плазматичної мембрани. В апараті Гольджі формуються секреторні пухирці (*везикули*), і білки, які містяться в них (наприклад гормони), виводяться з клітини в кров.

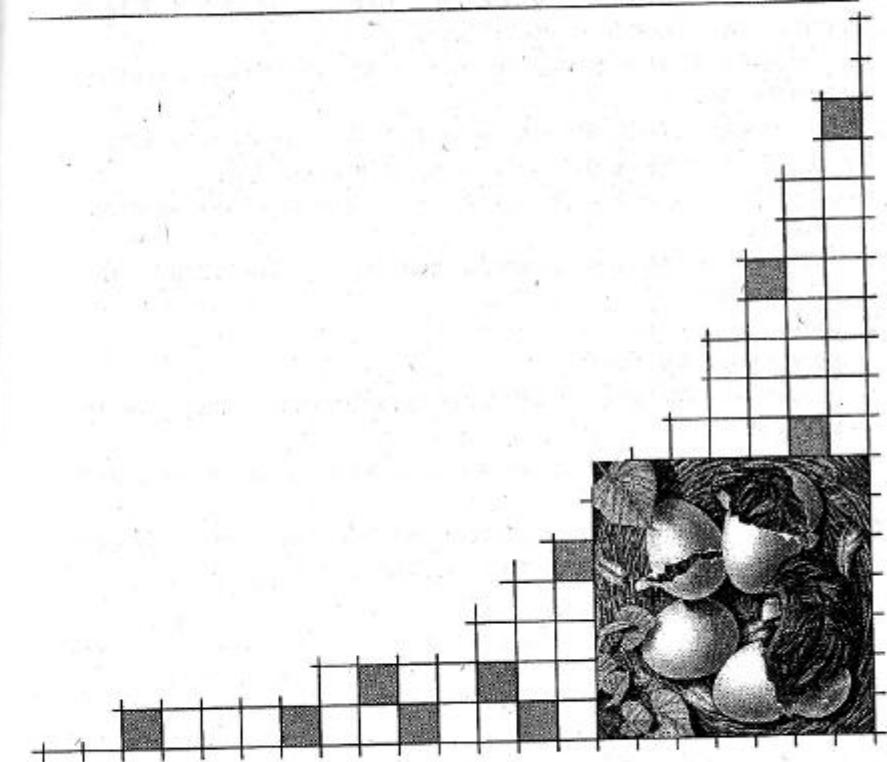
Напрям транспорту певного білка залежить від сигнальної послідовності амінокислот в його поліпептидному ланцюзі (як правило, вони розташовані на NH₂-кінці). Поєднання одних амінокислот забезпечує пересення білка в мембрану мітохондрій, інших — у струму хлоропластів, у ядро тощо. Навіть більше, саме сигнальні амінокислоти визначають час життя білка. Так, встановлено, що присутність на NH₂-кінці поліпептидного ланцюга гістидину, аспарагіну, фенілаланіну значно зменшує тривалість життя білка.

Більшість клітинних білків існують декілька днів. Інші руйнуються вже через декілька хвилин після синтезу (багато ферментів, які каталізують метаболічні реакції). Концентрація короткоживучих білків може швидко змінюватися, підлаштовуючись під потреби клітини в даний момент часу. Дуже швидко руйнуються білки, що набули неправильної конформації або денатурували.

Розщеплення (*протеоліз*) білкової молекули здійснюється в цитоплазмі спеціалізованим ферментативним комплексом, з витратою енергії АТФ. Вільні амінокислоти, що утворилися під час протеолізу, можуть відразу зв'язуватися з тРНК та використовуватися для синтезу нових білків. Надлишок амінокислот руйнується внаслідок складної послідовності реакцій. У цьому разі відбувається відщеплення аміногрупи амінокислоти з утворенням сечовини (у ссавців) — високорозчинної нетоксичної сполуки, що виводиться з організму. У рослин, у зв'язку з дефіцитом доступних для всмоктування нітратних сполук, утворений внаслідок розпаду амінокислот Нітроген використовується повторно й практично не виводиться з продуктами обміну.



ВІДТВОРЕННЯ Й ІНДИВІДУАЛЬНИЙ РОЗВИТОК ОРГАНІЗМІВ



Індивідуальний розвиток організму, уся сукупність його перетворень від зародження (запліднення яйцеклітини або поділу материнської клітини) до кінця життя, називається **онтогенезом**. Цей термін був запроваджений німецьким природослідником Е. Геккелем у 1866 р. Згідно із сучасними уявленнями, у клітині, з якої починається онтогенез організму, закладена певна програма його розвитку (спадкова інформація). У всіх клітинних організмів функцію носія спадкової інформації виконує ДНК, у неклітинних (вірусів) – ДНК або РНК. Генетичний матеріал і вплив навколошнього середовища визначають розвиток особини.

В одноклітинних організмів онтогенезом вважається **клітинний цикл** – період життя клітини від моменту її утворення до моменту закінчення акту поділу. В онтогенезі багатоклітинних організмів виділяють такі основні періоди (етапи):

- 1) **ембріональний** – розвиток до виходу організму із зародкових оболонок;
 - 2) **постембріональний** – до досягнення статової зрілості;
 - 3) **дорослий стан**, включаючи старіння і смерть.
- Відповідно до іншої класифікації виділяють такі етапи онтогенезу:
- 1) **передзародковий** – включає розвиток статевих клітин і запліднення;
 - 2) **ембріональний**;
 - 3) **постембріональний**;
 - 4) **репродуктивний** – період, коли організм здатний розмножуватися;
 - 5) **пострепродуктивний** – втрата репродуктивної функції, старіння, смерть.

Особливістю онтогенезу більшості рослин і деяких тварин є чергування статевого і нестатевого покоління.

Розмноження організмів – процес відтворення собі подібних, що забезпечує безперервність і спадковість життя. Існує два основні типи розмноження: **статеве і нестатеве**.

Нестатеве розмноження

Нестатеве розмноження відбувається без участі статевих клітин. Це найдавніша форма розмноження, поширення серед одноклітинних, деяких грибів і нижчих рослин. У разі нестатевого розмноження всі нащадки однієї особини генетично ідентичні один одному та батьківському організму. Виняток становить нестатеве розмноження вищих спорових і насінніх рослин. Існує декілька видів нестатевого розмноження: поділ, вегетативне розмноження, розмноження за допомогою спор.

Поділ. Міtotичним поділом клітини розмножуються одноклітинні тварини та рослини. У цьому випадку з однієї батьківської клітини утворюються дві дочірні – два нові організми, ідентичні в генетичному відношенні (див. с. 76–78). Для підвищення генетичної міливості у більшості одноклітинних нестатеве розмноження чергується зі статевим.

Вегетативне розмноження. Існує декілька способів вегетативного розмноження. **Брунькування** здійснюється шляхом утворення на материнському організмі багатоклітинного виросту, з якого розвивається нова особина (рослини, гриби, деякі тварини). **Фрагментація** – відокремлення ділянки тіла з подальшим відновленням частин, яких бракує (тварини). Вегетативне розмноження

у рослин може здійснюватися також за допомогою *спеціалізованих утворень* — цибулин, кореневищ, бульб.

Вегетативне розмноження часто відокремлюють від нестатевого в окремий тип розмноження, оскільки деякі вчені вважають, що його природа та походження різні. У разі нестатевого розмноження особина розвивається з однієї клітини, не диференційованої в статевому відношенні, а у разі вегетативного розмноження новій особині дають початок багатоклітинні зародки різного походження. Проте з погляду генетики вегетативне розмноження є окремим випадком нестатевого.

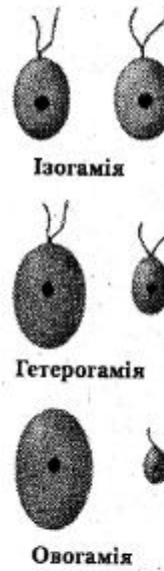
Спороутворення. Спори утворюються в спеціальних органах — *спорангіях* (спорові рослини, гриби). Вони мають захисні оболонки і здатні переживати несприятливі умови.

Статеве розмноження

У разі *статевого розмноження* потомство з'являється в результаті злиття генетичного матеріалу гаплоїдних ядер. Зазвичай ці ядра містяться в спеціалізованих статевих клітинах — *гаметах*. Гамети гаплоїдні, тобто містять одинарний (гаплоїдний) набір хромосом, отриманий від вихідної диплоїдної клітини в результаті мейозу. Під час запліднення гамети зливаються, утворюючи *диплоїдну зиготу*, з якої в процесі розвитку формується зрілий організм. Перевага статевого розмноження над нестатевим полягає в тому, що при такому типі розмноження утворюються особини з новими комбінаціями генетичного матеріалу. Різноманітність цих комбінацій дозволяє виду найкращим чином пристосуватися до мінливих умов середовища.

Залежно від відносних розмірів гамет виділяють:

хологамію — одноклітинні організми на певному життєвому етапі починають виступати в ролі гамет;



Типи статевого розмноження

ізогамію — гамети зовні нічим не відрізняються, але несуть різний генетичний матеріал. Зустрічається у водоростей, нижчих грибів, одноклітинних тварин;

гетерогамію — жіночі гамети більші за чоловічі, але подібні до них за будовою;

овогамію — гамети значно відрізняються за розмірами. Жіночі гамети (яйцеклітини) не здатні до руху, мають великі розміри й несуть запас поживних речовин. Чоловічі гамети (*сперматозоїди*) — із джгутиками, *спермії* — без джгутиків) рухливі, маленькі, мають незначний об'єм цитоплазми.

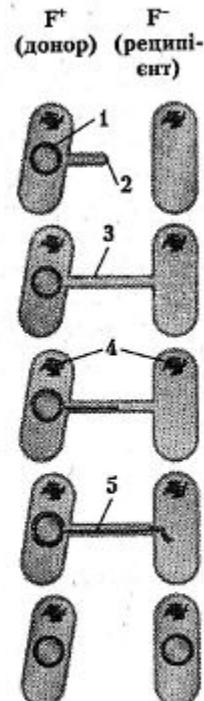
Багато нижчих тварин (плоскі та кільчасті черви, деякі молюски та ракоподібні) є *гермафродитами* — в однієї особині є одночасно яєчники і сім'янки. Деякі гермафродити здатні до *самозапліднення*, але в переважній більшості випадків відбувається *перехресне запліднення*.

Партеногенез — особлива форма статевого розмноження, за якої розвиток організму походить з незаплідненої яйцеклітини.

У деяких одноклітинних (бактерії (див. с. 184), інфузорії (див. с. 266)) і багатоклітинних (спирогира (див. с. 235)) існує форма статевого розмноження *кон'югація*, особливістю якої є відсутність гамет. Під час кон'югації між клітинами формується цитоплазматичні містки, через які здійснюється обмін генетичною інформацією.

Чергування поколінь і зміна ядерних фаз

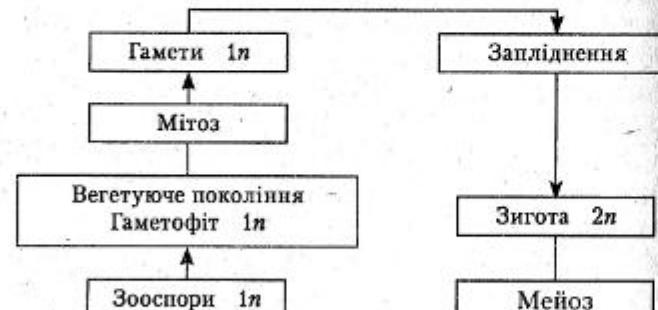
Процеси мейозу і запліднення у живих організмів називають *zmіною ядерних фаз*. При цьому відбуваються якісні та кількісні зміни генетичного матеріалу. Для деяких груп живих організмів характерне чергування поколінь, що розмножуються статевим і нестатевим шляхом.



Кон'югація у бактерій:
1 — F-плазміда,
2 — нили,
3 — кон'югаційний місток, 4 — бактеріальна ДНК,
5 — копія F-плазміди

У більшості тварин кожна особина у будь-який момент життя є диплоїдною. Гамети, утворені внаслідок мейозу, гаплоїдні; під час їх злиття утворюється зигота й диплоїдність відновлюється. Для деяких тварин (маярійний плазмодій, сцифоїдні медузи) характерне чергування поколінь, що розмножуються статевим і нестатевим шляхом.

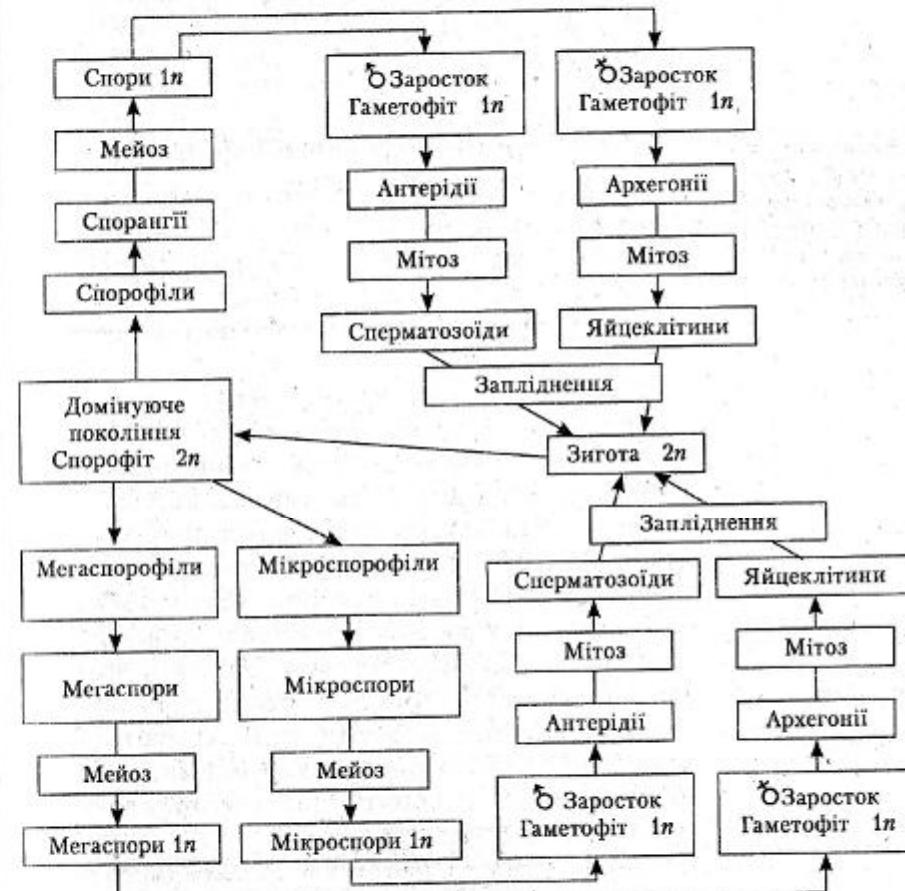
Зміна поколінь і ядерних фаз у нижчих спорових рослин на прикладі улотриксу



Зміна поколінь і ядерних фаз у вищих різноспорових рослин (у представників відділу мохоподібні домінуючим поколінням є гаметофіт)



У більшості рослин відбувається чергування поколінь (див. с. 223–225). При цьому змінюється кратність набору хромосом. У вищих спорових і насінніх рослин покоління, яке розмножується нестатевим способом, є диплоїдним і утворює гаплоїдні спори в результаті мейозу. Статеве покоління, що формується з них, є гаплоїдним і утворює гаплоїдні гамети в результаті мітозу. Після запліднення розвивається диплоїдне нестатеве покоління.



Зміна поколінь і ядерних фаз у вищих різноспорових рослин

У нижчих рослин найбільш пошиrena така форма зміни ядерних фаз. У результаті мітозу у гаплоїдному організмі утворюються гамети. Після їхнього злиття диплоїдна зигота покривається оболонкою, а її вміст ділиться шляхом мейозу. Утворюються чотири гаплоїдні клітини — *мейоспори*, які звільняються і дають початок новим гаплоїдним організмам (див. с. 223). Тобто зигота не дає початок новій особині.

Серед тварин і рослин є винятки. Чергування поколінь і зміна ядерних фаз у форамініфер такі ж, як у вищих рослин, а бура водорость фукус розмножується подібно до більшості тварин.

Особливості статевого розмноження тварин

Статеві клітини — гамети. Клітини багатоклітинних тварин поділяють на *соматичні* та *статеві*. Соматичні клітини формують тканини й органи тварин. Статеві клітини слугують для статевого розмноження і відрізняються від соматичних рядом ознак.

По-перше, статеві клітини мають гаплоїдний набір хромосом, соматичні — диплоїдний.

По-друге, співвідношення об'ємів ядра та цитоплазми статевих і соматичних клітин різко відрізняється. Так, об'єм яйцеклітини птахів (яєчного жовтка) у мільйони разів перевищує об'єм будь-якої соматичної клітини, тоді як об'єми їхніх ядер не дуже відрізняються. Яйцеклітина людини має розміри близько 200 мкм, розміри більшості клітин тіла не перевищують 30 мкм. Розміри сперматозоїдів людини варіюють у межах 50–70 мкм. Їхні ядра мало відрізняються за об'ємом від ядер соматичних клітин, але об'єм цитоплазми в них дуже малий.

Порушення ядерно-цитоплазматичного співвідношення в статевих клітинах призводить до того, що біохімічні процеси в них відбуваються

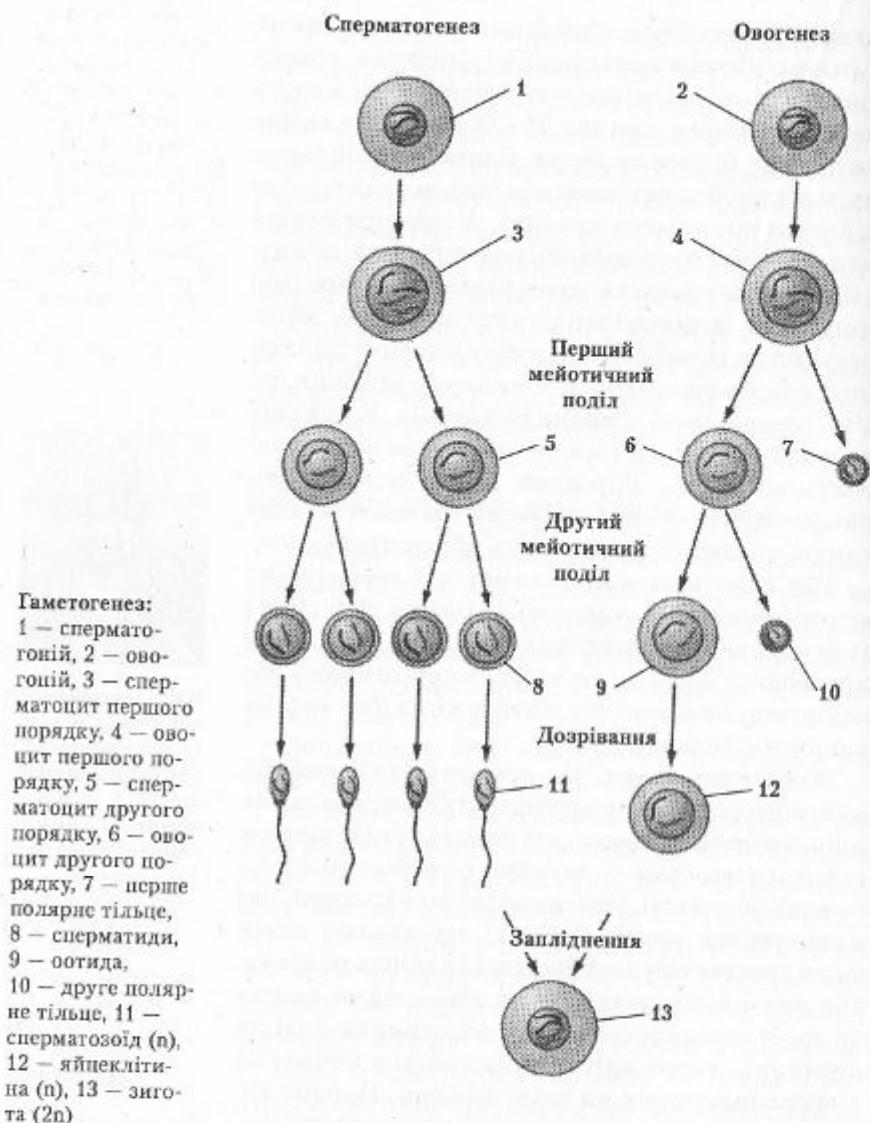
дуже повільно. Тому, відділяючись від живильних клітин сім'яного каналця або фолікула, гамети швидко гинуть. Так, сперматозоїди форелі живуть не більше за 30 с, людини 24–36 год, яйцеклітина людини не більше за 48 год. Єдиний спосіб уникнути загибелі гамет полягає в їхньому злитті. Але є й винятки з цього правила. У сім'яприймах бджолиних маток сперматозоїди зберігають життездатність протягом двох років. У цьому разі матка може довільно запліднити відкладені яйця, регулюючи співвідношення каст у вулику: запліднені яйця розвиваються в личинки робочих бджіл, незапліднені в личинки трутнів. У кажанів парування відбувається восени, після чого починається сплячка. Упродовж усього зимового періоду сперматозоїди містяться в статевих шляхах самки, а павесні запліднюють яйцеклітину.

Ще одна відмінність гамет від соматичних клітин полягає в тому, що змінений порівняно із соматичними клітинами обмін речовин гамет призводить до того, що зрілі сперматозоїди і яйцеклітини не здатні вступати в мітоз (без запліднення або активації).

Утворення гамет. На певному етапі ембріонального розвитку у хребетних формуються так звані *статеві зачатки*, які надалі дають початок статевим залозам — *гонадам* (*сім'янкам* і *яєчникам*). У статеві зачатки мігрують клітини, які називаються *овогоніями*, або *первинними жіночими статевими клітинами*, і *сперматогоніями*, або *первинними чоловічими статевими клітинами*. У гонадах після ряду мітотичних поділів первинні статеві клітини піддаються мейозу та диференціюються на зрілі *гамети*. Процес утворення жіночих гамет називається *овогенезом*, процес утворення чоловічих гамет — *сперматогенезом*. Ряд клітинних поколінь від первинних статевих клітин до зрілих гамет називається *зародковим шляхом*.



Карл Максимович Бер (1792–1876) — видатний російський натуралист. У 1827 р. вперше відкрив і описав яйцеклітину ссавців



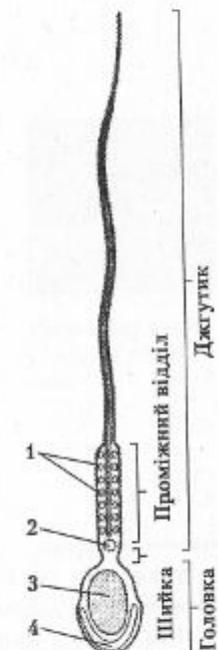
Сперматогенез. Сперматогенез у ссавців починається після статевого дозрівання і триває до старості. Він відбувається в сім'яників. *Первинні статеві клітини (спер-*

матогонії) мають диплоїдний набір хромосом; вони постійно діляться шляхом мітозу. Деякі з дочірніх клітин диференціюються в *сперматоцити першого порядку* (також диплоїдні). Ці клітини вступають у профазу I мейозу, під час якої відбувається утворення бівалентів і кросинговер між ділянками гомологічних хромосом (див. с. 79–80). У результаті першого поділу мейозу утворюються два *сперматоцити другого порядку*. Кожний з них несе гаплоїдне число хромосом, що складаються з двох сестринських хроматид. Одні сперматоцити містять тільки X-хромосому, інші – тільки Y-хромосому. У результаті другого мейотичного поділу сестринські хроматиди розходяться до полюсів клітини, і з кожного сперматоциту утворюється по дві *сперматиди* з гаплоїдним набором хромосом. Таким чином, кожний сперматоцит першого порядку дає початок чотирим сперматидам. Далі сперматиди диференціюються в зрілих *сперматозоїдів*.

Зрілі сперматозоїди відрізняються від сперматид рядом морфологічних і фізіологічних особливостей. Кожний сперматозоїд складається з *головки* і *рухомого хвоста*. Більшу частину головки займає ядро, в її передній частині знаходитьться *акросома* – органела, в якій містяться пухирці з гідролітичними ферментами. Хвіст являє собою джгутик, який починається базальним тільцем. Рухи джгутика здійснюються завдяки роботі мікротрубочок, а енергія для цього процесу утворюється в мітохондріях, розміщених у передній частині хвоста.

Оogenез. Як і сперматогонії, овогонії мають диплоїдний набір хромосом. Після ряду мітотичних поділів вони диференціюються в *овочити першого порядку*, які вступають у перший поділ мейозу. Здійснюється реплікація ДНК, гомологічні хромосоми кон'югують з утворенням

Кількість цитоплазми в сперматозоїдах дуже мала, а запаси поживних речовин, що окиснюються з утворенням АТФ, обмежені. Тому сперматозоїд, який не злився з яйцеклітиною за певний час, гине.



Будова сперматозоїда:

- 1 – мітохондрії
- 2 – центроль
- 3 – ядро
- 4 – акросома

У губок, деяких кишковопорожнинних і плоских червів овоєнез може відбуватися в будь-якій ділянці тіла. У всіх інших тварин яйцеклітини розвиваються в особливих органах — яєчниках

бівалентів, відбувається кросинговер (профаза I мейозу) (див. с. 79–80). Потім настає *фаза росту*. На цій стадії інтенсивно відбуваються процеси синтезу білка, накопичення мРНК, запасання жовткових гранул, багатих на ліпіди та білки. Далі відбувається завершення першого поділу мейозу: біваленти розходяться в дочірні ядра, кожне з яких має тепер гаплоїдний набір хромосом. Цитоплазма ділиться асиметрично, так що наприкінці першого поділу утворюються дві клітини, які різко відрізняються за розміром. Більша з них називається *овоцитом другого порядку* — в ній закладені всі можливості для розвитку. Друга, менінка, називається *редукційним (поллярним) тільцем*; вона не здатна дати початок новому організму й падалі руйнується.

Далі йде другий поділ мейозу, під час якого сестринські хроматиди віddіляються одна від одної і розходяться до полюсів. Цитоплазма овоцита другого порядку також розподіляється між двома дочірніми клітинами асиметрично, що веде до утворення зрілої яйцеклітини та другого *редукційного тільця*. Останнє також поступово дегенерує.

Асиметричний розподіл цитоплазми при овоєнезі робить можливим збереження у зрілій яйцеклітині накопиченого запасу поживних речовин, сигнальних білків та мРНК, необхідних для подальшого розвитку зародка.

У людини (як і в інших ссавців) утворення бівалентів і кросинговер в овоцитах першого порядку відбувається ще до народження дівчинки. Далі профаза I припиняється, і закінчення мейозу можливе лише після досягнення статевого дозрівання. До цього оводит першого порядку не ребуває в оточенні клітин фолікула, навколо нього формується оболонка. З моменту статевого дозрівання під впливом гонадотропних гормонів кожні 28–30 днів відбувається дозрівання одного фолікула, а овоцит першого порядку, який міститься в ньому, доходить до метафази I мейозу (прикріплення бівалентів до веретена поділу та вибудування по екватору кліти-

ни). Для закінчення мейозу необхідна активація овоциту сперматозоїдом. Шлях проникнення сперматозоїда овоцит першого порядку ділиться, підрозділюючись на зрілу яйцеклітину. Полярні тільце, що утворилися, відходять на периферію та деградують. А сперматозоїд зливається з гаплоїдним ядром, відбувається запліднення.

Зупинимося детальніше на будові яйцеклітини ссавців. Крім плазматичної мембрани, вона оточена зовні *драглистою (бліскучою) оболонкою*, утвореною в основному глікопротеїновими молекулами*, частину якої секретує сама яйцеклітіна, а іншу частину — клітини фолікула, які її оточують. Оболонка оберігає яйцеклітину від механічних пошкоджень і є видоспецифічним бар'єром, дозволяючи проникнути всередину тільки сперматозоїдам того ж виду. У цитоплазмі, безпосередньо під плазматичною мембрanoю, містяться специалізовані пухирці з ферментами, які називаються кортикалальними гранулами. Їх функція обговорюється в наступному розділі (див. с. 116).

Запліднення. *Запліднення* — процес поєднання генетичного матеріалу яйцеклітини та сперматозоїда. Зливаючись з яйцеклітіною, сперматозоїд активує її і вносить генетичний матеріал, необхідний для відновлення диплоїдності та передачі спадкової інформації майбутньому організму. Активація яйцеклітини запускає закладену в ній програму розвитку, поступова реалізація якої приводить до утворення нової особини. У деяких тварин (багатьох комах, павукоподібних, хвостатих амфібій, птахів) для успішної активації необхідне проникнення в яйцеклітину багатьох сперматозоїдів (наприклад 15–25 у голуба).



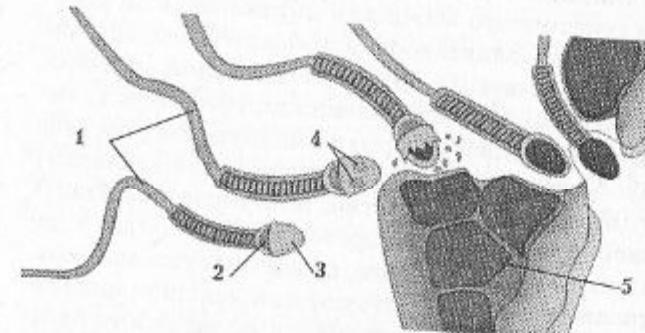
Сперматозоїди на поверхні яйцеклітини

* Для позначення *драглистої оболонки* ссавців існує особливий термін — *зона pellucida*. Він відбиває деякі особливості її будови. В інших хребетних (наприклад у птахів) яйцеклітіна має й інші оболонки, які вона дістae, проходячи яйцеводом — *шкаралупу, білкову*. Такі оболонки називаються *яйцевими* (важливо не плутати їх з зародковими оболонками), а сама яйцеклітіна в цьому випадку називається *яйцем*.

Це явище дістало назву поліспермії. В інших тварин (безхвостих амфібій, переважної більшості ссавців) активація запускається тільки одним сперматозоїдом (моноспермія), причому в процесі еволюції виробилися механізми, які перешкоджають їх множинному проникненню.

Велика частина того, що відомо про запліднення, отримана з дослідів на морських їжаках. Незважаючи на величезну еволюційну дистанцію, яка відділяє їх від ссавців, е всі підстави вважати, що в останніх клітинні та молекулярні механізми запліднення принципово такі ж. Процес запліднення починається в той момент, коли головка сперматозоїда приходить у зіткнення з драглистою оболонкою яйцеклітини. При цьому відбувається зв'язування білків плазматичної мембрани сперматозоїда зі специфічними білками мембрани яйцеклітини. Третинна структура цих мембраних білків видоспецифічна, що запобігає міжвидовому схрещуванню.

Запліднення:
1 – сперматозоїди,
2 – ядро, що містить хромосоми;
3 – акросома з ферментами;
4 – отвори в мембрани акросоми;
5 – оболонка яйцеклітини



Взаємодія з яйцеклітиною приводить до вивільнення гранул з акросоми сперматозоїда. Ферменти акросоми розщеплюють ділянку драглистої оболонки, і плазматична мембрана сперматозоїда зливається з плазматичною мембраною яйцеклітини. Ядро сперматозоїда проникає

в цитоплазму яйцеклітини. Контакт із сперматозоїдом запускає в яйцеклітині дві реакції: збільшує проникність її плазматичної мембрани для іонів натрію і приводить до екзоцитозу кортикалінних гранул. Надходження натрію всередину клітини змінює заряд мембрани, а ферменти кортикалінних гранул за декілька секунд руйнують мембрани білки, які впізнаються сперматозоїдами. Після цього інші сперматозоїди вже не можуть зв'язатися з яйцеклітиною і проникнути в неї.

Досліди із запліднення в пробірці показали, що у багатьох видів тварин активацію яйцеклітини до розвитку можна викликати і без сперматозоїда: уколом голки, слабким електричним розрядом, зміною pH. У цьому випадку запліднення не відбувається, а бластомери, що утворюються під час дроблення (див. с. 118), несуть гаплойдний набір хромосом. У деяких тварин розвиток яєць без запліднення відбувається закономірно і називається *природним партеногенезом*, на відміну від *штучного*, викликаного експериментально. Партеногенетичним шляхом розвиваються трутні бджіл; усі клітини їхнього тіла несуть гаплойдний набір хромосом. У процесі партеногенезу у ракоподібних і тлі диплоїдність відновлюється завдяки тому, що перше або друге редукційне тільце зливається з ядром яйцеклітини.

Біологічне значення запліднення полягає в тому, що під час злиття чоловічих і жіночих статевих клітин виникає новий організм, що поєднує в собі ознаки батька та матері в різних комбінаціях. У результаті цього відбувається збільшення спадкової різноманітності організмів.

Штучний партеногенез знайшов широке застосування в шовковництві після того, як А. А. Тихомиров виявив, що не-запліднене яйце тутового шовкопряда починає розвиватися після обробки сульфатною кислотою або у разі зміни температури

ЕМБРІОНАЛЬНИЙ РОЗВИТОК ТВАРИН

Дроблення зиготи

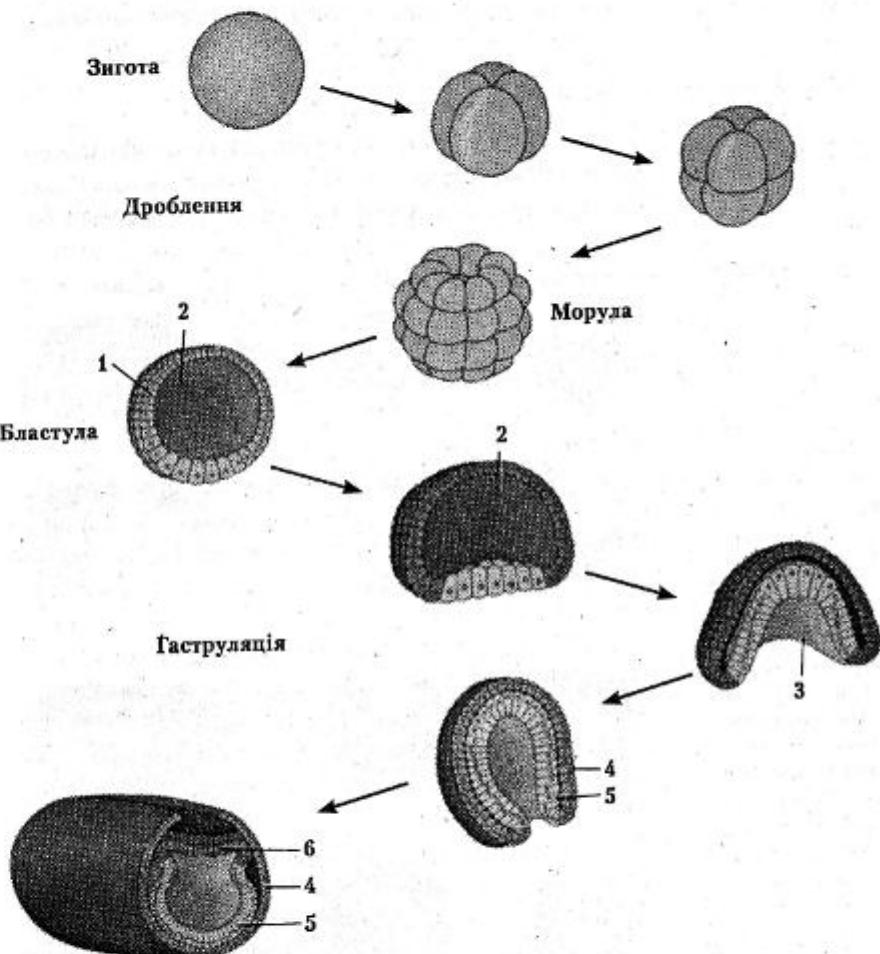
Після проникнення сперматозоїда в яйцеклітину та злиття їхніх ядер утворюється одноклітинний зародок — *зигота*. Диплоїдне ядро зиготи вже через декілька хвилин може почати ділитися. Ряд послідовних мітотичних поділів зиготи називають *дробленням*. У разі дроблення передсинтетичний період інтерфази практично відсутній, тому клітини, що утворюються — *бластомери*, — мають дещо меншу кількість цитоплазми порівняно з яйцеклітиною. У разі високої швидкості дроблення синтез білка не відбувається, і бластомери повністю використовують білки, накопиченні в цитоплазмі яйцеклітини.

Величезну роль у становленні ембріології відіграли на початку XVII ст. поява мікроскопа та спостереження, зроблені з його допомогою голландськими дослідниками А. ван Левенгуком, Я. Сваммердамом та італійським лікарем і ембріологом Г. Мальпігі

Характер дроблення великою мірою залежить від кількості жовтка 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 відокремленими 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 повне дроблення*. За рівномірного дроблення бластомери одинакові (у ланцетника). У разі нерівномірного дроблення бластомери відрізняються за формою і розмірами (у жаби на одному полюсі зародка бластомери дрібніші, ніж на іншому).

Бластула

Період дроблення закінчується формуванням *blastули*. У типовому випадку бластула складається із шару бластомерів, які оточують щільним кільцем порожнину — *blastоцель*. Бластоцель заповнена рідинною, яка за хімічним складом



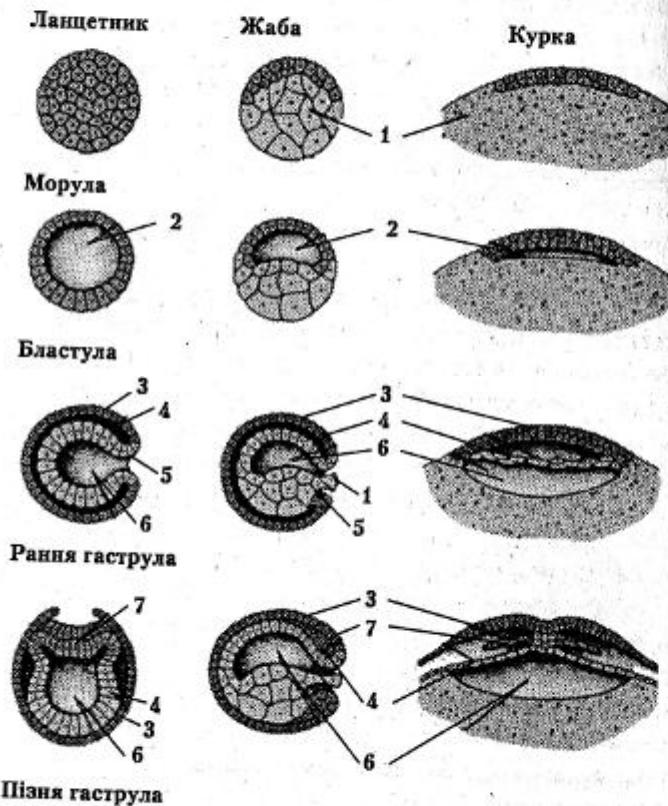
Ранній ембріональний розвиток ланцетника: 1 — бластомери, 2 — бластоцель, 3 — інвагінація, 4 — ектодерма, 5 — ендодерма, 6 — мезодерма

У багатьох тварин виділяють ще одну стадію ембріонального розвитку — *морулу*. У морулі бластомери шільно притиснуті один до одного, а бластоцель відсутня

відрізняється від рідини зовнішнього середовища. У ссавців цю стадію формування зародка називають *blastocystoю*. Бластоциста відрізняється від бластули тим, що бластомери в ній розташовуються в два шари: зовнішній дає початок *трофобласту*, а внутрішній (зародковий вузлик) — *ембріобласту* (див. с. 124—125). На стадії бластоцисти зародок переміщується яйцепроводом до матки.

Гастроула

Наступна стадія ембріонального розвитку називається *гастроуляцією*, а зародок на цій стадії — *гастроулою*. Гастроула формується у більшості баг-



токлітинних тварин під час вгинання (інвагінації) частини стінки бластули всередину бластоцелі (подібно до того, як можна натиснути пальцем на погано надутий гумовий м'яч). Зародок на цій стадії складається з двох шарів клітин (зародкових листків): зовнішнього — *ектодерми*, і внутрішнього — *ендодерми*. Під час вгинання утворюється порожнина — *гастроцель* (*гастральна порожнина*), і отвір, яким вона сполучається з попередньою середовищем — *blastopor* (*первинний рот*). У *первинноротих* тварин бластопор, розвиваючись і диференціючись, перетворюється на рот дорослого організму, у *вторинноротих* — на *аналний отвір*. Рот у *вторинноротих* виникає на протилежному кінці зародка.

Бластоцель виявляється поміщеною між ентодермою. У неї проникають бластомери, що дають початок третьому зародковому листку — *мезодермі*. У ссавців, рептилій і птахів мезодерму утворюють клітини, які виселяються з певних зон ентодерми. У губок і кишковопорожнинних мезодерми немає, тому їх називають *двошаровими* тваринами.

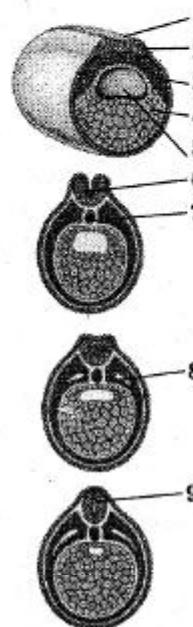
У деяких тварин гастроуляція йде не шляхом інвагінації, а шляхом міграції бластомерів із стінки бластули в бластоцель. Саме такий тип утворення гастроули I. I. Мечников вважав найпримітивнішим і поклав в основу створення *теорії фагоцители*, згідно з якою предком сучасних багатоклітинних була примітивна тварина, яка не мала травної порожнини, клітини якої здатні були вкорінятися всередину тіла.

Для процесів клітинного поділу, які відбуваються під час гастроуляції, переміщення клітин з однієї ділянки ембріона в іншу, необхідна енергія, яка утворюється внаслідок розщеплення жовтка. У рептилій, птахів, риб, багатьох комах жовток є поживним матеріалом до виходу сформованого організму або личинки з яйцевих

Ще з часів Гіппократа й Арістотеля в ембріології з'явилися два протилежні вчення — *преформізм* та *епігенез*. Прихильники преформізму вважали, що всі деталі будови майбутнього організму передіснують у зародка і містяться в тому ж просторовому порядку, що й у дорослої тварини. Одні дослідники вважали, що зародок міститься в яйці (овісти), інші вважали, що він повинен міститися в сім'ї (анімалькулісти). Прихильники епігенезу переконували, що розвиток зародка здійснюється шляхом послідовних перетворень, для проходження яких необхідні «сили» сперматозоїда й яйцеклітини

оболонок. У ссавців та інших живородячих тварин зародок поглинає поживні речовини з організму матері, оскільки їхні яйцеклітини бідні на жовток.

Органогенез



Органогенез (розвиток нервової системи): 1 – нервова пластинка, 2 – ектодерма, 3 – мезодерма, 4 – ентодерма, 5 – первинна порожнина, 6 – нервовий канал, 7 – хорда, 8 – централ, 9 – нервова трубка

Зародкові листки дають початок тканинам та органам ембріонів, які розвиваються. З ектодерми формуються зовнішній епітелій, шкірні залози, поверхневий шар зубів, рогових лусок, нервова система. Похідними є нотодерми та епітелій середньої кишki, епітелій дихальної системи, травні залози. Клітини мезодерми розвиваються в м'язову та сполучну (зокрема кісткову та хрящову) тканини, канали органів виділення, кровоносну і, частково, статеву системи.

Процес формування органів із певних комплексів клітин ембріона називається *органогенезом*. Першою у процесі ембріогенезу закладається нервова система. Її розвиток – нейруляція – починається услід за *гастроуляцією*. Ембріон на цій стадії називають *нейрулою*. Нейруляція у хордових починається з потовщення ділянки ектодерми (*нервової пластинки*) на спинному боці зародка. По краях нервової пластинки утворюються складки – *нервові валики*, які стають дедалі вищими, зближуються та змикаються, утворюючи *нервову трубку*. Канал нервової трубки перетворюється на *спинномозковий канал*. Головний відділ трубки виявляється ширшим; він дає початок головному мозку. Поступово в головному відділі стають помітні потовщення, які відповідають великим півкулям, виокремлюються інші відділи мозку. З випинів стінок проміжного мозку формуються закладки очей – *очні пухирці*.

Приблизно в цей же час мезодерма хордових набуває вигляду плоских клітинних шарів, розта-

шованих з обох боків від хорди. Далі клітини мезодерми збираються у скupчення, усередині яких є порожнини. Такі поsegментно розташовані клітинні маси називають *сомітами*. Зовнішня ділянка соміта, яка прилягає до ектодерми, є джерелом розвитку дерми, середня йде на побудову попречно-смугастої мускулатури, а внутрішня розвивається в хрящову та кісткову тканини. Певні ділянки мезодерми диференціюються в гладеньку мускулатуру кишечнику та кровоносних судин. Клітини мезодерми, які лежать поряд із сомітами, є джерелом формування видільної системи.

Зародкові оболонки

Крім формування органів зародкові листки утворюють у рептилій, птахів і ссавців зародкові оболонки – *амніон*, *хоріон*, *алантойс*. Перелічені класи об'єднують у групу *амніот*, яка не має систематичного рангу. Зародкові оболонки, які формують навколо зародка вологе середовище, відіграли важливу роль у відокремленні процесів розмноження амніот від водного середовища.

Амніон розвивається зі складок ектодермі та мезодерми, які підіймаються і замикаються над зародком. **Амніотична порожнина**, що утворюється при цьому, заповнюється **амніотичною рідинкою** і захищає зародок від механічних ушкоджень.

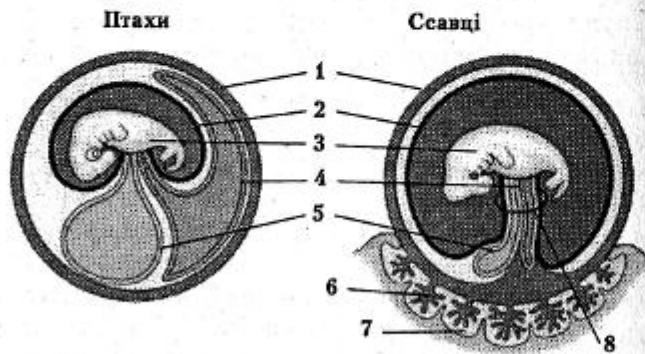
Хоріон плацентарних ссавців (у плазунів і птахів цю оболонку зазвичай називають серозною) закладається ще на стадії бластоцисти, утворюючись з клітин трофобласта і мезодерми. Він безпосередньо контактує зі стінкою матки своїми ворсинками.

Алантойс формується як виріст заднього відділу кишki зародка; у його утворенні беруть участь ентодерма та мезодерма. У рептилій і птахів алантойс виконує дві важливі функції.

Загальні особливості ембріогенезу відображені в біогенетичному законі Е. Геккеля: «Онтогенез є коротке та швидке повторення філогенезу»

По-перше, він працює як зародковий орган виділення, накопичуючи продукти метаболізму. Поруче, алантойс править за орган дихання ембріона: у ньому розвивається густа сітка кровоносних судин, що прилягає до яєчної шкаралупи, проникної для кисню. У ссавців у зв'язку з внутрішньоутробним розвитком плоду функція алантойса частково втрачається. Його судини проникають у ворсинки хоріона, формуючи судини *пуповини*.

Зародкові оболонки: 1 — хоріон, 2 — амніон, 3 — ембріон, 4 — алантойс, 5 — жовтковий мішок, 6 — зародкова ділянка плаценти, 7 — материнська ділянка плаценти, 8 — пуповина



Запас жовтка зародків хордових зосереджується в **жовтковому мішку** — вирості кишечнику, стінки якого утворюються з ентодерми. Жовтковий мішок рептилій і птахів добре розвинений, тоді як у ссавців він практично не містить жовтка. Його виникнення в останніх можна вважати яскравим прикладом прояву рис розвитку еволюційних предків.

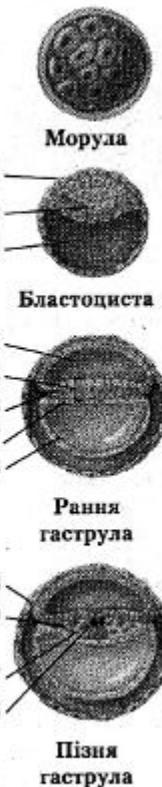
Особливості ембріонального розвитку ссавців. Рушійні сили ембріогенезу

Як було зазначено вище (див. с. 120), на стадії бластоцисти одні бластомери йдуть на утворення трофобласта, інші формують ембріобласт. Клітини трофобласта відрізняються маленькими розмірами. Під час імплантації вони по-

чинають виділяти протеолітичні ферменти, які розщеплюють стінку матки, сприяючи укоріненню зародка. Клітини ембріобласта продовжують ділитися та інвагінують з утворенням гастроули. Формуються зародкові листки, клітини яких беруть участь у закладці (закладанні) відповідних органів. Частина клітин екто-, енто- та мезодерми утворюють зародкові оболонки, які оберігають ембріон від впливу середовища. Хоріон і трофобласт формують *плаценту*. У плаценті можна виділити **зародкову частину**, що утворюється ворсинками хоріона та судинами алантойса, і **материнську частину** — змінену стінку матки. У приматів плацента найдосконаліша — ворсинки хоріона тут проколюють ендотелій кровоносних судин слизової оболонки матки, у зв'язку з чим утворюються великі порожнини, заповнені кров'ю. Поживні речовини та кисень проникають з крові матері в кровоносні судини плаценти, а продукти метаболізму та вуглекислий газ видаляються з організму зародка. У зв'язку з цим жовтковий мішок і алантойс, добре розвинені у рептилій і птахів, частково втрачають своє значення в ембріональному розвитку плацентарних ссавців.

На ранніх стадіях дроблення (до 8, рідше до 32 бластомерів) клітини залишаються «рівноправними», ідентичними та здатні дати початок будь-якій частині зародка або всьому організму. Така властивість ранніх бластомерів називається *томіпотентністю*. Утворення однояцевих (ідентичних) близнят у людини та кож пов'язане з природним розділенням перших двох бластомерів, які утворилися під час дроблення зиготи. Причини цього процесу залишаються невідомими.

На більш пізніх стадіях дроблення бластомери набувають *асиметричності*, і у разі штучного розділення здатні формувати тільки певні



Ранні стадії ембріонального розвитку людини: 1 — трофобласт, 2 — клітини ембріобласти, 3 — порожнина бластоцисти, 4 — амніотична порожнина, 5 — зародковий диск, 6 — ектодерма, 7 — енто-дерма, 8 — жовтковий мішок, 9 — мезодерма



П'ятитижневий ембріон людини:
1 – очі пухирці,
2 – кровоносна судина, 3 – хвіст,
4 – зачатки ніг, 5 – печінка,
6 – травний тракт, 7 – серце,
8 – зачатки рук,
9 – мозок

органи та системи ембріона. У цьому випадку говорять про **детермінацію** клітин, тобто про вибір ними певних програм розвитку. Можлива причина детермінації може полягати ось у чому. Бластомери, що утворюються під час дроблення, у багатьох тварин зв'язані між собою за допомогою специфічних інтегральних білків. Такий зв'язок приводить до нерівномірного розподілу в цитоплазмі iРНК і білків, накопичених яйцеклітиною, тому під час наступного дроблення утворені клітини відрізняються. Поступово у процесі бластуляції та гастроуляції відмінності стають дедалі більш значущими. Білки, які містяться в цитоплазмі бластомерів, проникають у ядро і включають певні гени. Білки, що кодуються цими генами, відіграють ключову роль у процесах органогенезу. Вони секретуються клітинами в міжклітинний простір (blastocoel, гастроцель тощо) і, зв'язуючись з іншими клітинами, запускають в них складні реакції, що також приводять до активації генів. Такі білки називають **чинниками росту**. Так, чинник росту нервів активує мітоз у певних клітинах ектодерми, що приводить до формування нервової пластинки. Чинник росту епідермісу контролює вступ до мітозу групи клітин, які надалі формують покривний епітелій шкіри. Природно, що чинники росту можуть зв'язуватися тільки з тими клітинами, на поверхні яких є рецептори до них; цим і визначається специфічність дії цих унікальних молекул. Подібний запуск генетичних програм розвитку одних клітин під впливом інших називається **індукцією**.

Експериментальне підтвердження явища ембріональної індукції було отримане завдяки експериментам німецького ембріолога Р. Шлемана у 80-х рр. XIX ст. Учений брав з гастроули одного тритона групу клітин майбутньої шкірної ектодерми та пересаджував в інший зародок тритона

на місце формування нервової пластинки. У результаті з клітин, детермінованих до розвитку шкірної ектодерми, формувалися клітини нервової системи. Результат досліду свідчить, що одні бластомери потрапляли під індукційний вплив інших, що приводило до «перелаштовування» їхньої генетичної програми. Пізніше були проведені експерименти, в яких пересаженні клітини самі ставали індукторами та «примушували» навколоїні бластомери розвиватися у невластивий їм тип тканини.

Таким чином, в основі ембріогенезу лежить асиметричний розподіл компонентів цитоплазми між бластомерами, що утворюються. Оскільки білки та iРНК були синтезовані ще яйце-клітиною, то можна вважати, що саме вона несе в собі програму розвитку зародка.

Зараз вважається, що міграціями окремих клітин та їхніх груп з однієї ділянки зародка в іншу керують хімічні речовини, які секретуються певними клітинами зародка. Ці речовини дифундують у міжклітинному просторі, вибірково зв'язуючись із рецепторами на поверхні певних клітин. Біохімічні процеси, які запускаються ними, приводять до формування мікротрубочок, амебоїдних виростів цитоплазми і клітини починають свій рух, орієнтуючись за різницею концентрацій речовини.

Під час ембріогенезу клітини не тільки діляться, але й гинуть. Загибелю необхідна для того, щоб відбулося сполучення або роз'єднання частин зародка, утворення просвітки в якій-небудь тканині тощо. Так, смерть клітин спостерігається при розвитку нервової системи й органів чуття хребетних, при «розділенні» пальців на руках і ногах, при відділенні губ від ясен, формуванні повік, утворенні каналів і проток. Програмована клітинна смерть контролюється дією безлічі білків, що також впливають на активність геному.

Німецький учений К. Вольф наприкінці XVIII ст. відкрив явище формоутворення, виявивши, що кишечник зародка курчати має вигляд листка, який згодом скручується в трубку. Подальший прогрес в ембріології хребетних пов'язаний з іменем російського натураліста XIX ст. К. Бера, який продемонстрував єдність плану будови зародків різних класів хребетних

ПОСТЕМБРІОНАЛЬНИЙ РОЗВИТОК ОРГАНІЗМІВ

Способи відтворення

У тваринному світі відомо три способи відтворення потомства: **яйцеродіння**, **яйцеживородіння** і **живородіння**. Яйцеродіння називається таким способом відтворення, за якого розвиток зародка відбувається поза тілом самки — у зовнішньому середовищі, під захистом яйцевих оболонок. Яйцеродіння характерне для більшості безхребетних, круглоротих, риб, амфібій, рептилій, птахів і деяких ссавців.

У разі яйцеживородіння зародок розвивається в тілі матері, проте не отримує від неї живих речовин. Розвиток відбувається за рахунок запасних речовин яйцевих оболонок (деякі кліщі, риби, плазуни).

У разі живородіння зародок розвивається в материнському організмі, харчується безпосередньо від нього за допомогою спеціальних пристосувань (виростів жовткового мішка тощо). Живородіння характерне для деяких червів, членистоногих, молюсків, багатьох акул, черепах, деяких ящірок, змій, переважної більшості ссавців. У плацентарних ссавців взаємодія зародка з материнським організмом досягла найбільшої складності. У цих тварин з хоріона та судин алантоїса за участю слизової оболонки матки розвивається **плацента** — орган, через який здійснюється обмін газами та живими речовинами між матір'ю та плодом. Тому по відношенню до плацентарних ссавців часто говорять про *істинне живородіння*.

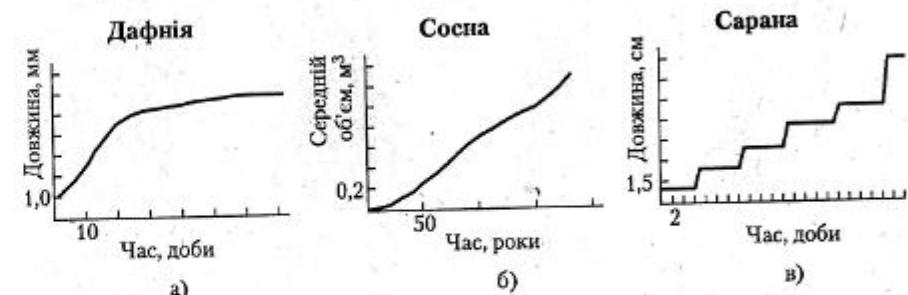
Термін «живородіння» іноді вживають щодо рослин, у яких насіння проростає на материнсь-

кій рослині в ще не зрілих плодах. Так, у мангрових дерев з плоду, що зав'язався, з'являється проросток із зачатком кореня. Досягнувши довжини 50–70 см, він обпадає і відразу ж закріплюється в мулистому ґрунті.

Постембріональний розвиток

Постембріональний розвиток — період онтогенезу після народження або виходу із зародкових оболонок до настання статевозрілості. У цей період відбуваються ріст і розвиток організму, диференціювання тканин і органів (наприклад статевих залоз у ссавців).

Безпосередньо після народження у більшості багатоклітинних організмів йде період росту. Ріст — збільшення розмірів і маси особини за рахунок збільшення кількості клітин та їх розтягування. Розрізняють **обмежений** і **необмежений** типи росту. У разі обмеженого типу ріст припиняється після досягнення певного віку (більшість ссавців, комах, птахи). У разі необмеженого типу росту особини ростуть упродовж усього життя (молюски, риби, рослини). Процесу росту часто властива періодичність (сезонна, добова тощо) — **переривчастий ріст**. Так, у рослин помірних широт ріст у зимовий час припиняється, а навесні поновлюється.

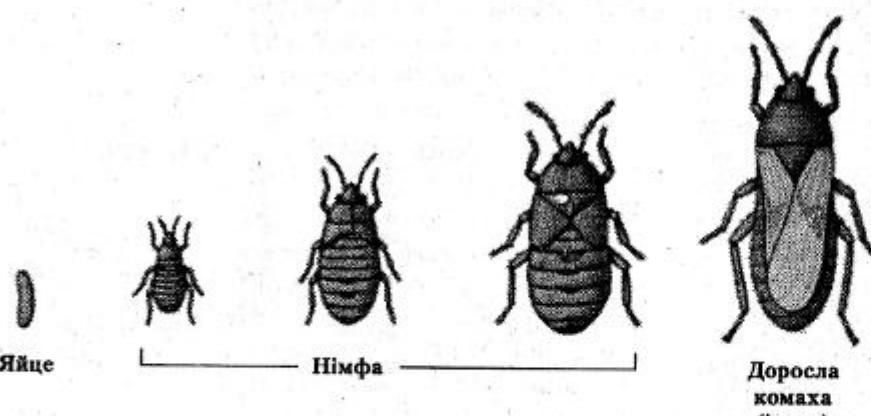


Криві росту: а) обмежений ріст, б) необмежений ріст, в) переривчастий ріст

Початок і закінчення діапаузи регулюється гормонами, а також чинниками зовнішнього середовища (температура, довжиною світлового дня, вологістю)

Період тимчасового фізіологічного спокою в розвитку тварин називається *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, бабаки) і називається *гібернацією* (сплячкою). Діапауза комах може тривати від кількох годин до кількох років. У багатьох ракоподібних, саранових, деяких ссавців описане явище *ембріональної діапаузи*, за якої запліднені яйця або зародки ранніх етапів розвитку можуть тривалий час перебувати в стані спокою, не гинучи (яйця рачка *Artemia salina* — до 10 років).

Постембріональний розвиток тварин може бути прямим або супроводжуватись перетворенням — *метаморфозом*. У разі прямого розвитку новонароджені тварини мають основні риси організації дорослої особини та відрізняються меншими розмірами та не цілком розвиненими статевими залозами. Постембріональний розвиток зводиться до росту та досягнення статевозрілості (прісноводна гідра, багато нематод, більшість хребетних). У разі розвитку з пе-



Розвиток з інеповним перетворенням

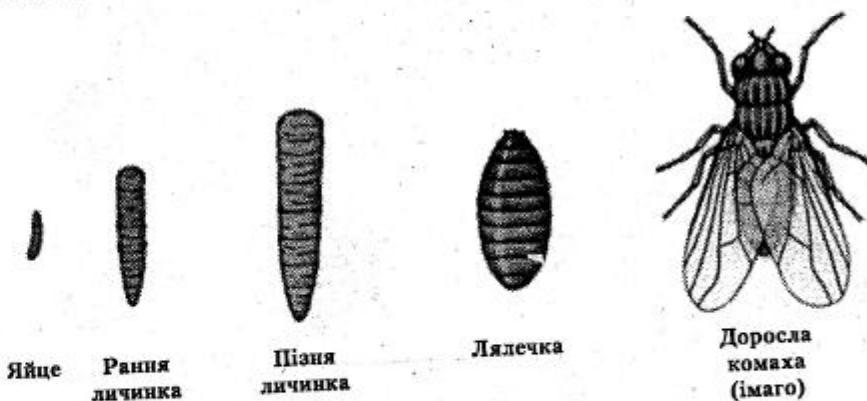
ретворенням з яйця виходить личинка, яка зазвичай за складом значно простіша за дорослий організм, але має спеціальні личинкові органи, які у дорослому стані відсутні (більшість безхребетних і деякі хребетні тварини — ланцетник, міноги, двошинні риби, земноводні).

Глибоке перетворення будови організму, у процесі якого личинка перетворюється на дорослу особину, називається метаморфозом. У багатьох комах (бабки, таргани, богомоли, терміти) личинка подібна до дорослої комахи; зміни в організації супроводжуються в основному поступовим розвитком крил. У цьому випадку говорять про розвиток з неповним перетворенням. У більшості комах (жуки, лускокрилі, перетинчастокрилі) личинка червоподібна та не подібна на імаго ні зовнішнім виглядом, ні внутрішньою будовою, ні способом живлення. Тому перехід від личинкової стадії до імаго здійснюється через стадію лялечки. У цьому випадку говорять про розвиток із повним перетворенням.

Розвиток із перетворенням має ряд переваг перед прямим способом розвитку.

Личинка, як правило, використовує джерело їжі, відмінне від дорослої особини, що приводить

Метаморфоз є і в деяких рослин. Так, у багаторічних трав відбувається відміння надземного пагона та перехід у кореневище або бульбу на час несприятливого періоду



Розвиток з повним перетворенням

до послаблення внутрішньовидової конкуренції за ресурси.

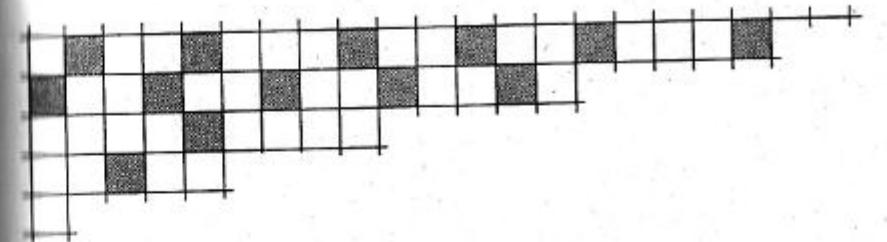
У губок, кишковопорожнинних, багатоцитинкових червів личинка рухома і слугує для розселення виду.

Личинки деяких видів (ракоподібних, павукоподібних, земноводних) здатні розмножуватись. Ця властивість дістала назву неотенії. Здатність до неотенії має пристосувальне значення для тих видів тварин, у процесі індивідуального розвитку яких відбувається зміна середовища проживання. Якщо умови існування дорослої стадії Украї несприятливі, збільшення кількості личинок підвищує шанси популяції на виживання.

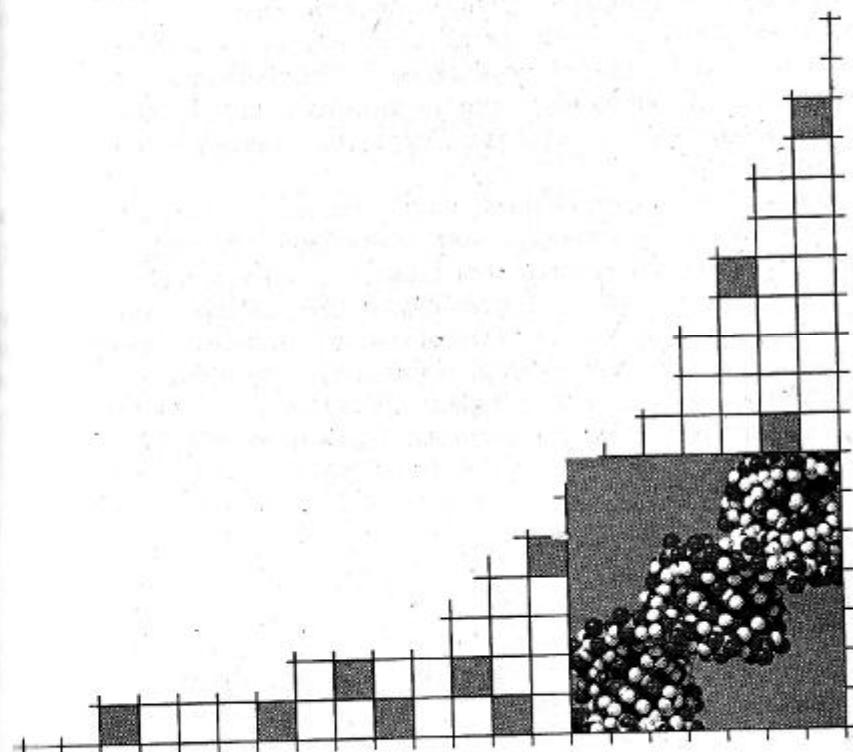
Старіння і смерть організмів

Старіння — закономірний процес вікових змін, що веде до зниження адаптаційних можливостей організму, збільшення ймовірності смерті. Старіння властиве всім організмам і перебігає на молекулярно-генетичному, клітинному, тканинному, органному рівнях організації живого.

Смерть — припинення життедіяльності організму. Основним біологічним сенсом смерті можна вважати підтримання колообігу речовин та енергії в біосфері.



ГЕНЕТИКА та СЕЛЕКЦІЯ



ЗАКОНОМІРНОСТІ УСПАДКУВАННЯ ОЗНАК

Генетика (від грец. *genesis* — походження) — наука про спадковість і мінливість живих організмів.

Генетика як теоретична основа *селекції* розробляє ефективні шляхи та методи отримання нових порід тварин і сортів рослин. Для досягнення цієї мети вибираються оптимальні системи скрещувань, ефективні методи добору, контролюється розвиток спадкових ознак, використовується мутагенез.

Пізнання молекулярних основ життедіяльності організмів привело до використання біологічних процесів і речовин для промислових цілей. З'явилася нова галузь виробництва — *біотехнологія*. Основні напрями сучасної біотехнології — мікробіологічний синтез, культивування і використання рослинних і тваринних клітин, генетична інженерія, прикладна ензимологія (наука про білкові речовини клітини).

Використання генетичних знань у медицині дозволяє виявити причини спадкових захворювань, особливості їх передачі потомству, запропонувати методи профілактики та лікування.

Розроблені методи *клітинної*, *хромосомної* та *генової інженерії* дають можливість видозмінювати організми шляхом впливу на цілі клітини, їхні ядра, хромосоми, ділянки хромосом, гени та частини генів. Учені наблизилися до керування спадковістю і створення живих організмів із заздалегідь запланованими властивостями.

Методи генетики

Генетичні дослідження проводяться на організмовому, клітинному та молекулярному рівнях популяції. Усі методи генетичного аналізу поділяються на декілька груп.

Гібридологічний. Проведення системи скрещувань і аналіз їхніх результатів.

Цитологічний. Аналіз і порівняння генетичних структур і явищ на клітинному рівні.

Молекулярно-генетичний. Вивчення фізико-хімічної структури та механізмів функціонування генетичного матеріалу.

Мутаційний. Встановлення закономірностей, механізмів і особливостей мутагенезу.

Генеалогічний. Вивчення родоводів, визначення закономірностей успадкування ознак у ряді поколінь.

Близюковий. Аналіз і порівняння мінливості у гомозиготних і гетерозиготних близнят.

Популяція. Вивчення генетичної структури популяцій і динаміки їхніх змін під впливом зовнішнього середовища.

Селекційний. Створення і підбір початкового експериментального матеріалу.

Ознаки

Усі ознаки організмів можна умовно поділити на *якісні* та *кількісні*. Перші встановлюються описовим шляхом (забарвлення шерсті, форма тіла, статеві відмінності), другі визначаються

шляхом вимірювання (несучість, маса насіння, плодів, удій тощо). На розвиток кількісних ознак дуже впливає дія чинників середовища, тоді як прояв якісних ознак практично повністю визначається генотипом. Межі, в яких можлива зміна ознак у даного генотипу (максимальний удій молока, мінімальна кількість насіння), називають *normою реакції*.

Хромосомна теорія спадковості

Основою сучасної генетики є *хромосомна теорія спадковості*. Її сформулювали в 1902 р. Т. Бовері та В. Сеттон на основі відкриттів Р. Менделя і праць Г. де Фріза, К. Корренса, Е. Чермака та Т. Моргана. Згідно з цією теорією, будь-яка пара спадкових чинників локалізована в парі гомологічних хромосом, причому кожна хромосома несе по одному чиннику даної ознаки.

Основні положення хромосомної теорії спадковості:

- 1) ознаки організмів визначаються дискретними елементарними одиницями спадковості — *генами*;
- 2) ген — частина молекули ДНК;
- 3) гени містяться в *хромосомах*. Кожна хромосома є *групою зчеплення генів*;
- 4) гени в хромосомах розташовані лінійно. Кожен ген у хромосомі займає певне місце (*локус*);
- 5) між гомологічними хромосомами може відбуватися обмін алельними генами (*кросинговер*);
- 6) відстань між генами в хромосомі пропорційна *відсотку кросинговеру*;
- 7) існують структурні та регуляторні гени;

- 8) структурні гени кодують синтез білків;
- 9) регуляторні гени контролюють і спрямовують діяльність структурних генів;
- 10) усередині гена можуть відбуватися *рекомбінації* та *мутації*;
- 11) генотип функціонує як єдине ціле, хоча є дискретним (складається з окремих генів). На функцію генів впливають чинники як внутрішньоклітинного, так і зовнішнього середовища.

Моногібридне схрещування. Закони Менделя

Історія генетики починається з 1900 р., коли троє вчених: голландець Г. де Фріз, німець К. Корренс і австрієць Е. Чермак — незалежно один від одного встановили важливу закономірність успадкування ознак у потомстві гібридів. Як виявилось, вони лише наново відкрили вже сформульовані в 1865 р. Грегорем Менделем закони спадковості, викладені ним у статті «Досліди над рослинними гібридами». Менделю вперше вдалося визначити закони успадкування ознак у ряді поколінь.

Для своїх експериментів Мендель обрав горох. Для схрещування бралися рослини двох сортів, які чітко відрізнялися за якою-небудь ознакою, наприклад забарвленням насіння (жовте та зелене). Мендель вибрав для експериментів рослини, які належать до *чистих ліній* (такі, що у ряді поколінь у разі самозапилення не дають розщеплення за ознакою, яка вивчається). Рослини, які відрізнялися за однією парою *альтернативних ознак*, дослідник вирощував протягом ряду поколінь. Жовте насіння завжди давали рослини із жовтим насінням, а зелені — із зеленими. Менделю проводив *гібридизацію* — схрещування двох

Менделю схрещував рослини гороху, які відрізнялися за парами альтернативних ознак, серед яких були забарвлення віночка, колір і форма стручків, довжина стебла, пазушне та верхівкове розміщення квіток



Грегор Йоганн Мендель (1822–1884) – чеський дослідник, чернець, на підставі дослідів з гібридизації відкрив, обґрутував і сформулював основні закономірності спадковості ознак

організмів, що належать до різних ліній. Потомство, отримане внаслідок гібридизації, називається гібридним, а окрема особина – гібридом. Схрещування, в якому беруть участь організми, які відрізняються тільки однією парою альтернативних ознак, називається **моногібридним**.

Мендель видаляв у рослин одного сорту тичинки до того, як могло відбутися самозапилення. Користуючись пензликом, він наносив на їхні маточки пилок з тичинок рослин іншого сорту; потім надягав на штучно запилені квітки ковпачки, щоб на їхні маточки не міг потрапити пилок інших рослин.

Мендель переносив пилок з рослин, які дають жовте насіння, на рослини із зеленим насінням, і навпаки. Усі гібридні рослини першого покоління мали жовте насіння. Ознаку, яка спостерігається у всіх гібридів першого покоління, Мендель назвав **домінантною**.

Перше гібридне покоління прийнято позначати символом F1 (від латин. *filiale* – діти), батьківське покоління P (від латин. *parentale* – батьки). На квіти рослин F1 Мендель надягнув ковпачки (щоб не припустити перехресного запилення) і дав їм можливість самозапилюватися. Насіння було полічене та висаджене наступної весни для отримання другого гібридного покоління F2. У другому гібридному поколінні в одних рослин утворилося жовте насіння, в інших – зелене. Тобто ознака зеленого забарвлення насіння, відсутня в поколінні F1, знову з'явилася в поколінні F2. Мендель зробив висновок, що ця ознака була в поколінні F1 у прихованому вигляді і не могла проявитися; він назвав її **рецесивною**. Після підрахунку жовтих (≈ 3000) і зелених (≈ 1000) горошин виявилось, що їх співвідношення дорівнює 3 : 1.

Наступного року Мендель висівав жовте та зелене насіння покоління F2 окремо, надавши їм

можливість самозапилення. У поколінні F3 у рослин із зеленим насінням розщеплення не відбулося – усе насіння в F4 було зеленим. Дві третини жовтого насіння F3 дали розщеплення: співвідношення жовтих і зелених горошин у F4 дорівнювало 3 : 1. Одна третина жовтого насіння F3 розщеплення не дала: усе насіння F4 мало жовте забарвлення.

Для пояснення результатів своїх експериментів Мендель висунув гіпотезу, згідно з якою у статевих клітинах містяться **матеріальні чинники** у вигляді відокремлених (дискретних) частин, які визначають розвиток тієї або іншої ознаки.

Щоб привести результати експерименту у відповідність зі схемою схрещування, Мендель припустив, що в статевих клітинах (гаметах) **спадковий чинник**, що визначає розвиток ознаки, повинен бути єдиним. Так, гамети гороху містять або ген жовтого, або ген зеленого забарвлення насіння. Це припущення називають **гіпотезою чистоти гамет**. Нічого не знаючи про мейоз, гени та хромосоми, Мендель зробив такі висновки.

- 1) Оскільки батьківські сорти були чистими лініями (не розщеплювалися), рослини P із жовтим насінням повинні мати два «жовті» чинники, а рослини P із зеленим насінням – два «зелені».
- 2) Рослини F1 містили по одному чиннику, одержаному від кожної з батьківських рослин через гамети.
- 3) Ці чинники в F1 не зливалися, а зберігали свою індивідуальність.
- 4) «Жовтий» чинник домінував над «зеленим», який виявився рецесивним.

Величезна заслуга Менделя полягає в тому, що він запровадив поняття **спадкового чинника**, який відповідає за розвиток ознаки. Згодом такі чинники почали називати **генами**, а гени,

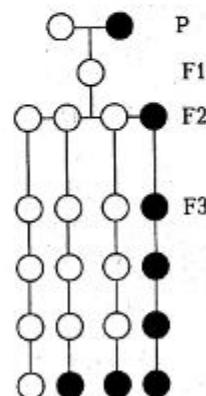


Схема розщеплення у разі моногібридного схрещування:
○ – жовте насіння, ● – зелене насіння

розміщені в аналогічних ділянках гомологічних (парних) хромосом, — *алельними генами*, або *алелями* (наприклад алелі жовтого та зеленого забарвлення насіння гороху). Усі алелі мають чітко визначені місця положення в гомологічних хромосомах — *локуси*. Сукупність усіх генів організму називається *генотипом*. Сукупність ознак організму, що закладені у генотипі і проявляються під впливом середовища, називається *фенотипом*.

Для позначення одиниць спадковості Мендель запровадив буквену символіку. Гени, які викликають розвиток домінантної ознаки, він позначив великими літерами латинського алфавіту (A, B, C ...), а рецесивно — маленькими (відповідно a, b; c ...). У процесі запліднення зливаються чоловічі та жіночі гамети, утворюється зигота, в якій об'єднуються гени, що відповідають за розвиток однієї і тієї ж ознаки. Наприклад, можуть об'єднатися два гени жовтого забарвлення насіння (AA), два гени зеленого (aa) або жовтого і зеленого (Aa). Зиготу, яка несе однакові алельні гени (AA або aa), називають *гомозиготою*, а організм, який розвивається з неї, — *гомозиготним*. Зигота з різними алельними генами (Aa) називається *гетерозиготою*, а організм — *гетерозиготним*.

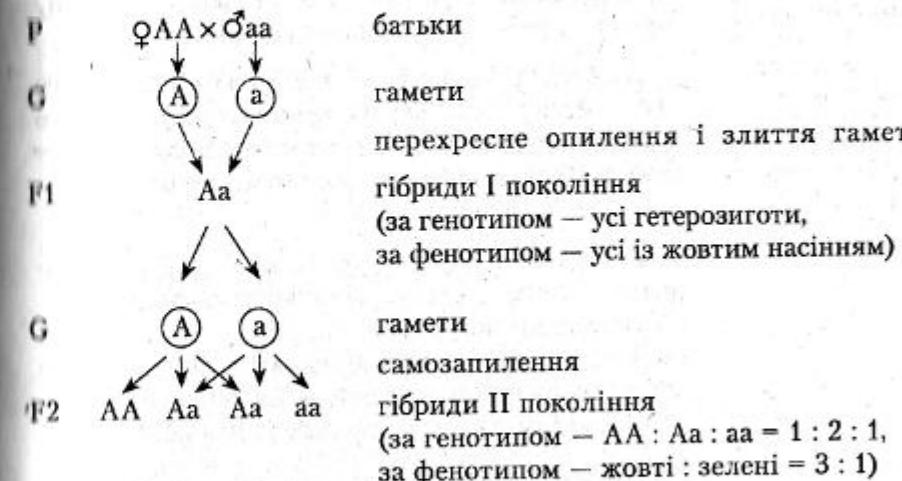
Домінантною називають ознаку, що завжди проявляється у фенотипі, якщо в генотипі є ген, який визначає його.

Рецесивною називають ознаку, яка виявляється у фенотипі, тільки якщо ген, котрий визначає його, перебуває в гомозиготному стані.

У дослідах Менделя рослини Р із жовтим насінням гомозиготні за домінантною ознакою. Зовнішній, фенотипний прояв такого генотипу — жовте забарвлення насіння. Рослини Р із зеленим насінням генотипно гомозиготні за рецесивною ознакою. Фенотипний прояв цього генотипу — зелене забарвлення насіння.

Схрещування позначають знаком множення (\times).

У схемі схрещування на перше місце прийнято ставити символ жіночої гамети (♀), а на друге — символ чоловічої гамети (♂):



Для компактного запису комбінації гамет використовують решітку, запропоновану німецьким генетиком початку ХХ ст. Р. Пеннетом. По горизонталі записують гамети одного з батьків, по вертикалі — другого, а в клітинках решітки записують можливі зиготи:

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

На підставі проведених експериментів Мендель сформулював правила, відомі як закони Менделя.

Правило одноманітності гібридів першого покоління (перший закон

Кількість типів утворюваних гамет (за відсутності кросинговеру) дорівнює 2^n . Число їхніх можливих комбінацій у наступному поколінні — 4^n , а число утворюваних генотипів класів — 3^n , де n — число пар генів.

Менделя: у разі схрещування двох організмів, що належать до різних чистих ліній (двох гомозиготних організмів) і відрізняються за однією альтернативною ознакою, перше покоління гібридів буде одноманітним і нестиме тільки домінантну ознако (у разі повного домінування).

Закон розщеплення (другий закон Менделя): у разі схрещування гібридів першого покоління (двох гетерозиготних організмів) у другому поколінні гібридів спостерігається розщеплення за фенотипом 3 : 1.

Гіпотеза чистоти гамет: під час утворення статевих клітин відбувається розходження спадкових чинників, які до цього містилися попарно в соматичних клітинах, унаслідок чого вони не можуть потрапити до однієї гамети (тобто кожна гамета несе один алель із пари).

Аналізуюче схрещування

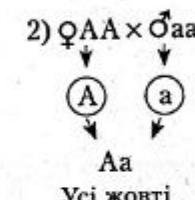
Відкриті Менделем закони мають виняткове значення для сільського господарства. Під час виведення нових порід свійських тварин і сортів культурних рослин підбирають батьківські пари з урахуванням домінування ознак, їх розщеплення в F₂. При цьому необхідно знати, які організми — гомо- чи гетерозиготні — відібрані для селекційної роботи. Знаючи фенотип, не можна бути впевненими, що вихідні форми гомозиготні.

Для визначення генотипу використовують метод аналізуючого схрещування. Відомо, що фенотип однозначно відповідає генотипу тільки у разі рецесивної гомозиготи. Тому для встановлення генотипу особину схрещують із рецесивною гомозиготою. Так, рослини гороху, які виросли із жовтого насіння з невідомим генотипом

(АА або Аа), схрещують з рослинами, одержаними із зеленого насіння з відомим генотипом (аа).

1) ♀Aa × ♂aa

♀	♂	a
A		Aa жовті
a		aa зелені



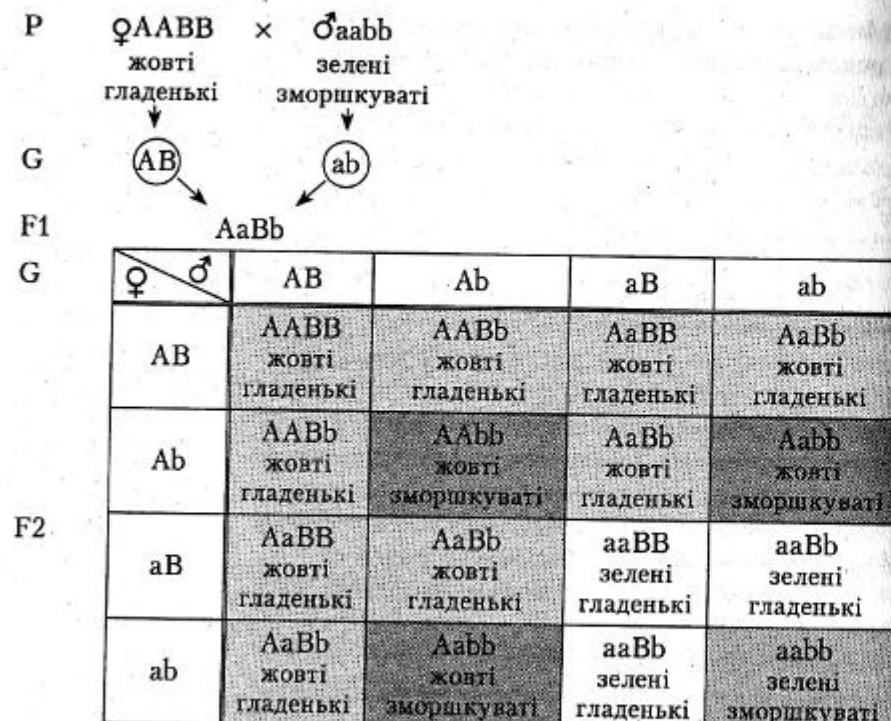
Жовті : зелені = 1 : 1

Оскільки всі гамети рецесивної гомозиготи несуть рецесивний ген, то характер розщеплення у нащадків за фенотипом відповідатиме типу гамет досліджуваних батьків. Якщо у нащадків аналізуючого схрещування (F₁) співвідношення жовтих і зелених горошин 1 : 1, то генотип досліджуваного батька гетерозиготний (Аа). Якщо ж у нащадків усе насіння має лише жовте забарвлення, то батько гомозиготний (АА).

Дигіbridne схрещування

У разі дигібридного схрещування аналізується спадковість у потомстві двох ознак (якщо ознака більше за дві, схрещування називають полігібридним); гени ознак, які аналізуються, повинні міститися в різних парах гомологічних хромосом.

Мендель використовував у дослідах з дигібридного схрещування близько десяти альтернативних ознак, серед яких були ознаки форми (гладенька В і зморшкувата b) і забарвлення насіння (жовте A і зелене a).



Розщеплення за фенотипом:

9 : 3 : 3 : 1
 жовті жовті зелені зелені
 гладенькі зморшкуваті гладенькі зморшкуваті

Число фенотипів у другому поколінні у рази повного домінування визначається формулою:

$$(3+1)^2 = 9 + 3 + 3 + 1.$$

Аналізуючи кожну ознаку окремо, дістаємо результат, який відповідає другому закону Менделля.

Розщеплення за фенотипом

- 1) 3 : 1
жовті зелені
2) 3 : 1
гладенькі зморшкуваті

На підставі одержаних даних Мендель сформулював закон незалежного успадкування ознак (третій закон Менделія): у разі дигібридного схрещування розщеплення по кожній парі алельних ознак відбувається незалежно у співвідношенні 3 : 1.

Успіхом своїх дослідів Мендель зобов'язаний не лише геніальному мисленню та працьовитості, але й щасливій випадковості — вдалому вибору об'єкту дослідження. У горосі, на якому ставив досліди Мендель, кожна з ознак, які вивчалися ним, контролюється тільки однією парою генів, крім того, домінантні гени завжди виявляються у фенотипі на повну силу, а рецесивні лише в гомозиготі. Згодом під час спроб повторити ці досліди на інших об'єктах картина спадковості часто не відповідала встановленим Менделем закономірностям. У майбутньому були відкриті явища, які пояснили причини цих невідповідностей — взаємодія генів, кросинговер, цитоплазматична спадковість тощо.

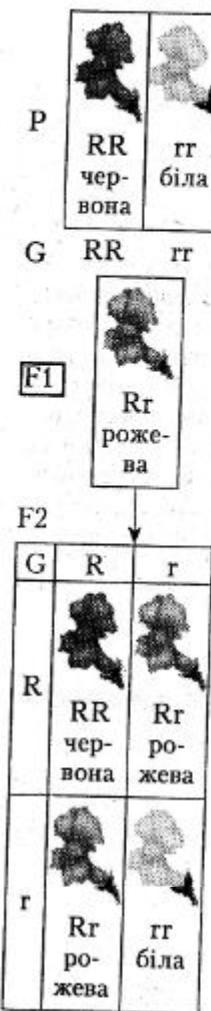
Взаємодія генів

Генотип становить собою систему взаємодіючих генів. Взаємодіють один з одним як алельні, так і неалельні гени, розміщені в різних локусах. Особливим видом взаємодії генів є плейотропія та множинний алелізм.

Взаємодія алельних генів.

Домінування. Алельні гени вступають у відношення домінантності – рецесивності. У разі повного домінування фенотипи гетерозигот і гомозигот по домінантному алелю одинакові.

Неповне домінування (проміжне успадкування). У разі неповного домінування фенотип гетерозигот відрізняється від фенотипу обох гомозигот. У садових сортів запашного горошку, наприклад, гомозиготні рослини мають або червоні, або білі квітки.



а гетерозиготні — рожеві. Унаслідок схрещування двох рослин з червоними та білим квітками всі рослини в F1 матимуть рожеві квітки. У F2 співвідношення як генотипів, так і фенотипів 1 : 2 : 1 (роздщеплення за фенотипом співпадає з розщепленням за генотипом), тобто дорівнює співвідношенню генотипів при моногібридному схрещуванні.

Кодомінування. У разі кодомінування обидва алелі в гетерозиготі виявляються у фенотипі або формують нову якість ознаки.

Наддомінування. У разі наддомінування домінантний алель у гетерозиготі має сильніші фенотипні прояви, ніж у гомозиготі.

Взаємодія неадельних генів

Комплементарність. Ознака виявляється, якщо у двох неалельних локусах одночасно присутні певні домінантні алеї.

Супресія (епістаз і криптомерія) Прояв гена пригнічується присутністю певного алеля в іншому локусі. Якщо ген-супресор домінантний, явище називають *епістазом*, якщо рецесивний, — *криптомерією*.

Модифікація. Гени-модифікатори модифікують дію інших генів, самі при цьому не виявляючись. Модифікатори підсилюють або послаблюють дію інших генів і таким чином визначають межі норми реакції для ознаки. Використання модифікаторів і закріплення їх у результаті штучного добору — один з методів селекції.

Множинний алелізм

Множинний алелізм — явище детермінації ознаки, за якої ген має більше ніж два алельних стани. З усіх можливих алелів тільки два можуть міститися у відповідних локусах гомологічних хромосом. Наприклад, успадкування групи крові у людей контролюється трьома алелями.

Розщеплення F₂
за фенотипом:
1 червона : 2 рожеві : 1 біла

Неповне домінування

Плейотропіз

Плейотропія — явище детермінації двох і більше ознак однією парою генів. Прикладом плейотропії може бути синдром Марфана, за якою мутація одного гена призводить до дефекту кришталика і розвитку ненормально довгих «павучих» пальців.

Існує думка, що своїм талантом геніальний скрипаль Ніколо Паганіні багато в чому зобов'язаний синдрому Марфана, завдяки якому він міг брати акорди, недоступні іншим музикантам.

Полігеннє (полімерне) успадкування

Якщо прояв ознаки визначається однією парою генів, такий спосіб генетичної детермінації називають **моногенным**. Часто прояв ознаки визначається дією декількох алелів. У цьому випадку спосіб генетичної детермінації ознаки називають **полігенним**.

Полігенно успадковується колір шкіри у людини. У дуже темношкірих людей у всіх хромосомних локусах, які визначають колір шкіри, містяться алелі, що забезпечують синтез темного пігменту *меланіну*; у світлошкірих людей

Локус 1	d^1d^1	d^1D^1	d^1D^1	D^1D^1	D^1d^1	D^1d^1	D^1D^1
Локус 2	d^2d^2	d^2d^2	d^2D^2	D^2d^2	D^2d^2	D^2D^2	D^2D^2
Локус 3	d^3d^3	d^3d^3	d^3d^3	d^3d^3	D^3D^3	D^3D^3	D^3D^3
Загальне число генів, які обу- мовлюють темну пігментацію	0	1	2	3	4	5	6
	Дуже світлий			Смуглявий			Дуже темний

Полігенне успадкування пігментації шкіри

у багатьох локусах містяться алелі, які не кодують необхідні для синтезу меланіну ферменти. Що більше людина має генів, які відповідають за синтез меланіну, то більше утворюється пігмента, то темніший колір має шкіра.

Зчеплене успадкування

Гени, які містяться в одній хромосомі, називають **зчепленими**. Вони успадковуються спільно і не розщеплюються згідно із законами Менделя.

Протягом багатьох років після повторного відкриття законів Менделя багато вчених намагалися повторити досліди, які були покладені в їхню основу, але не усіх у F2 виходило розщеплення 3 : 1. Американський учений Т. Морган проводив експерименти Менделя не на рослинному об'єкті, а на плодовій мушці дрозофілі.

Як і Мендель, Морган вдало вибрал об'єкт, оськільки:

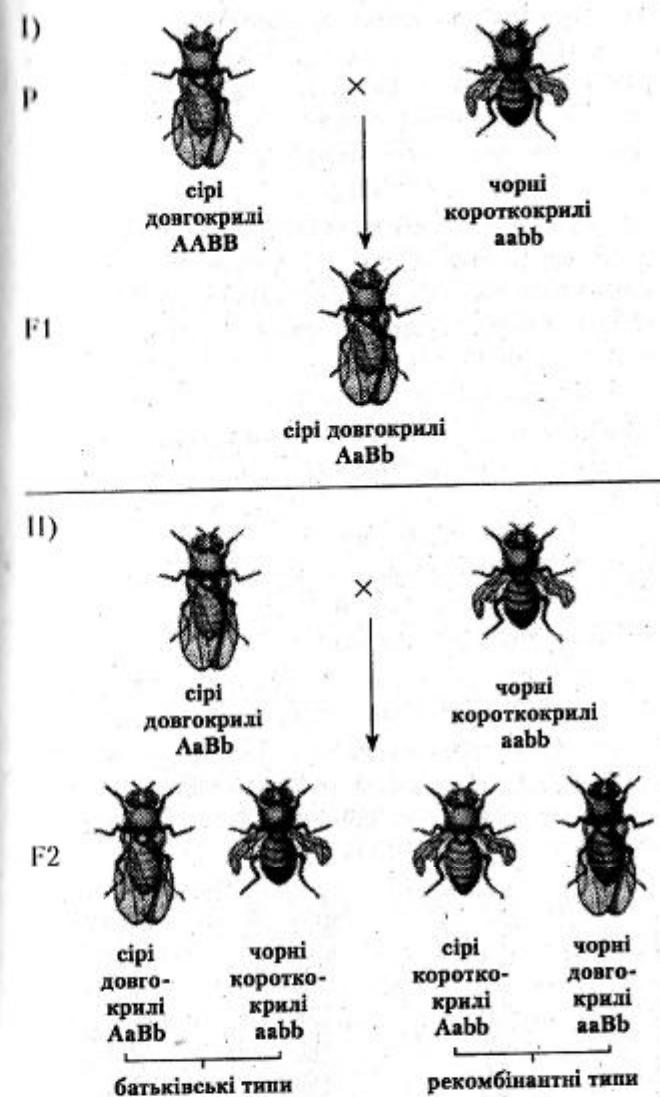
- 1) дрозофілу легко розводити в лабораторних умовах: цикл розвитку триває менше за місяць, за рік змінюється понад 12 поколінь;
- 2) у дрозофілі чотири пари хромосом, зручних для досліджень;
- 3) перед початком експерименту, в 20-ті рр. ХХ ст., були виведені чисті лінії дрозофіл (за ознаками забарвлення тіла, довжини крил, забарвлення очей).

Морган проводив дигібридне аналізуюче схрещування. Він скрестив мух із сірим тілом і довгими крилами ($AABB$) з мухами з чорним тілом і короткими крилами ($aabb$). У F1, згідно з першим законом Менделя, спостерігалася одноманітність гібридів першого покоління ($AaBb$).

Далі Морган провів аналізуюче схрещування гетерозиготних сірих довгокрилих мух із чорними короткокрилими: ($AaBb \times aabb$).



Томас Гент
Морган
(1866–1945) —
американсь-
кий генетик,
Нобелівський ла-
уреат; основні
праці присвячені
хромосомній те-
орії та експери-
ментам з вивчен-
ня матеріальних
носіїв спадкової
інформації



Зчеплене
успадкування

Згідно з Менделем, у першому поколінні внаслідок аналізуючого схрещування має відбуватися розщеплення 1 : 1. Морган міркував так: якщо гени забарвлення тіла та довжини крил містяться в різних хромосомах, то вони успадковуватимуться

незалежно, тобто в другому поколінні з'являться такі фенотипи:

- 25 % — сірі довгокрилі;
- 25 % — сірі короткокрилі;
- 25 % — чорні довгокрилі;
- 25 % — чорні короткокрилі.

Якщо ж ці гени містяться в одній хромосомі, то вони успадковуватимуться разом. У цьому випадку в поколінні F₂ має бути порівну сірих довгокрилих і чорних короткокрилих мушок:

- 50 % — сірі довгокрилі;
- 50 % — чорні короткокрилі.

Проте в жодному зі скрещувань не вийшло очікуваної картини. Щоразу результати були такими:

- 41,5 % — сірі довгокрилі;
- 41,5 % — чорні короткокрилі;
- 8,5 % — сірі короткокрилі;
- 8,5 % — чорні довгокрилі.

Морган припустив, що два гени, які вивчаються, зчеплені, а поява несподіваних фенотипів пояснюється тим, що хромосоми під час мейозу можуть так тісно зближуватися (*кон'югувати*), що між ними відбувається перехрещення та обмін ділянками — кросинговер (див. с. 80).

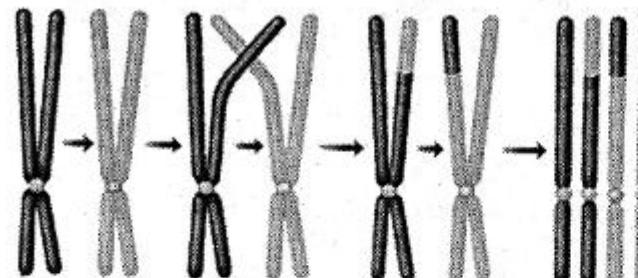


Схема кросинговеру

Ймовірність кросинговеру залежить від розташування генів у хромосомі: що далі вони стоять один від одного, то частіше відбувається кросинговер. Відстань між зчепленими генами виража-

ють у відсотках або *морганідах*, її числове значення дорівнює відсотку кросоверних особин серед нащадків. Якщо ця відстань більша за 50 %, то ймовірність кросинговеру така велика, що гени успадковуються як незчеплені.

Таким чином:

- зчеплене успадкування спостерігається під час розподілу у нащадків неалельних генів, які містяться в одній хромосомі;
- якщо гени містяться в одній хромосомі, вони успадковуються разом, утворюючи *групу зчеплення*;
- група зчеплення порушується в результаті *кросинговеру* (перехрещення, обміну ділянками між гомологічними хромосомами), який відбувається під час зближення у профазі першого поділу мейозу;
- *відсоток кросинговеру* прямо пропорційний відстані між генами в хромосомі.

Успадкування, зчеплене зі статтю

Хромосоми поділяються на два основні типи: *аутосоми*, однакові у самців і самок, і *статеві хромосоми*, які відрізняються у різностатевих особин. У ссавців чоловіча статтю *гетерогаметна* (утворює два типи гамет, які несуть X- і Y-хромосоми), а жіноча — *гомогаметна* (утворює один тип гамет, що несуть тільки X-хромосоми). Стать організму визначається у момент запліднення й обумовлена хромосомним набором зиготи.

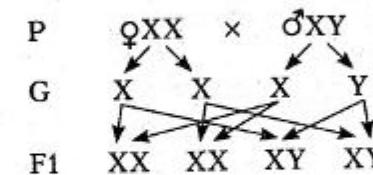


Схема успадкування статі

На ранніх стадіях зародкового розвитку у самки ссавця функціонують обидві X-хромосоми.

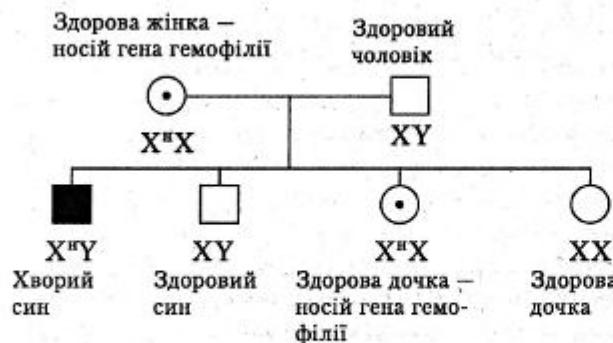
Відсоток кросинговеру дає можливість будувати *генетичні карти* — схеми можливого взаємного розташування генів у хромосомі

Проте пізніше в усіх клітинах (окрім тих, з яких розвиватимуться яєчники і яйцеклітини) одна з двох X-хромосом інактивується і залишається в клітині в конденсованому вигляді. Під мікроскопом її легко розрізнати через особливу структуру, названу *тільцем Барра*, або *статевим хроматином*. Тільця Барра слугують зручним маркером для розпізнавання жіночої статі клітин ссавців.

Ознаки, гени яких містяться в статевих хромосомах, називають *зчепленими зі статтю*. Оскільки X- і Y-хромосоми негомологічні, то в гетерогаметному організмі всі гени статевих хромосом представлені тільки одним алелем. Такий стан гена називається *гемізиготним*, у цьому випадку ген обов'язково виявиться у фенотипі.

Гемофілія – захворювання, зчеплене зі статтю. В організмі хворого на гемофілію майже не утворюється білок, необхідний для згортання крові; людина може померти від утрати крові в результаті незначного порізу. Прояв гемофілії визначається рецесивним геном, який локалізований у X-хромосомі. Жінка з рецесивним геном гемофілії в одній з X-хромосом фенотипно здорова, якщо інша X-хромосома несе нормальний алель. У чоловіків X-хромосома представлена одним екземпляром, тому наявність у ній гена гемофілії визначає розвиток цієї хвороби. У наш час гемофілію навчилися контролювати, вводячи хворим

Схема успадкування гена гемофілії: X^h – хромосома з геном гемофілії



так званий *чинник згортання*, виділений з крові здорової людини. Завдяки цьому хворі на гемофілію тепер доживають до похилих років. Якщо такий чоловік одружиться із жінкою, гетерозиготною за геном гемофілії, то в них може народитися дочка з гемофілією (якщо вона успадкує X-хромосоми з геном гемофілії від обох батьків).

Відомий усьому світу приклад носія гемофілії – англійська королева Вікторія. Через її хворого на гемофілію сина Леопольда та двох дочок – Алісу і Beatrix, які також були носіями гемофілії, це захворювання прошило в ряд королівських домів Європи, потрапило до Росії, Пруссії та Іспанії. У Росії на гемофілію хворів син Миколи II – спадкоємець російського престолу царевич Олексій.

Цитоплазматична спадковість

Цитоплазматична спадковість – спосіб передачі генетичної інформації за допомогою структурних елементів цитоплазми. Явище цитоплазматичної спадковості було відкрите в 1908 р. К. Корренсом під час дослідження порушення пігментації у пації лева. Пізніше це явище було виявлене у багатьох інших видів рослин і тварин. Воно полягає в тому, що спадкова інформація може передаватися не тільки через хромосоми, що містяться в ядрі, але й через цитоплазму. У клітинах еукаріот є органели, що містять власну ДНК – мітохондрії та хлоропласти. Ця ДНК, так само як і ядерна ДНК, зумовлює формування ознак організму. Цитоплазматична спадковість має материнський характер – успадковуються і проявляють себе тільки гени, що містяться в цитоплазмі яйцеклітини.

Цитоплазматично успадковується така ознака, як право- і лівозакрученість черепашки у ставковика. Алель правозакрученості є домінантним

Завдяки різним взаємодіям генів картина успадкування дуже рідко відповідає класичним менделівським законам

і виявляється в гомо- і гетерозиготному станах, алель лівозакрученості є рецесивним і фенотип виявляється в гомозиготному стані. У разі спрощування домінантної та рецесивної гомозигот усі нащадки в першому поколінні будуть гетерозиготні. Проте правозакручені черепашка буде лише у тих особин, які виникли внаслідок злиття яйцеклітини, яка несе домінантний ген, і сперматозоїда, який несе рецесивний ген. Якщо ж носієм домінантного гена є сперматозоїд, то рецесивні позаядерні гени яйцеклітини пригнічують його дію; черепашка такої гетерозиготної особини буде лівозакрученою.

Медико-генетичне консультування

У генотипі кожної людини присутні в середньому близько 30 летальних генів, дія яких може привести до розвитку тяжкої хвороби або навіть смерті. Вони перебувають у гетерозиготному стані і з великою ймовірністю можуть виявитися у нащадків від близькоспоріднених шлюбів. Генетичний аналіз дозволяє виявити у подружжя наявність таких генів і визначити, яким великим є ризик народження хворої дитини.

Аналіз крові в наш час дає можливість визначити ряд генетичних аномалій, наприклад серповидноклітинну анемію. Сучасна наука володіє методикою **амніоцентезу**, яка дає можливість виявляти аномальну кількість хромосом у плода вже на шістнадцятому тижні вагітності. Для цього за допомогою пункції беруть пробу навколоплодної рідини, в якій містяться клітини, злущені зі шкіри або верхніх дихальних шляхів плода; клітини досліджують на наявність хромосомних аномалій. Одним із способів виявлення хромосомних аномалій є **генетичне картування**. Воно базується на тому, що під час забарвлювання різні локуси метафазних хромосом забарвлюються неоднаково — це дозволяє визначити взаємне розташування генів і виявити генні та геномні мутації. Усе це дає надію, що із часом люди навчаться виявляти та лікувати генетичні захворювання ще на ембріональній стадії розвитку.

Мінливість — властивість живих організмів існувати в різних формах. Мінливість поділяють на спадкову (генотипну) і неспадкову (модифікаційну). Модифікаційна мінливість виникає під впливом зовнішнього середовища. Спадкова мінливість пов'язана зі зміною генетичного матеріалу.

Неспадкова (модифікаційна) мінливість

Мінливість, не пов'язана зі зміною генотипу, називається **модифікаційною**. Наприклад, удо молодка залежать від кормів, а жирномолочність — від породи худоби. У горностаївих кроликів біла шерсть виростає у разі підвищення температури, чорна — у разі пониження. Зміни фенотипу, які не спадковуються, називаються **модифікаціями**. Спектр модифікацій обмежений нормою реакції, яка відбиває генетичні межі модифікаційної мінливості. Наприклад, усе листя на одному дереві має один і той самий генотип, але його розміри варіюють у певних межах залежно від освітленості. Різні ознаки різною мірою модифікуються під впливом умов середовища. Наприклад, група крові не залежить від зовнішнього середовища, тоді як пігментація шкіри пов'язана з дією ультрафіолетового випромінювання.

Модифікаційні зміни мають пристосувальний характер. Завдяки широкій нормі реакції збільшується ймовірність виживання організмів у змінних умовах існування.

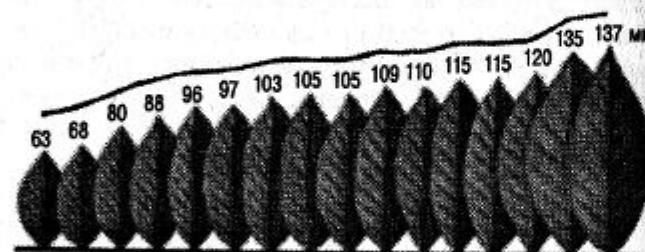
У межах норми реакції модифікації ознаки утворюють безперервний ряд поступових



Модифікації форми листків стрілолиста: 1 — на повітрі, 2 — на межі повітря та води, 3 — у воді

змін — від мінімальних до максимальних, які групуються навколо деяких середніх значень. Якщо різні стани (*варіації*) ознаки упорядкувати за збільшенням або зменшенням, вони утворюють *варіаційний ряд*. Найчастіше зустрічаються середні варіанти ознаки; що більше варіант від-

Варіаційний ряд довжини листків



хиляється від середнього значення, то рідше він зустрічається. Варіаційний ряд не можна побудувати за ознаками, які не вимірюються (запах), або за ознаками, що існують у двох варіантах (білий, чорний).

Спадкова (генотипна) мінливість

Спадкова мінливість визначається генотипом і зберігається у ряді поколінь. Спадкову мінливість прийнято поділяти на *мутаційну* та *комбінативну*.

Мутаційна мінливість. *Мутації* — це якісні та структурні зміни генетичного матеріалу, які передаються з покоління в покоління. Мутації мають неспрямований характер і виникають випадково — будь-який ген може мутувати у будь-який момент. Частота виникнення мутацій у різних організмів різна, але, напевне, пов'язана з тривалістю життєвого циклу: в особин з коротким життєвим циклом вона вища.

Типи мутацій за ступенем впливу на життездатність:

- 1) *корисні* (підвищують життездатність);
- 2) *нейтральні* (не знижують життездатності);
- 3) *шкідливі* (знижують життездатність): *летальні* (спричиняють загибель 100 % носіїв мутації); *напівлетальні* (спричиняють загибель 50—90 % носіїв); *сублетальні* (загибель 10—50 % носіїв).

Типи мутацій за характером змін у структурі спадкового матеріалу.

1) Генні (точкові) мутації.

Зміни нуклеотидної послідовності ДНК унаслідок помилок реплікації. У результаті таких мутацій змінюється амінокислотна послідовність кодованого геном білка і, як наслідок, змінюються його властивості. Прикладом є мутація, що викликає *серповидноклітинну анемію*. Зміна будови та властивостей еритроцитів при цьому викликана заміною лише однієї амінокислоти у складі молекули гемоглобіну.

2) Хромосомні мутації.

Зміни в структурі хромосом. Розрізняють такі типи хромосомних мутацій: *делеції* (втрати) гена (їого фрагмента або групи генів); *дуплікації* — подвоєння якої-небудь ділянки хромосоми; *інверсії* — поворот фрагмента хромосоми на 180°; у результаті такої мутації кросинговер у відповідному районі хромосоми стає неможливим, що призводить до значних відхилень мейозу; *транслокації* — перенесення фрагмента ДНК на нове місце. *Інтрахромосомні транслокації* здійснюються в межах однієї хромосоми, а *екстрахромосомні* — з однієї хромосоми в іншу; перенесення фрагмента може бути одностороннім або взаємним.



Август Вейсман (1834–1914) — німецький зоолог і теоретик еволюційного вчення; його багаторічні досліди підтвердили, що модифікаційні зміни не передаються спадково



а)



б)

Еритроцити:
а) здоровій людини, б) хворої на серповидноклітинну анемію



Дитина з синдромом Дауна

Частота народження людей із синдромом Дауна складає в середньому 1 на 700; через важкі патології розвитку понад 50 % хворих помирають протягом перших десяти років життя

3) Геномні мутації.

Зміна числа хромосом: *поліпloidія* — кратне збільшення хромосомного набору; *анеупloidія* — зміна числа хромосом в одній або декількох парах (наприклад, трисомія за 21-ю парою хромосом, що викликає синдром Дауна).

Причини виникнення мутацій достовірно не з'ясовані. Далеко не кожне пошкодження ДНК неодмінно реалізується як мутація. Часто за допомогою особливих ферментів відбувається виправлення структури ДНК. Деякі чинники середовища — *мутагенні чинники, мутагени* — значно підвищують частоту мутацій. Розрізняють фізичні (іонізуюче випромінювання, ультрафіолет), хімічні (азотистий іприт, етиленаміди, нітрофуран) та біологічні (віруси) мутагенні чинники. Мутагени універсальні, тобто вони можуть викликати мутації у будь-якого біологічного виду. Дія мутагенних чинників неспрямована, один і той самий чинник, діючи з однаковою силою на генетично ідентичні організми (наприклад однояйцеві близнята) може викликати у них різні зміни, і навпаки, різні мутагени можуть викликати у різних видів одинакові мутації.

Що більше високоорганізованим є вид, то він чутливіший до дії мутагену. Молоді особини є чутливішими, ніж дорослі.

Основні положення мутаційної теорії:

- 1) мутації — дискретні зміни генетичного матеріалу;
- 2) мутації — рідкісні випадки;
- 3) мутації стійко передаються з покоління в покоління;
- 4) мутації виникають неспрямовано і можуть бути шкідливими, нейтральними та корисними.

Мутаційна мінливість — явище, спільне для організмів різного рівня організації. М. І. Вавілов помітив, що у споріднених видів, родів і навіть класів виникають схожі мутації. Він сформулював закон гомологічних рядів в спадкової мінливості: зміни ознак, які зустрічаються в організмів одних видів, можуть бути виявлені в інших, близьких за походженням видів. Наприклад, мутація альбінізму (відсутність пігментації) зустрічається серед усіх класів хребетних — риб, земноводних, плазунів, птахів, ссавців. Закон гомологічних рядів дає можливість передбачити характер мінливості у споріднених видів, що полегшує пошуки матеріалу для селекції.

Комбінативна мінливість. Мінливість, яка виникає в результаті рекомбінації генів, називається комбінативною. У видів, які розмножуються статевим шляхом, імовірність появи двох однакових у генетичному відношенні нащадків практично дорівнює нулю, виняток становлять одногеневі близнята.

Джерела комбінативної мінливості:

- 1) кросинговер;
- 2) незалежне розходження хромосом у меіозі;
- 3) випадкова зустріч гамет під час запліднення.

Усі три джерела комбінативної мінливості діють одночасно та незалежно одне від одного.

Прикладом комбінативної мінливості може бути поява нащадків з новими, нетиповими для батьків комбінаціями ознак, як у дослідах Менделєя з горохом (насіння жовтого кольору зі зморшкуватою поверхнею і насіння зеленого кольору з гладенькою поверхнею) і Моргана — з дрозофілами (сіре тіло й короткі крила, чорне тіло та довгі крила).

Через порушення мітозу під час ембріонального розвитку іноді виникають «мозаїки», частину клітин яких несе один генотип, а друга частина — інший



Микола Іванович Вавілов (1887–1943) — радянський ботанік, генетик, селекціонер, організатор і керівник численних експедицій з вивчення рослинного покриву Землі, творець понад 300 сортів культурних рослин, засновник радянської школи вчених-рослинників, генетиків і селекціонерів

Генетика популяцій. Закон Харді–Вайнберга

У 1908 р. незалежно один від одного англійський математик Дж. Харді та німецький лікар В. Вайнберг сформулювали закон *Харді–Вайнберга*: за відсутності чинників, що змінюють концентрації алелів у популяції, співвідношення частот алелів і частот генотипів зберігаються в подальших поколіннях. Якщо ж співвідношення частот алелів виводиться з рівноваги, а потім тимчасова дія, яка викликала цю зміну, припиняється, популяція переходить на новий рівноважний рівень.

Рівноважні частоти генотипів задаються добутками частот відповідних алелів. Якщо є два алелі A і a, то частоти можливих генотипів описуються рівнянням:

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

A a AA Aa aa

де p – частота алеля A, q – частота алеля a.

Закон Харді–Вайнберга дозволяє обчислити частоти алелів і генотипів у випадках, коли не всі генотипи можуть бути ідентифіковані через домінантність деяких алелів.

Наприклад, частота рецесивних гомозигот aa за визначенням локусом $q^2 = 0,01$. Звідси частота рецесивного алеля a: $q = \sqrt{0,01} = 0,1$. Звідси випливає, що частота домінантного алеля A: $p = 1 - q = 1 - 0,1 = 0,9$. Частота домінантних гомозигот AA: $p^2 = 0,9^2 = 0,81$; частота гетерозигот Aa: $2pq = 2 \times 0,9 \times 0,1 = 0,18$.

Закон Харді–Вайнберга справедливий за відсутності чинників, що міняють концентрації алелів, – добору, міграцій, мутацій, дрейфу генів.

Задачі з генетики

Моногібридне схрещування

- Біла масть тонкорунних овець домінує над чорною. Підозрюється, що серед тонкорунних баранів є особини, гетерозиготні за мастью. Чи можна встановити це, якщо є декілька чорних маток?

Розв'язання.

A – біла масть; a – чорна масть.

Установити генотип домінантної за фенотипом особини можна за допомогою аналізуючого схрещування. Для цього досліджувану особину треба скрестити з рецесивною гомозиготою. Можливі два варіанти – досліджувана особина гомозиготна або гетерозиготна:

- | | |
|---------------|---------------|
| 1) Р: AA × aa | 2) Р: Aa × aa |
| G: A; a | G: A, a; a |
| F1: Aa | F1: Aa; aa |

Якщо все потомство одноманітне, то досліджувана особина гомозиготна (відповідно до першого закону Менделя), якщо ж серед нащадків є особини з рецесивним фенотипом, досліджувана особина гетерозиготна.

Відповідь: установити генотип білих баранів можна, скрестивши їх із чорними матками.

- У курей коротконогість домінує над нормальнюю довжиною ніг. Внаслідок схрещування було отримано 362 курчати, з яких 89 мали нормальні ноги. Визначте генотипи батьків і потомства.

Розв'язання.

A – коротконогість; a – нормальні ноги.

Отримане розщеплення (362 – 89) : 89 відповідає розщепленню 3 : 1. Згідно з другим законом Менделя таке розщеплення отримуємо у разі схрещування двох гетерозиготних особин:

- P: Aa × Aa
G: A, a; A, a
F1: AA : 2Aa : aa

Видно, що 2/3 особин мають короткі ноги, як і батьки, а третина – нормальні.

Відповідь: генотип батьків гетерозиготний; серед нащадків 25 % – домінантні гомозиготи, 50 % – гетерозиготи, 25 % – рецесивні гомозиготи.

Дигібридне схрещування

1. Нормальний ріст у вівса домінує над гігантізмом, а ранньостиглість — над пізньостиглістю. Гени обох ознак містяться в різних парах хромосом. Які ознаки матимуть нащадки від схрещування гомозиготних рослин нормального пізньостиглого вівса з гіантськими ранньостиглими?

Розв'язання.

- A — нормальний ріст; a — гігантізм;
B — ранньостиглість; b — пізньостиглість.

$$P: \text{AAbb} \times \text{aabb}$$

$$G: \text{Ab; aB}$$

$$F_1: \text{AaBb}$$

Відповідь: усі гібриди будуть нормальними ранньостиглими рослинами за фенотипом, дигетерозиготними за фенотипом.

2. У томатів червоне забарвлення плодів домінує над жовтим; нормальній зріст рослини — над карликівством. Який відсоток карликових червоноплідних рослин можна очікувати від схрещування дигетерозиготних рослин?

Розв'язання.

- A — червоне забарвлення, a — жовте;
B — нормальній зріст, b — карликівство.

Генотип дигетерозиготних рослин — AaBb.

Генотип карликових червоноплідних рослин — A-bb (знак «—» — генотипний радикал, будь-якого з алелів).

	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

Співвідношення карликових червоноплідних рослин 3 : 13.

Відповідь: від даного схрещування очікується близько 19 % карликових червоноплідних рослин.

Зчеплене успадкування

1. У кроликів ген білої плямистості рецесивний по відношенню до гена неплямистого забарвлення, а ген довгої ангурської шерсті —

до гена короткошерсності. Обидва гени містяться в одній хромосомі на відстані 14 морганів. Гомозиготний за короткошерсністю плямистий кролик схрещений з гомозиготною ангурською неплямистою кролицею. Які фенотипи й у якому процентному співвідношенні повинні вийти від схрещування гібрида F1 з ангурською плямистою кролицею?

Розв'язання.

- A — неплямисте забарвлення; a — плямистість;
B — коротка шерсть; b — ангурська шерсть.

$$P: \text{♀ } \frac{\text{Ab}}{\text{Ab}} \times \text{♂ } \frac{\text{aB}}{\text{aB}}$$

$$G: \frac{\text{Ab; aB}}{\text{Ab; aB}}$$

$$F_1: \frac{\text{Ab}}{\text{aB}}$$

$$P_1: \frac{\text{ab}}{\text{ab}} \times \text{♂ } \frac{\text{Ab}}{\text{aB}}$$

$$G: \frac{\text{♀ ab; ♂ некросоверні — Ab, aB (по 43\%)}}{\text{♀ ab; ♂ кросоверні AB, ab (по 7\%)}}$$

$$F_2: \frac{\text{Ab}}{\text{ab}} (43\%); \frac{\text{aB}}{\text{ab}} (43\%); \frac{\text{AB}}{\text{ab}} (7\%); \frac{\text{ab}}{\text{ab}} (7\%)$$

У 86 % мейозів утворюватимуться гамети Ab і aB, у 14 % — гамети AB (7%) і ab (7%).

Відповідь: вийде 43 % неплямистих ангурських, 43 % плямистих короткошерсних, 7 % неплямистих короткошерсних і 7 % плямистих ангурських кроликів.

2. У людини локус резус-фактора зчеплений з локусом, що визначає форму еритроцитів, і знаходиться від нього на відстані 3 морганів. Резус-позитивність і еліптоцитоз (еліптична форма еритроцитів) визначаються домінантними аутосомними генами. Батько гетерозиготний за обома ознаками, причому резус-позитивність він успадкував від одного батька, а еліптоцитоз — від іншого. Мати резус-негативна та її еритроцити нормальної форми. Які діти й з якою ймовірністю можуть народитися в цій сім'ї?

Розв'язання.

Оскільки гени резус-позитивності (A) й еліптоцитозу (B) чоловік успадкував від різних батьків, його хромосоми будуть

такими: $Ab \parallel aB$. У 97 % мейозу утворюватимуться гамети $Ab \parallel ab$, у 3 % – AB (1,5 %) і ab (1,5 %).

Імовірність появи генотипів:

$Aabb = 48,5\%$; $AaBb = 1,5\%$;
 $aaBb = 48,5\%$; $abb = 1,5\%$.

Відповідь: імовірність народження дітей:

резус-позитивна, нормальні форма еритроцитів – 48,5 %;

резус-негативна, еліптоцитоз – 48,5 %;

резус-позитивна, еліптоцитоз – 1,5 %;

резус-негативна, нормальні форма еритроцитів – 1,5 %.

Взаємодія неалельних генів

1. Людина має декілька форм короткозорості: помірну форму (від -2 до -4 Д) і високу (понад -5 Д). Вони передаються як домінантні незчеплені ознаки. Треба мати на увазі, що у людей, які мають гени обох форм короткозорості, виявляється тільки висока. Яке потомство можна очікувати від шлюбу гетерозиготного за обома ознаками чоловіка із жінкою, що має нормальній зір?

Розв'язання.

A – короткозорість; a – нормальній зір;

B – короткозорість; b – нормальній зір.

P: $\text{♀ } aabb \times \text{♂ } AaBb$

G: ab ; AB , Ab , aB , ab

F1: $AaBb$; $Aabb$; $aaBb$; $aabb$

Відповідь: у 1/4 нащадків буде важка форма короткозорості, у 2/4 – середня і 1/4 нащадки з нормальним зором.

2. Нормальний слух у людини контролюється двома домінантними генами, один з яких відповідає за нормальний розвиток слухового нерва, а другий – за нормальний розвиток завитки. Двоє глухонімих одружуються. У них народжуються двоє дітей з нормальним слухом і одна глухоніма. Визначте генотипи батьків.

Розв'язання.

Оскільки у глухонімих батьків народилися і нормальні, і глухонімі діти, генотипи батьків $aaBb$ і $Aabb$. Якби в одного з батьків були два домінантні гени ($A-B-$), то він не був би глухонім.

мим, а якби в одного з батьків не було домінантних генів ($aabb$), то в них би не було дітей з нормальним слухом.

Відповідь: $aaBb$ і $Aabb$.

Успадкування, зчеплене зі статтю

1. У людини альбінізм зумовлений аутосомним рецесивним геном. Атрофія зорового нерва передається як зчеплена з Х-хромосомою рецесивна ознака. У подружньої пари, нормальній за обома ознаками, народився син з обома аномаліями. Визначте ймовірність народження сина, нормального за обома ознаками.

Розв'язання.

Оскільки подружжя має нормальній зір і пігментацію, то вони мають хоча б по одному домінантному гену в кожній з досліджуваних пар (у чоловіка є тільки один алель – який визначає нормальний зір). Отже, народження сина з обома аномаліями можливе тільки в тому випадку, якщо мати дигетерозиготна, а батько гетерозиготний за аутосомним геном. Тоді при народженні синів можливе утворення восьми різних генотипів, з яких три забезпечуватимуть нормальній зір і пігментацію.

A – нормальні пігментація; a – альбінізм;

X^B – нормальній нерв; X^b – атрофія.

P: $\text{♀ } AaX^B X^b \times \text{♂ } AaX^B Y$

G: AX^B , AX^b , aX^B , aX^b , AY , aX^B , aY

F1: $AaX^B Y$; $AaX^B Y$; $AA X^B Y$ (генотипи нормальні за обома ознаками синів)

Відповідь: ймовірність народження нормальніх за обома ознаками синів 3/8.

2. У людини алелі гемофілії та дальтонізму розташовуються в Х-хромосомі на відстані 10 морганід. Обидва гени рецесивні. Жінка, гетерозиготна за обома генами (причому алель гемофілії вона дістала від матері, а алель дальтонізму – від батька), одружується з нормальним за цими ознаками чоловіком. Визначте, яка ймовірність народження здорового сина та сина з обома аномаліями.

Розв'язання.

Генотип жінки $X^{Ab}X^aB$, оскільки рецесивні гени гемофілії та дальтонізму вона успадкувала від різних батьків. Генотип

чоловіка $X^{AB}Y$, оскільки він здоровий, а Y-хромосома не носить даних генів. Отже, у разі мейозу в жінки утворюватимуться гамети X^{Ab} і X^{aB} з частотою по 45 % кожна, і гамети X^{AB} і X^{ab} із частотою по 5 % кожна. Відповідно можливі генотипи синів:

$X^{Ab}Y = 45\%$;
 $X^{aB}Y = 45\%$;
 $X^{AB}Y = 5\%$;
 $X^{ab}Y = 5\%$.

Відповідь: імовірність народження здорового сина складає 5 %, імовірність народження сина з обома аномаліями — 5 %.

Популяційна генетика

- Частота резус-негативних людей у популяції — 16 %. Визначте генетичну структуру популяції, якщо відомо, що позитивний резус-фактор успадковується за аутосомно-домінантним типом.

Розв'язання.

Частота алеля $A(Rh^+)$ дорівнює p . Частота алеля $a(Rh^-)$ дорівнює q .

$$q^2 = 16\% = 0,16; \text{ тоді } q = 0,4;$$

$$p + q = 1; \text{ тоді } p = 0,6; p^2 = 0,36; 2pq = 0,52.$$

Відповідь: частоти алелів: $Rh^+ = 60\%$, $Rh^- = 40\%$;

частоти генотипів: $AA = 36\%$, $Aa = 52\%$, $aa = 12\%$.

- У популяції частота людей з кучерявим волоссям складає 9 %. Визначте генетичну структуру популяції.

Розв'язання.

Припустимо, що ген кучерявого волосся домінантний і має місце неповне домінування, тоді частота домінантних гомозигот AA дорівнює $p^2 = 0,09$. Отже:

$$p = \sqrt{0,09} = 0,3;$$

$$q = 1 - 0,3 = 0,7;$$

$$q^2 = 0,7 \cdot 0,7 = 0,49;$$

$$2pq = 2 \cdot 0,3 \cdot 0,7 = 0,42.$$

Відповідь: частоти алелів: кучерявого волосся — 30 %, прямого волосся — 70 %; частоти генотипів: кучеряве волосся — 9 %, хвилясте волосся — 42 %, пряме волосся — 49 %.

Селекція розробляє теорію та методи створення й удосконалення сортів рослин, порід тварин і штамів корисних мікроорганізмів.

Породою тварин і сортом рослин називають групу організмів, штучно виведених людиною, що характеризується спадково закріпленими морфологічними та фізіологічними особливостями. Штам — це група мікроорганізмів, що є нащадками однієї клітини (особини).

Історія селекції

Розвитку селекції передував процес одомашнення диких тварин, що почався понад 10 тис. років тому, коли людина відбирала з дикої природи організми на основі їх здатності жити в неволі. Згодом з їхнього потомства відбиралися особини, що мали виражені корисні для людини ознаки. На зміну одомашненню прийшов штучний добір за продуктивністю і функціями відтворення, стійкістю до екстремальних чинників середовища, хвороб тощо (див. с. 563). Масовий штучний добір проводився за фенотипними ознаками в популяціях рослин і тварин.

Існують дані, що окультурення рослин почалося близько 20 тис. років тому. Більшість видів культурних рослин і свійських тварин мають географічні центри походження.

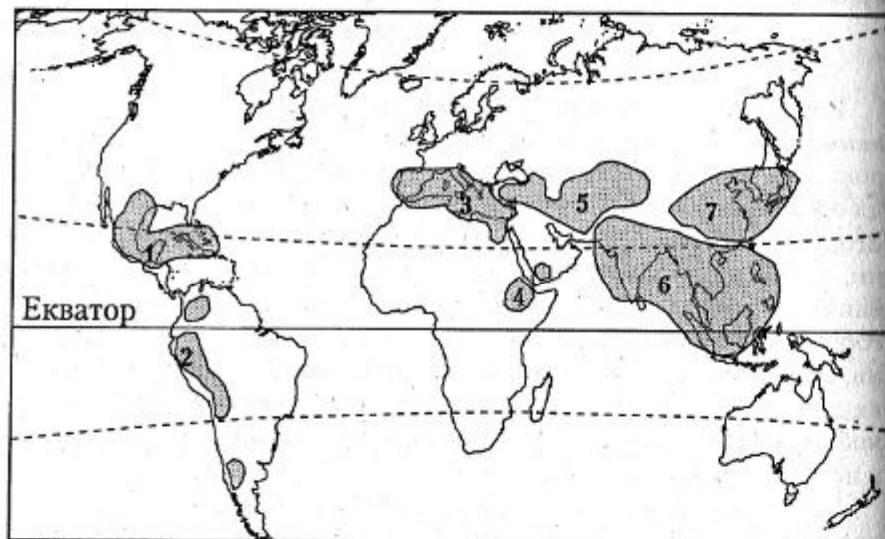
Основні центри походження культурних рослин були встановлені М. І. Вавиловим у 20—30-х рр. ХХ ст.

Південноазіатський тропічний (Індія, Індокитай, Південний Китай, острови Південно-Східної Азії): батьківщина рису, цукрової тростини, огірків, бананів.

Східноазіатський (Центральний і Східний Китай, Японія, Корея, Тайвань): батьківщина сої, гречки, редьки, яблуні, груші, сливи, шовковиці, проса.

Південно-Західноазіатський (Мала та Середня Азія, Кавказ, Близький Схід, Північно-Західна Індія, Західний Китай): батьківщина гороху, чечевиці, жита, ячменю, вівса, моркви, цибулі, бавовнику, льону, винограду, абрикосу, мигдалю, волоського горіха, цитрусових.

Середземноморський: батьківщина цукрового буряку, капусти, маслин, конюшини, люпину.



Центри походження культурних рослин (за М. І. Вавиловим): 1 — Центральноамериканський, 2 — Південноамериканський, 3 — Середземноморський, 4 — Абіссінський, 5 — Південно-Західноазіатський, 6 — Південноазіатський тропічний, 7 — Східноазіатський

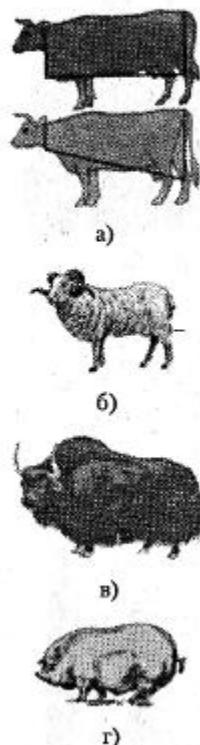
Абіссінський (Північно-Східна Африка, Абіссінське нагір'я, Аравійський півострів): батьківщина твердої пшениці, сорго, кави.

Центральноамериканський: батьківщина курурудзи, червоного перцю, квасолі, гарбуза, тютюну, какао.

Південоамериканський (Андійський): батьківщина картоплі, томатів, арахісу, ананасу.

Однією з перших тварин, приручених близько 15 тис. років тому в Євразії, був собака. Його предком були деякі види вовків. Нині існує близько 400 порід собак, яких поділяють на службових, мисливських і декоративних. Набагато пізніше, 5 тис. років тому, в Єгипті для захисту запасів їжі від мишей приручили кішку. Вівці та кози були одомашнені 10 тис. років тому в Середземномор'ї та на Кавказі заради молока, м'яса та вовни. Їхніми предками були архари, муфлони та гірські кози. Предком коня були тарпани, які жили в Європі та Середній Азії, повністю винищенню людиною в дев'ятнадцятому столітті. Кінь Пржевальського, який раніше вважався предком свійського коня, як виявилось, не є таким, оскільки має інший хромосомний набір. Дикий бик — тур, який жив у Євразії і є предком свійської корови, також був винищений, останнього бачили й відрazu ж убили в Польщі в 1627 р. Його приручили 4 тис. років тому в Греції. Дикий свиню приручили в Євразії близько 7 тис. років тому, а свійські кури походять від банківських і червоних курей, одомашнених в Азії 5 тис. років тому. В Америці 2 тис. років тому були приручені індички. В Азії 4 тис. років тому приручили гусей і качок.

На початок XIX ст. було накопичено достатню кількість наукових фактів і даних із селекції організмів, щоб перейти від масового добору до індивідуального. *Індивідуальний добір* ґрунтується на аналізі потомства, внутрішньої будови, особливостей функціонування організмів.



Селекція тварин:
а) м'ясний і молочний напрям у селекції рогатої худоби, б) архаромерінос, в) як, г) свиноматка йоркширської породи



Гетерозис із продуктивності кукурудзи:
а), в) батьківські лінії, б) гібрид



Селекція пшениці: а) дика диплоїдна пшениця *Triticum searsii* ($2n = 14$), б) тетраплоїдна пшениця *T. turgidum* ($2n = 28$), в) гексаплоїдна пшениця *T. aestivum* ($2n = 42$)

Методи селекції

Гетерозис. Явище гетерозису полягає у вищій життєздатності та продуктивності гібридів першого покоління порівняно зі схрещуваннями батьківськими формами. Саме відкриття гетерозису визначило нову категорію селекції — створення високопродуктивних тварин і рослин. Існують такі гіпотези, що пояснюють явище гетерозису:

— *гіпотеза домінування* припускає, що в першому поколінні число домінантних генів, отриманих від батьків, подвоюється, і це сприяє дії на потомство;

— *гіпотеза наддомінування* визнає, що гетерозиготний стан (Aa) дає перевагу над гомозиготним (AA);

— *гіпотеза компенсаційного комплексу генів* припускає сприятливу дію мутацій у разі схрещування з нормальними гомозиготними рецесивними особинами.

Етапи одержання гетерозисних гібридів включають:

— багаторазове самозапилення рослин і отримання інbredних ліній, гомозиготних за переважною кількістю генів;

— оцінка отриманих видів за їхньою здатністю до гетерозису;

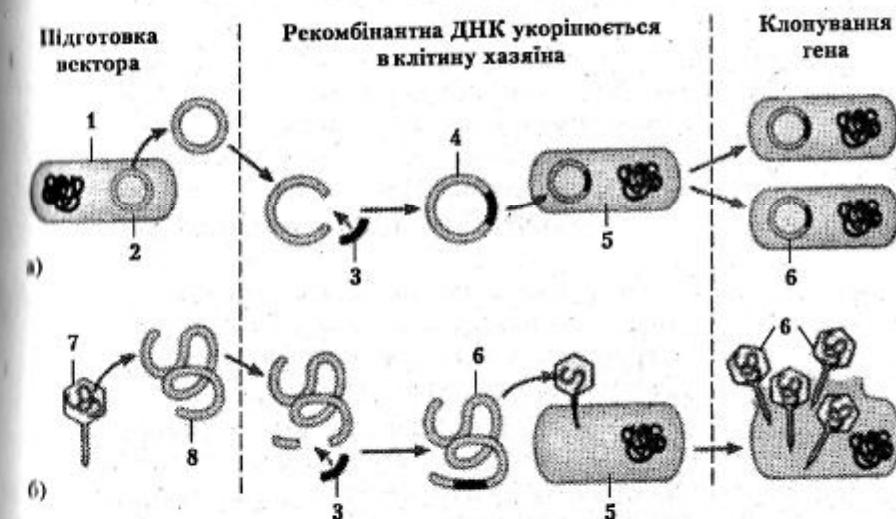
— отримання гібридів як основного результату селекції на використання гетерозису.

Поліплоїдія. Багато рослин-поліплоїдів відзначаються підвищеною продуктивністю і стійкістю до умов середовища. Так, тверда пшениця, що обробляється сьогодні на полях усього світу, становить собою *тетраплоїд* (геном представлений 28 хромосомами замість семи, як у дикорослого предка). Збільшення кратності набору хромосом також дозволяє подолати стерильність у міжвидових гібридів.

Віддалена гібридизація тісно пов'язана з поліплоїдією, оскільки одержані гібриди несуть у собі хромосоми батьківських особин, що належать до різних видів або навіть родів, і поєднують їхні цінні ознаки. Прикладом результату такої гібридизації може бути тритікале — цінна сільськогосподарська культура, гібрид пшениці та жита, що містить у геномі 42 хромосоми. Мул і лошак також отримані методом віддаленої гібридизації. Вони стерильні, що пов'язано з порушенням менозу, оскільки у міжвидових гібридів гамети виявляються нежиттєздатними.

Клітинна інженерія. Це культивування та гібридизація соматичних клітин на спеціалізованих ноживних середовищах.

Одним з напрямів клітинної інженерії є *клонування*. Клоном називають особину або сукупність клітин, отриману від вихідного організму нестатевим шляхом. Оскільки соматичні клітини



Клонування генів з використанням а) бактерій, б) вірусів: 1 — бактерія; 2 — плазміда (див. с. 183); 3 — чужорідний ген; 4 — рекомбінантна плазміда; 5 — клітина хазяїна; 6 — рекомбінантна ДНК; 7 — вірус; 8 — вірусна ДНК

містять усю необхідну для життя генетичну інформацію, це дає можливість отримувати від цінних за своїми якостями особин необмежену кількість нащадків і може вирішити проблему донорських органів.

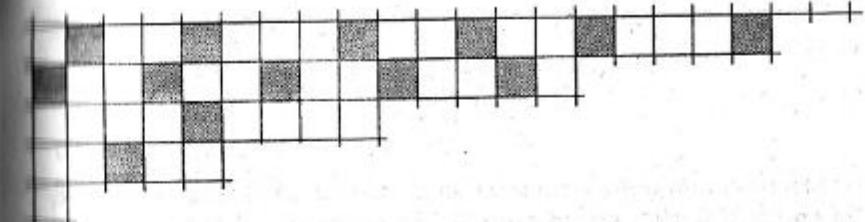
Експериментальний мутагенез. Сорти рослин і штами мікроорганізмів виводяться під дією фізичних і хімічних мутагенів. Таким методом був виведений високопродуктивний сорт пшениці «Новосибірська-67», і мікроорганізми, що продукують певні ферменти.

Генна інженерія. Це штучне перенесення генів від одного виду живих організмів до іншого (*трансгенез*). Одним з найефективніших способів трансгенезу є перенесення генів за допомогою вірусів, оскільки віруси мають природні механізми проникнення й активації генів, що приносяться в клітину.

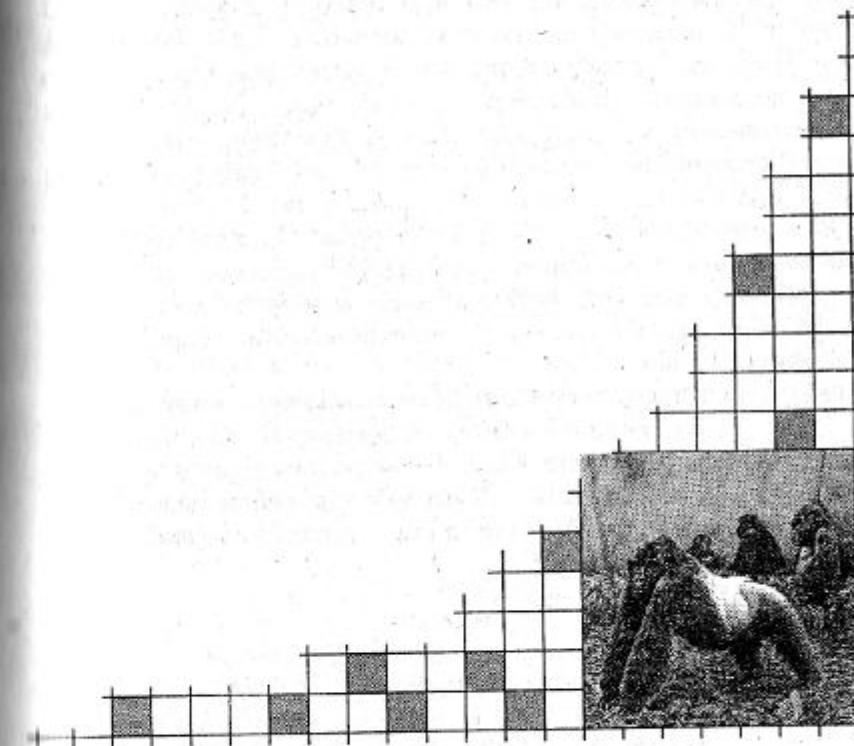
Основні етапи трансгенезу включають:

- виділення з клітин тих генів, які намічені для перенесення;
- створення спеціальних генетичних конструкцій — *векторів*, які складаються з гена, який переноситься, і його промотора;
- впровадження генетичного вектора в клітину-мішень, а потім в її геном;
- культивування генетично модифікованих клітин.

Генна інженерія вже багато що дала людству, а перспективи, які відкриваються перед нею, перевершують найсміливіші прогнози в науково-фантастичних романах. Наприклад, після ідентифікації гена, який відповідає за продукцію інсуліну у людини, і розробки технологій роботи з генами стала можливою його трансфекція в геном кишкової палички (*Escherichia coli*). Культивування такої бактерії дозволило отримувати велику кількість інсуліну, життєво необхідного для хворих на цукровий діабет.



СИСТЕМА ОРГАНІЧНОГО СВІТУ



Дотепер описано понад 1,5 млн видів тварин, 0,3 млн видів рослин, близько 100 тис. видів грибів. За оцінками фахівців число видів, що живуть на Землі, може перевищувати 10 млн. Для збереження інформації про таку величезну різноманітність живі організми класифікують — об'єднують у групи, керуючись певними критеріями. Цим займається систематика — наука, яка вивчає й описує живі організми та встановлює родинні відношення між ними. Основне завдання сучасної систематики — збудувати природну систему органічного світу, тобто об'єднати філогенетично споріднені групи організмів на підставі еволюційної спорідненості особин, яка встановлюється за даними палеонтології, генетики, біохімії та інших наук.

Структурними одиницями системи є таксони. Для класифікації тварин використовуються такі основні таксони: *вид, рід, родина, ряд, клас, тип*. Для класифікації рослин — *вид, рід, родина, порядок, клас, відділ*. Усі таксони утворюють ієрархічну систему — кожний таксон включає таксони нижчого порядку: тип — класи, клас — ряди тощо. Вищим систематичним таксоном у системі живого світу вважається *царство*. Іноді вживається категорія *надцарство*. У цьому випадку всі живі організми групують у надцарство Прокаріоти та надцарство Еукаріоти. Прокаріоти представлені царством Дроб'янки, до яких належать бактерії та синьо-зелені водорості, що не мають клітинного ядра. До надцарства Еукаріотів належать царства Рослини, Тварини, Гриби.

У біології застосовується *бінарна номенклатура* виду, розроблена К. Ліннеєм. За правилами бінарної номенклатури кожний вид має називу латинською мовою, що включає родову та видову назви, наприклад димчастий леопард — *Felis nebulosa*, сейшельська пальма — *Lodoicea seychellarum*, бліда поганка — *Amanita phalloides*, кишкова паличка — *Escherichia coli*.

Віруси — неклітинні форми життя, які становлять автономні генетичні системи, нездатні до самостійного існування поза організмом або клітиною хазяїна, тобто є облігатними внутрішньоклітинними паразитами. Віруси займають прикордонне положення між живою та неживою матерією. Основні риси, що відрізняють віруси від живих організмів:

- відсутність клітинної будови;
- відсутність власної білоксинтезуючої системи;
- геном вірусів може бути представлений не лише ДНК, але й РНК;
- деякі віруси можуть формувати всередині клітини кристали.

Водночас, як і всі живі об'єкти, віруси здатні:

- до розмноження;
- успадкування ознак;
- генотипної та фенотипної мінливості;
- до адаптації щодо умов навколошнього середовища.

Будова вірусів

Зрілі вірусні частинки (*віріони*) складаються з нуклеїнової кислоти, яка оточена білковою або ліпопротеїновою (білок у комплексі з ліпідами) оболонкою.



Дмитро Йосипович Івановський (1864–1920) — російський фізіолог рослин і мікробіолог. У 1892 р. відкрив здатність збудника мозаїчної хвороби тютюну проходити через фільтри, які затримують бактерії. Пізніше для збудника був запропонований термін «вірус» (1899).

Нуклеїнова кислота вірусів має молекулярну масу від 10^6 до $2 \cdot 10^8$

До складу вірусів входить один із двох видів нуклеїнової кислоти — ДНК або РНК; ця ознака лежить в основі їхньої класифікації на *ДНК-вмісні* та *РНК-вмісні*. У свою чергу, обидві групи поділяють на *одноланцюгові* та *дволанцюгові*.

Білки є переважаючою в кількісному відношенні частиною вірусної частинки. Низькомолекулярні білки зв'язуються з нуклеїновою кислотою, утворюючи чохол — *капсид*. Багато вірусів мають ще одну оболонку, розташовану зовні капсида, — *пеплос*. Пеплос складається з високомолекулярних білків, організованих у вирости — *пепломери*, які слугують для розпізнавання клітин-мішеней. Крім білків до складу пеплоса входять ліпіди та вуглеводи. Білки капсида і пеплоса виконують такі функції:

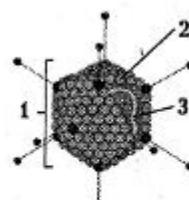
- 1) стабілізують і захищають нуклеїнову кислоту;
- 2) є ферментами, що беруть участь у відтворенні вірусної частинки;
- 3) розпізнають відповідну клітину-мішень.

Розмноження вірусів

Розмноження вірусів включає декілька етапів:

- 1) розпізнавання клітини-мішені та прикріплення до неї;
- 2) проникнення в клітину;
- 3) збирання вірусних частинок;
- 4) вихід з клітини.

У процесі еволюції кожний вид вірусу пристосувався до паразитування в клітинах певного типу. Вірус здатний розпізнавати білки, що розташовані на плазмалемі, за допомогою особли-



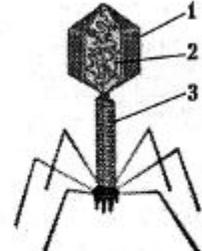
Аденовірус:
1 — капсид,
2 — білки капсида, 3 — ДНК

вих білків пеплоса або капсида. Віріон прикріплюється до поверхні клітини-мішені й проникає в цитоплазму. Далі вірус вивільняється від більків капсида; цей процес називається *депротеїнізацією*. Депротеїнізація в більшості випадків відбувається в цитоплазмі, хоча у деяких вірусів вона закінчується тільки в ядрі. Вивільнення нуклеїнової кислоти здійснюється за допомогою клітинних ферментів. Після цього вірус здатний до розмноження.

У *дволанцюгових ДНК-вмісних вірусів* (віруси віспи, герпесу, аденоівірус, бактеріофаг T4) нуклеїнова кислота транспортується в ядро клітини-мішені та починає репліцюватися клітинною ДНК-полімеразою. Одночасно клітинна РНК-полімераза здійснює транскрипцію, під час якої утворюються молекули вірусної РНК. Інформаційна РНК проникає в цитоплазму, зв'язується з рибосомами та починається процес трансляції, під час якого утворюється безліч копій вірусних білків. Клітина-хазяїн перетворюється на цьому етапі на фабрику з виробництва вірусних частинок, тоді як її власні білок-синтетичні процеси частково пригнічуються.

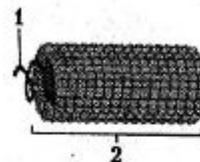
У більшості *одноланцюгових ДНК-вмісних вірусів* (парвовіруси) після депротеїнізації ДНК потрапляє в ядро, де за допомогою клітинної ДНК-полімерази добудовується комплементарний їй ланцюг. Після цього відбувається множинне копіювання нуклеїнової кислоти тим самим ферментом клітини-хазяїна та синтез іРНК клітинної РНК-полімеразою.

Дволанцюгові РНК-вмісні віруси (реовіруси) після проникнення в клітину використовують власну РНК-полімеразу для синтезу комплементарних РНК на кожному з утворених ланцюгів. Одні з них слугують інформаційними та беруть участь у процесах трансляції. Після

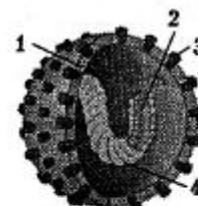


Бактеріофаг T4:
1 — капсид;
2 — ДНК;
3 — хвіст

Віруси, що врахають бактерій, називають бактеріофагами. Бактеріофаги можуть бути як ДНК-, так і РНК-вмісні. Геном бактеріофага T4, який паразитує в клітинах кишкової палички, представлений дволанцюговою ДНК, що кодує 30 ферментів і структурних білків



Вірус тютюнової мозаїки:
1 – РНК,
2 – капсид



Вірус грипу:
1 – пеплос, 2 – РНК, 3 – пепломер, 4 – капсид

завершення трансляції окремі ланцюжки РНК спіралізуються з утворенням вірусного геному.

У багатьох одноланцюгових РНК-вмісних вірусів (віруси сказу, везикулярного стоматиту, кору, грипу, вірус Ебола, вірус тютюнової мозаїки) геномна РНК є одночасно інформаційною. Після множинного копіювання вірусною РНК-полімеразою вона зв'язується з рибосомами і править за матрицю для синтезу вірусних білків.

Таким чином, у РНК-вмісних вірусів транскрипція і трансляція здійснюються в більшості випадків у цитоплазмі клітини-хазяїна і нуклеїнова кислота не проникає в ядро.

Особливу групу вірусів складають ретровіруси, багато з яких викликають пухлинний ріст інфікованих клітин тварин і людини. Їхній геном утворений двома молекулами РНК, які не закрученні в спіраль, а сполучені 5'-кінцями. Віруси цієї групи мають унікальний фермент — зворотну транскриптазу (*ревертазу*), яка здатна синтезувати ДНК на матриці РНК. Утворена дволанцюгова ДНК вбудовується в геном клітини, після чого вірус протягом тривалого часу ніяк не виявляється (у цьому стані його називають *провірусом*). Клітина може багато разів ділитися, передаючи чужорідну ДНК дочірнім поколінням. Певний зовнішній стимул запускає процес збирання вірусних частинок, призводячи до різкого розвитку хвороби.

Збирання вірусів відбувається різними способами. У вірусів, які мають пеплос, нуклеїнова кислота транспортується до плазматичної мембрани й огортається її фрагментом. Далі такі віруси відбуруньковуються, не порушуючи цілісності мембрани. Якщо вірус не має пеплоса, його вихід з клітини супроводжується пошкодженням плазмалеми.

Типи вірусних інфекцій

За характером і часом перебігу виділяють чотири типи вірусних інфекцій.

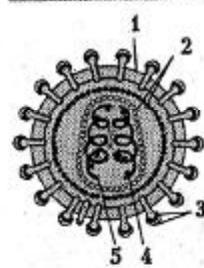
- 1) Гострі інфекції характеризуються швидким перебігом захворювання (грип, віспа, кір), що зумовлено високим рівнем продуктивності вірусу.
- 2) Латентні інфекції (герпес) характеризуються наявністю латентного (прихованого) періоду, протягом якого вірус перебуває у стані провірусу.
- 3) Хронічні інфекції (вірусний кон'юнктивіт) характеризуються постійною присутністю вірусу в клітинах організму в малій кількості.
- 4) Повільні інфекції, за яких латентний період триває багато років (до 10 років — СНІД).

Вірус імунодефіциту людини

Вірус імунодефіциту людини (ВІЛ) належить до родини ретровірусів, тобто має геном із двох молекул РНК, сполучених 5'-кінцями. Із РНК зв'язані білки капсида, а також ферменти (ревертаза). Зовні від капсида розташований пеплос.

У даний час виділяють два види ВІЛ — ВІЛ-1 і ВІЛ-2. Характерною особливістю вірусу є надзвичайно висока частота генетичної мінливості (у 10 тис. разів вища, ніж у вірусу грипу).

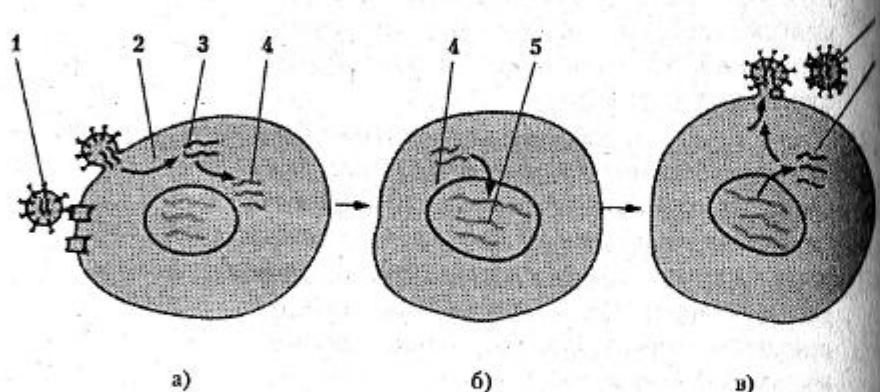
ВІЛ вражає переважно Т-лімфоцити, оскільки містить на своїй поверхні білок, який розпізнає специфічний receptor плазмалеми цих клітин. Цікаво, що люди, які мають мутацію в гені, котрій кодує receptor T-лімфоцитів (а таких за-



Вірус імунодефіциту людини:
1 – цеплос, 2 – білки капсида, 3 – глікопротеїни (цепломери), 4 – зворотна транскриптаза (ревертаза), 5 – РНК

ЦАРСТВО ДРОБ'ЯНКИ

різними оцінками 3–10 %), не сприйнятливі до вірусу. Встановлено також, що якщо ВІЛ не проникне в лімфоцит або макрофаг через 15 хв після потрапляння в кров, то віріон гине.



Інфікування Т-хелперних клітин вірусом імунодефіциту людини: а) вірус розпізнає клітину-мішень, вірусна РНК проїксає в клітину, за допомогою зворотної транскриптази синтезуються ДНК-копії вірусної РНК; б) інтеграція вірусної ДНК-копії в клітинний геном; в) виробництво вірусних частинок клітиною-хазяїном; 1 – вірус, 2 – клітина-мішень, 3 – вірусна РНК, 4 – ДНК-копія вірусної РНК, 5 – клітинний геном

Після проникнення ВІЛ у клітину починається процес його розмноження, характерний для ретровірусів; віріони, що утворилися, інфікують дедалі нові лімфоцити, не проявляючи себе клінічно (цей етап хвороби може тривати 3–5 років). Уражені клітини не здатні до нормальної імунної відповіді, що призводить до поступового розвитку *імунодефіцитного стану*, у разі якого організм людини не змозі боротися з іншими вірусами та хвороботворними бактеріями. Смерть настає в результаті множинних інфекцій, які вражають різні органи та тканини.

До царства Дроб'янки належать Бактерії та Ціанобактерії (синьо-зелені водорості). Представники цих відділів є *прокаріотами* – організмами, що не мають чітко диференційованого клітинного ядра. На відміну від них еукаріоти мають морфологічно оформлене ядро, відокремлене від цитоплазми мембраною. Існує ряд фундаментальних відмінностей у будові між клітинами про- та еукаріотів. Прокаріотична клітина має тільки одну внутрішню порожнину, оточену клітинною мембраною, відсутні мітохондрії, хлоропласти, ендоплазматична сітка, лізосоми, мікротільця та клітинний центр. Геном представлений *нуклеоїдом* – молекулою ДНК, замкненою в кільце.

Бактерії

Будова. За зовнішнім виглядом бактерії поділяють на такі групи.

Коки – бактерії сферичної форми: **монококи** – поодинокі бактерії сферичної форми; **диплококи** – сферичні бактерії, які після поділу створюють бінари; **тетракоки** – сферичні бактерії, які після поділу утворюють тетради; **стрептококи** – сферичні бактерії, які після поділу утворюють ланцюги; **стафілококи** – сферичні бактерії, які після поділу утворюють грана.

Бацили – бактерії паличкоподібної циліндричної форми.

Вібріони – бактерії, що мають форму ком.

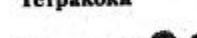
Монококи



Диплококи



Тетракоки



Стрептококи



Спірили та спірохети — бактерії, що мають форму спіралей.

Розміри бактеріальних клітин коливаються від 0,12 до 500 мкм. Зовні клітини покриті щільною оболонкою, на яку припадає до 50 % маси сухої речовини, основним компонентом якої є глікопротеїд муреїн. За будовою та хімічним складом клітинної оболонки бактерії поділяють на **грампозитивні** і **грамнегативні**. Бактеріальна клітина, яка втратила оболонку, гине або втрачає здатність до розмноження. Клітини деяких прокаріотів покриті зовні шаром слизу (слизовою капсуллою), що оберігає їх від висихання та зараження вірусами.

У багатьох бактерій є джгутики, призначені для руху в рідкому середовищі, які, проте, за будовою відрізняються від джгутиків еукаріотів. Клітинна мембрана бактерій утворює місцезві увігнутості (інвагінації) та складки, які беруть участь у процесах фотосинтезу, утворення клітинної оболонки, реплікації ДНК, поділу клітини, метаболізму. Найглибші інвагінації плазмалеми діс-



Стафілококи



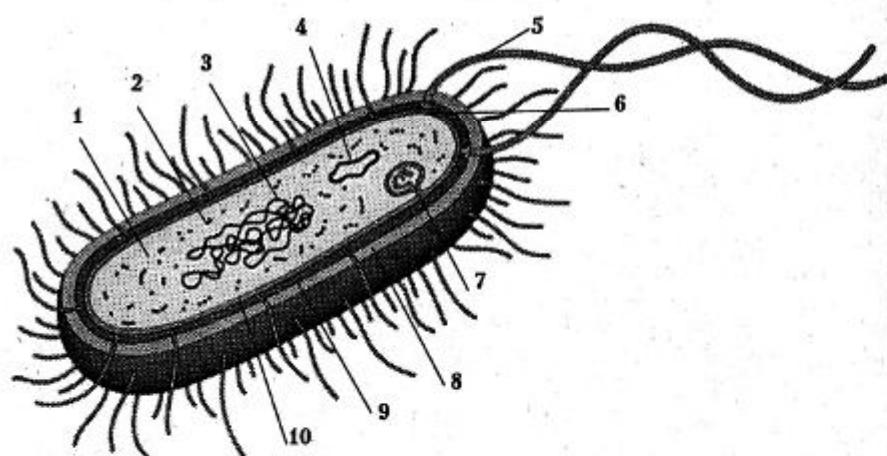
Бацилі



Спірили



Спірохети



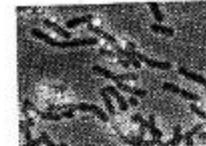
Будова бактеріальної клітини: 1 — цитоплазма, 2 — рибосома, 3 — нуклеоїд, 4 — плазміда, 5 — джгутик, 6 — основа джгутика, 7 — мезосома, 8 — слизова капсула, 9 — клітинна стінка, 10 — плазматична мембрана

тали назву мезосоми. Для фототрофних бактерій характерна наявність немембраних органел, що беруть участь у процесах фотосинтезу, — **хлоросом**, **фікобілісом** і **карбоксисом**. Оскільки бактерії не мають внутрішньоклітинних порожнин, органоїдів захоплення та перетравлювання їжі, травлення у бактерій відбувається поза клітиною. Травні ферменти виділяються назовні клітини, а органічні речовини всмоктуються всією поверхнею клітинної мембрани.

Крім кільцевої хромосоми (**нуклеоїду**) бактеріальна клітина містить ще особливі кільцеві молекули ДНК — **плазміди**. Плазміди здатні ділитися самостійно, незалежно від нуклеоїду, і мають велике значення для формування пристосувальних якостей.

Обмін речовин. За способом живлення бактерії поділяються на **авто- і гетеротрофі**. Гетеротрофи поділяються на **сапрофітів** і **паразитів** (облігатних і факультативних), а автотрофи на **фототрофів** і **хемотрофів**. Фотосинтез, який здійснюється автотрофними бактеріями, принципово відрізняється від фотосинтезу рослин (див. с. 89). Він відбувається в анаеробних умовах (зелені та пурпурні бактерії); кисень при цьому не виділяється. Як джерело протонів використовується не вода, а сірководень або інші речовини. Деякі бактерії здійснюють кисневий фотосинтез (цианобактерії), а інші (галофільні архебактерії) здійснюють його без участі **бактеріохлорофілу**, за допомогою особливого білка — **бактеріородопсину**. Хемосинтетичні бактерії (хемотрофи) використовують для синтезу органічних речовин енергію, що добувається внаслідок окиснення органічних і неорганічних сполук (H_2S , NH^3 , NO_2 , CO , H_2 та ін.).

За способом дихання (окиснення органічних речовин) бактерії поділяються на **аеробні** й **анаеробні**. Безкисневе окиснення називається

Фотосинтезуюча сірчана бактерія *Chlorobium limicola*

а)



б)

Анаеробні фотосинтезуючі сірчані бактерії:

а) *Chromatium okenii*, б) *Thiospirillum jenense*

Бактерії мають справді фантастичну здатність до відтворення собі подібних. За сприятливих умов одна бактерія може протягом двох-трьох діб утворити 1036 особин і заповнити своїми нащадками всю Землю. Проте реальна кількість поживних речовин обмежена, і подібна катастрофа людству не загрожує.

бродінням і відбувається у дві стадії. Найчастіше для цього використовується глюкоза. На першому етапі молекула глюкози розщеплюється на дві молекули піровиноградної кислоти, а на наступному піровиноградна кислота відновлюється до спирту, молочної кислоти, масляної кислоти, пропіонової кислоти, гліцеролу. Відповідно, таке бродіння називають спиртовим, молочнокислим, масляно-кислим тощо (див. с. 84–85). Аеробне окиснення у бактерій багато в чому подібне до такого в еукаріотів.

Утворення спор. Для багатьох паличкоподібних, зрідка сферичних, бактерій характерне утворення *спор*, яке відбувається, коли умови зовнішнього середовища стають несприятливими для нормального перебігу процесів життєдіяльності. Одна бактерія здатна утворити лише одну спору, тому спороутворення у бактерій є не актом розмноження, а способом пережити несприятливий період. Спори, що утворюються бактеріями, називаються *ендоспорами*, оскільки утворюються під клітинною мембрanoю з відокремленого фрагмента цитоплазми.

Розмноження. Основний спосіб розмноження бактерій — нестатевий. Оскільки бактерії є гаплоїдними організмами, то в них не зустрічається мейотичного поділу. Основними джерелами мінливості є мутації, *кон'югація* і *трансдукція*. Під час кон'югації здійснюється одностороннє перенесення частини генетичного матеріалу з клітини донора (батьківської) в клітину реципієнта (материнську). Статева диференціація зумовлюється *статевим F-чинником*, який визначає утворення у чоловічих особин осібливих волосків із каналцями, через які переноситься генетичний матеріал (див. малюнок на с. 107). Під час кон'югації F-чинник може переходити з клітини донора в клітину реципієнта — у цьому випадку відбувається зміна статі. Кон'югація

може відбуватися і між представниками різних видів, що приводить до появи міжвидових гіbridів. Трансдукція полягає в односторонньому перенесенні молекули ДНК або її фрагмента з клітини донора в клітину реципієнта за допомогою бактеріофагу.

Значення в природі та житті людини. Завдяки діяльності мікроорганізмів перебігають процеси деструкції та розкладу. Представники родів *Rizobium*, *Azotobacter* і *Bradyrhizobium* є ґрунтовими і бульбочковими бактеріями, здатними фіксувати молекулярний азот повітря.

Сучасні методи селекції та генетики мікроорганізмів дозволили знайти застосування бактеріям у вирішенні глобальних проблем людства, таких як нестача поживного білка і забруднення навколошнього середовища. Створені штами мікроорганізмів, які в промислових масштабах продукують білки, вітаміни, лікарські препарати, вакцини й інші необхідні людині речовини. Бактерія *Xanthomonas campestris* використовується для синтезу полісахаридів у промислових масштабах. Використання методів біологічного очищення є одним з найефективніших і недорогих способів утилізації відходів життедіяльності та виробництва.

Слід також показати шкоду, яка завдається бактеріями. Насамперед це патогенний вплив на здоров'я людини та тварин. Спірохети — збудники таких захворювань, як сифіліс (*Treponema pallidum*), лептоспіroz (*Leptospira interrogans*). Особливий інтерес являють собою бактерії *Bdellovibrio bacteriovorus*, які є внутрішньоклітинними облігатними паразитами інших бактерій. *Neisseria gonorrhoeae* є збудником гонореї, *N. meningitidis* — менінгіту, *Salmonella typhi* — черевного тифу, *Vibrio cholerae* — холери, *Haemophilus influenzae* — ангіни, *Rickettsia prowazekii* — висипного тифу, *Mycobacterium*



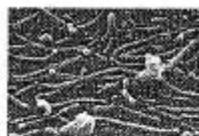
Паличкоподібна бактерія *Pseudomonas aeruginosa* викликає ряд серйозних захворювань рослин



Spirillum volutans викликає цвітіння води



Кишкова паличка *Escherichia coli*



Мікоплазми

tuberculosis — туберкульозу. Бактерія *Escherichia coli* живе в кишечнику людини та багатьох тварин, беручи участь у процесах травлення.

Мікоплазми — особлива група прокаріотів, позбавлених клітинної оболонки. Вони є найменшими клітинними організмами — розміри клітин коливаються в межах від 0,125 до 0,150 мкм (це лише в 1000 разів більше за атом Гідрогену); у клітині таких розмірів міститься всього близько 12 млн атомів. Мікоплазми є внутрішньоклітинними паразитами тварин і рослин, здатні викликати пневмонію та гострі респіраторні захворювання. Серед них зустрічаються сапрофітні форми.

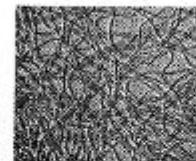
Ціанобактерії (синьо-зелені водорості)

Одноклітинні, колопіальні та багатоклітинні (нитчасті) організми, що включають близько 1000 видів. Містять хлорофіл *a*, каротиноїди та філокіліни, характерні для рослин. Розмножуються поділом, спорами та фрагментами ниток. Живуть у воді та на суходолі, входять до складу ґрунтових угруповань, планктону й бентосу, живуть у несприятливих умовах полосів, високогір'я та гарячих джерел з температурою до 80 °C. Часто вступають у симбіотичні зв'язки з іншими організмами. Деякі використовуються людиною в їжу (носток і спіруліна).

Ціанобактерії:
а) хлорокок,
б) осциляторія,
в) анабена



а)



б)



в)

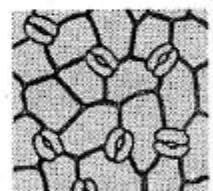
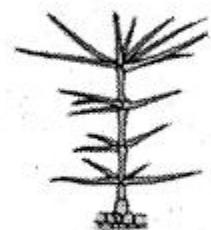
ЦАРСТВО РОСЛИНИ

ТКАНИНИ РОСЛИННОГО ОРГАНІЗМУ

Тканини — стійкі комплекси клітин, подібні за походженням, будовою та пристосовані до виконання однієї або декількох одинакових функцій. У рослинному організмі розрізняють такі типи тканин.

Твірні тканини (меристеми) складаються з дрібних молодих клітин, здатних багаторазово ділитися. У результаті диференціації клітин меристем утворюються інші тканини. За розташуванням у тілі рослини меристеми поділяють на *верхівкові* (апікальні), *бічні* (латеральні), *вставні* (інтеркалярні) і *раневі* (травматичні).

Покривні тканини забезпечують захист від негативних впливів навколошнього середовища (механічне пошкодження, дія хімічних і біологічних агентів) і регуляцію процесів обміну із зовнішнім середовищем. *Епідерма* — покривна тканина, що складається з одного шару живих клітин, головна функція якої — регуляція газообміну та транспірація. Вона часто покрита щільним нальотом — *кутикулою*, яка залежно від вологості змінює свою проникність для рідин і газів. Епідерма здатна утворювати вирости різноманітної форми — *трихоми*, що виконують захисну функцію. Трихоми формують покрив, що відбиває частину сонячних променів, зменшує нагрів і знижує транспірацію. *Перидерма* — багатошарова покривна тканина, що складається з шару меристемних клітин з потовщеними восковими стінками, які

Епідерміс
з продихами

Трихома



Коленхіма

перешкоджають проникненню або втраті води. **Корок** — тканина, яка утворюється в результаті багаторазового закладання нових прошарків перидерми, що захищає рослини від механічних ушкоджень, різкої зміни температур, поїдання тваринами.

Механічні тканини виконують функцію скелета. Особливістю будови клітин є міцна потовщення оболонка. Механічні тканини поділяються на два типи. **Коленхімні** — живі, з неоднаково потовщеними стінками, які здатні до росту і виконують функцію тільки в стані тургору. **Склеренхімні** — з рівномірно потовщеними стінками, що виконують функцію після відмиралня клітини.

Провідні тканини забезпечують транспорт речовин між надземними та підземними частинами рослини, а також здійснюють взаємозв'язок між усіма частинами рослини. **Флоема** забезпечує низхідний потік речовин від листків до кореня. **Ксилема** здійснює транспорт води та розчинених у ній речовин від кореня до надземних частин рослини. Як правило, флоема і ксилема розташовані поряд і становлять складний комплекс провідних і механічних елементів, які утворюють *провідні пучки*. Провідними елементами ксилеми є *трахеїди* та *судини*, які являють собою перфоровані оболонки клітин з відмерлим протопластом. Провідним елементом флоеми є *цитоподібні трубки з клітинами-супутницями*. Транспорт по флоемі здійснюється за рахунок ситоподібних трубок, які представлені без'ядерними живими клітинами; клітини-супутниці мають ядро та підтримують життєдіяльність ситоподібних трубок. Провідні пучки розділяють на *відкриті*, в яких флоема та ксилема розділені твірною тканиною — *камбієм*, і *закриті*, в яких камбій відсутній.

Нижче зазначені типи тканин часто об'єднують під назвою **основні**, або **паренхімні**.



Флоема: 1 — ситоподібні трубки, 2 — клітини-супутниці, 3 — паренхімні клітини, 4 — перфорація, 5 — плазмодесми

Асиміляційні тканини здійснюють фотосинтез. Вони складаються з однорідних паренхімних клітин. Іноді називаються **хлоренхім**.

Запасаючі тканини накопичують запасні речовини. До цього здатні всі клітини, але тільки тоді, коли запасаюча функція виходить на перше місце, тканину називають запасаючою.

Повітроносні тканини (аеренхіма) — різновид паренхіми з розвиненою системою міжклітинних повітроносних порожнин. Основна функція — поліпшення аерації, особливо у рослин, що живуть в умовах, де вона утруднена.

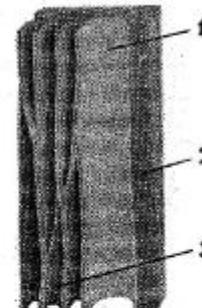
Всмоктуючі тканини забезпечують споживання води рослинним організмом. Найважливіша — **ризодерма**, що покриває поверхню молодих коренів.

Видільні тканини секретують різні речовини. Це можуть бути продукти життєдіяльності, отрути для захисту від поїдання, ферменти, речовини-приманки.

Передумови утворення тканин у процесі еволюції

У процесі еволюції утворення тканин у рослин було зумовлене переходом від водного способу життя до наземного. Освоєння суходолу поставило перед рослинами декілька завдань, вирішення яких було принципово важливим для виживання.

По-перше, в повітряному середовищі з незахищеної поверхні організму активно випаровується волога, тому, щоб запобігти висиханню, було обов'язковим утворення **покривних тканин**. Також збільшилася потреба в захисті від механічних ушкоджень і перепадів температур. У покривних тканинах виникли структури, здатні виробляти



Ксилема: 1 — судина, 2 — паренхімні клітини, 3 — трахеїди



Аренхіма



Залізисті волоски: а) кропиви, б) пеларгонії, в) розмарину

та регулювати обмін речовинами з навколошнім середовищем.

По-друге, у водному середовищі не так сильно, як на суходолі, діє сила тяжіння, тому навіть організми із значною масою тіла не зазнають потреби в структурах, які підтримують форму тіла. Проте на суші відсутність цих структур навіть за відносно невеликих розмірів організму призвела до його руйнування. Цим була зумовлена поява в організмі *механічних тканин*, що виконують функцію скелета.

По-третє, вихід на сушу привів до диференціації частин рослини на дві групи: одна частина спеціалізувалася на добуванні води з ґрунту, що привело до прикріпленого способу життя, друга – на здійсненні процесів фотосинтезу, що вимагало розміщення в повітряному середовищі. У результаті спеціалізації на виконанні однієї функції виникла потреба в утворенні структур, що забезпечують взаємозв'язок і обмін між різними частинами організму, що привело до появи *провідних тканин*.

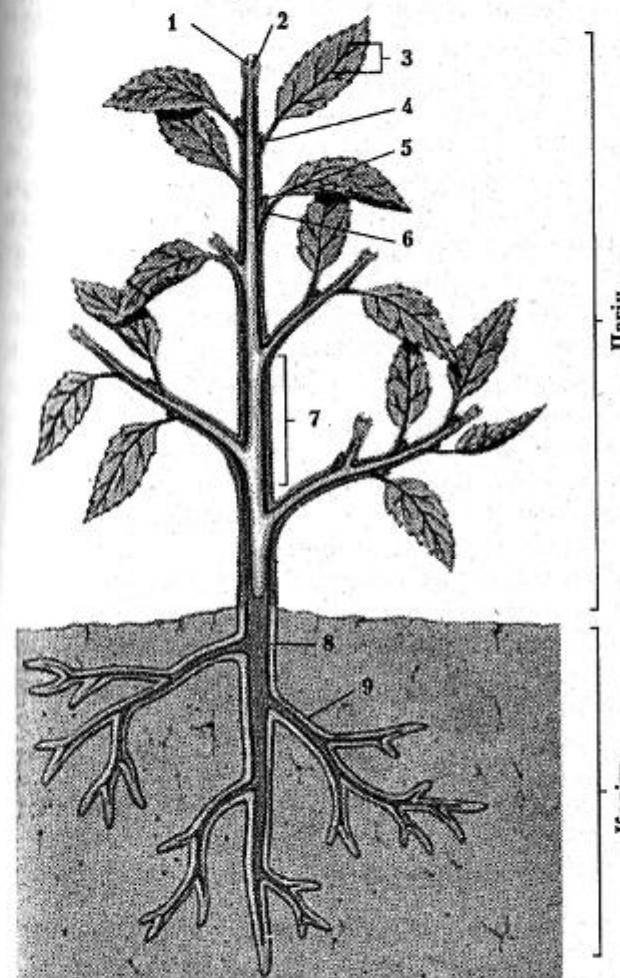
Подальший розвиток наземних форм вимагав дедалі більшого ускладнення будови, диференціації та спеціалізації частин рослинного організму.

ОРГАНИ РОСЛИН

Органи рослин поділяють на *вегетативні* та *генеративні*. До вегетативних органів відносять корінь, стебло, листок і бруньку, до генеративних – квітку. Квітка є генеративним органом покритонасінних рослин, у спорових це *спорангій*, у голонасінних – *шишка*.

Стебло є основним надземним органом вищих рослин. Він складається з осьової частини – стебла і розташованих на ньому листків і бруньок.

Листки є основними бічними вегетативними органами, розташованими на стеблі в певному порядку. Ділянка стебла, від якої відходить один або декілька листків, називається вузлом, ділянка стебла між двома сусідніми вузлами – *міжузлям*.



Будова рослини: 1 – апікальна меристема, 2 – верхівкова брунька, 3 – листок, 4 – черепашок, 5 – пазушна брунька, 6 – вузол, 7 – міжузля, 8 – головний корінь, 9 – бічні корені

**Брунька**

Брунька являє собою зачатковий пагін. Розрізняють вегетативні, генеративні та вегетативно-генеративні бруньки. **Вегетативні бруньки** складаються із зачаткового стебла та зачаткових листків, з них виростає стебло з листками та бруньками. **Генеративні бруньки** мають зачаток суцвіття без зелених асимілюючих листків або поодиноку квітку — **бутон**. **Вегетативно-генеративні бруньки** містять зачатки суцвіття (квітки) та листків.

Бруньки розміщені на стеблі в певній послідовності й забезпечують тривале нарощання і галуження пагона. Нарощання пагона забезпечується **верхівковими бруньками**, розташованими на верхівці пагона. Галуження або утворення суцвіть відбувається за рахунок **пазушних бруньок**, розташованих над вузлами в пазухах листків. Зовнішні листки бруньок утворюють **луски**, що запобігають висиханню та механічному впливу. Розхожа думка про те, що луски захищають бруньку від замерзання, неправильна — температура всередині бруньки вища, ніж зовні, не більше ніж на 1–2 °С. Бруньки, захищені лусками, називаються **закритими**, незахищені — **відкритими**. Усередині бруньки розташована твірна тканина — **апікальна меристема**, активний поділ клітин якої забезпечує формування органів і тканин пагона.

Додаткові бруньки — бруньки, що утворюються на дорослих частинах пагона (стеблі, листку, додаткових коренях) з внутрішніх тканин без певної послідовності розташування. Будова додаткових бруньок аналогічна будові верхівкових і пазушних. Додаткові бруньки відіграють велику роль у вегетативному розмноженні рослин. З їхньою допомогою розмножуються такі рослини, як малина, осот, кульбаба, іван-чай. Пагони, що розвинулися з додаткових бруньок на коренях, називають **кореневими паростками**. Додаткові бруньки

Будова вегетативної бруньки (дуб):
1 — апікальна меристема, 2 — зачатки листків,
3 — брунькові луски, 4 — зачаткові бруньки



Будова генеративної бруньки (вишня): 1 — зачаток квітки,
2 — брунькові луски

на листках зустрічаються рідко; вони дають маленькі пагони з додатковими корінцями, які відпадають від листка та проростають.

Перетворення бруньки на пагін починається з розростання зачаткових листків і видовження міжвузлів. На місці зовнішніх лусок на поверхні пагона часто залишаються рубці — **брунькові кільця**, що позначають межі річних приrostів. У разі інтенсивного росту міжвузлів утворюється **подовжений пагін**, у разі загальмованого — **укорочений**. Укорочені пагони трав називають **розетковими**. У міру росту пагона брунька на його верхівці продовжує утворювати нові зачаткові листки, у пазухах яких закладаються нові **зачаткові бруньки**. У разі пошкодження або знищенні верхівкової бруньки ріст пагона в довжину припиняється (він може тільки трохи продовжуватися за рахунок розтягування міжвузлів).

У помірній зоні ріст рослин має періодичний сезонний характер. Час, що характеризується сприятливим для росту пагону кліматом, називається **вегетаційним періодом**. Пагони, що виросли з бруньки за один вегетаційний період, називають **річними пагонами**, або **річними приrostами**.

Сплячі бруньки — бруньки, що певний час перебувають у стані спокою, а потім дають нові річні пагони. За рахунок роботи цих бруньок нарощання стебла поновлюється після перерви. Сплячі бруньки — обов'язкова ознака вищих рослин. Бруньки, позбавлені періоду спокою і які розгортаються одночасно з ростом материнського пагона, називаються **бруньками збагачення**. Вони значно збільшують вегетативну масу та кількість суцвіть, є характернішими для однорічних трав, проте зустрічаються і в багаторічних рослинах, зокрема дерев'янистих. **Сплячі бруньки** перебувають довгий час (роки, іноді все життя рослини) у стані спокою. Стимулом для їхнього проростання



Додаткові бруньки і пагони (на листках у бегонії)



Сплячі бруньки (при основі стовбура берези)

є значне пошкодження або втрата частини рослини. Вони характерні для дерев'янистих форм.

Стебло

Стебло виконує опорну функцію і здійснює взаємозв'язок різних частин рослини.

Галуження і формування крони. Основні типи стебел — прямостоячі, виткі, повзучі, чілкі та розеткові.



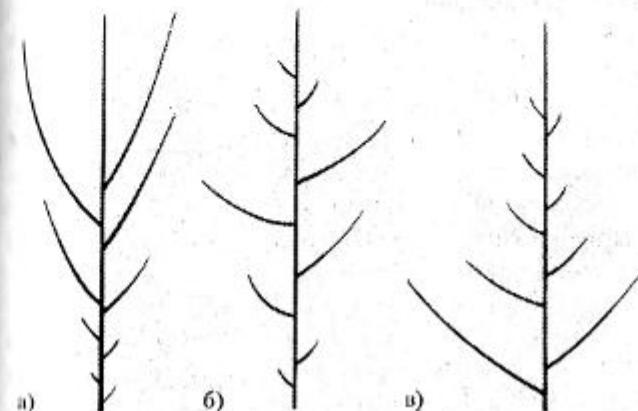
Типи стебел: а) витке (березка польова), б) прямостояче (медунка), в) повзуче (конюшина), г) чілке (переступець білий)

На відміну від виткого пагона, який обвиває опору, чілкий прикріпляється до неї, наприклад висиками, як виноград

За ступенем галуження стебла рослини умовно поділяються на **розгалужені**, **слабко розгалужені** і **дуже розгалужені**. Відсутність або мала кількість бічних гілок характерна для стародавніх форм папоротей і голонасінників, поширених у тропічній, рідше субтропічній, зонах. Серед квіткових до таких рослин належать більшість пальм, драцени, юки, алое, багато кактусів.

Крона таких рослин формується не бічними пагонами, а великими листками.

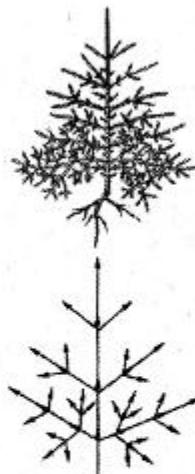
Залежно від розташування найсильніших бічних гілок на материнській осі розрізняють такі форми галуження, як акротонія і базитонія. Акротонія — розташування наймасивніших бічних гілок близче до верхівки материнського пагона (сосна, дуб, клен, волошка синя, волошка польова, ромашка аптечна). Базитонія — розташування масивних бічних гілок у нижній частині материнського пагона (кущі).



Форма галуження пагонів:
а) акротонія,
б) мезотонія,
в) базитонія

У дерев найдовші, добре освітлені пагони виконують фотосинтезуючу функцію і тому несуть на собі велику вегетативну масу листків. Квітки, навпаки, розташовуються всередині крони на вкорочених генеративних пагонах. У трав'янистих форм, які ведуть основну конкуренцію не за освітленість, а за запилювачів, вегетативні пагони укорочені (розеткові), а генеративні (які несуть квітки) подовжені, часто позбавлені фотосинтезуючих листків (стрілка).

Важливою характеристикою, що описує наростання пагонів, є система росту. У разі моноподіальної системи ріст рослини у висоту



Моноподіальна система пагонів у яліні



Симподіальна система пагонів у березі

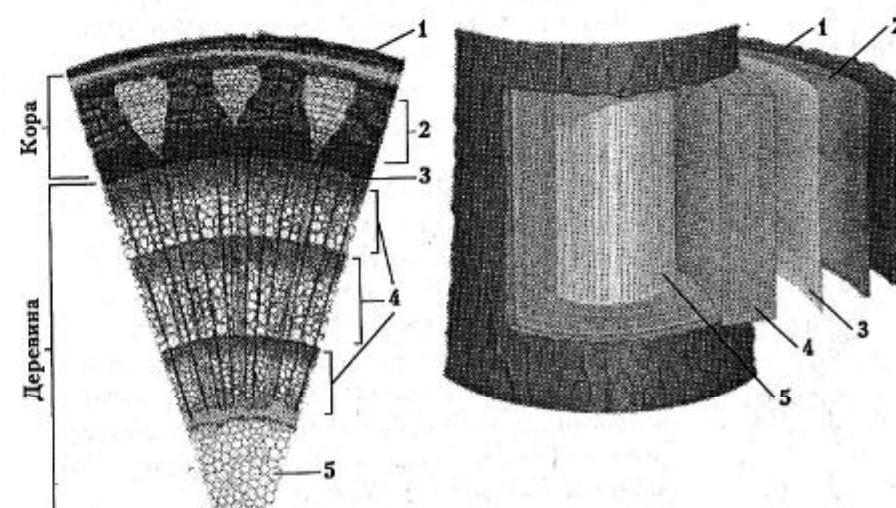
відбувається за рахунок верхівкової бруньки, розташованої на верхівці головного пагона — *пагона першого порядку*, і є результатом діяльності однієї тієї ж меристеми, що самооновлюється. Бічні пагони з пазушних бруньок, що з'являються на осі першого порядку, називаються *пагонами другого порядку*, на пагонах другого порядку — *пагонами третього порядку* і т. д. Пагони другого, третього та подальших порядків також нарощують моноподіально верхівковою брунькою. У голонасінних, за рідкісним винятком, моноподіальне нарощання зберігається впродовж усього життя. Листяні дерева з віком часто втрачають моноподіальність. Моноподіальність більш притаманна травам, ніж деревам і кущам.

У дерев і кущів частіше спостерігається *симподіальна система росту*. Перші декілька років ріст рослини відбувається моноподіально — за рахунок верхівкової бруньки осі першого порядку. Потім верхівкова брунька відмирає, і формування головного вертикального стовбура продовжується за рахунок найближчої бічної бруньки. Відбувається *перевершинення*: один з бічних пагонів починає рости швидше за інші, стаючи пагоном заміщення, який приймає напрям росту головного пагона і стає його продовженням. Подальше перевершинення відбувається щорічно, так що стовбур таких рослин є не моноподієм, а *симподієм* — складовою віссю. Пагони того ж порядку, що й пагін, який здійснив перевершинення, стають бічними пагонами (гілками), які теж нарощують симподіально. В одних видів відбувається чергування моноподіальної і симподіальної систем нарощання (береза). Для інших видів симподіальне нарощання обов'язково відбувається щороку (липа, купина).

Системи галуження поділяються на три типи залежно від кількості утворюваних бічних пагонів. *Монохазій* — тип галуження, за якого на

осі якогось порядку утворюється тільки одна вісь наступного порядку. *Дихазій* — тип галуження, за якого на осі якогось порядку утворюється тільки дві осі наступного порядку. *Плейохазій* — тип галуження, за якого на осі якогось порядку утворюється декілька осей наступного порядку.

Внутрішня будова стебла. Стебло деревних рослин помірних широт має таку будову: центральна частина стебла зайнята деревиною, далі йде тонкий прошарок твірної тканини — *камбій*, зовні розташовується *кора*.



Внутрішня будова стебла деревної рослини: 1 — корок, 2 — луб, 3 — камбій, 4 — річні кільця деревини, 5 — серцевина

Головна маса деревини представлена відмерлими клітинами: *судинами* та *трахеїдами*, що виконують провідну функцію, і різними видами склеренхімних (механічних) клітин. Також до складу деревини входять паренхімні клітини, їх особливо багато в центральній частині, де

Стебло однодольних рослин позбавлене камбію і тому не здатне нарости в товщину

вони утворюють **серцевину**. Співвідношення клітин визначає фізико-механічні та хімічні властивості деревини.

Камбій є тонким прошарком бічної (латеральної) меристеми, у результаті поділу та диференціації клітин якої відбувається нарощування стебла в товщину. У помірній зоні діяльність камбію залежить від сезонних змін клімату. Свою роботу камбій здійснює протягом вегетативного періоду, а взимку його діяльність припиняється. Річні кільця на зрізі стовбура показують приrost за кожний вегетативний період. Товщина приросту залежить від умов середовища того чи іншого року.

Кора включає два відділи — **корок** і **луб**. Луб прилягає до камбію, складається із ситоподібних елементів, паренхімних клітин і лубових волокон, які є механічною тканиною і виконують опорну функцію. Корок розташований ззовні, утворюється в результаті багаторазового закладання прошарків перидерми та виконує захисну функцію. Наявність тріщин на поверхні корка пояснюється тим, що майже всі його клітини мертві і не здатні розтягуватися під час потовщення стебла.

Транспорт води і розчинених в ній речовин від коренів до листків здійснюється провідними елементами деревини (**ксилема**), а транспорт продуктів асиміляції від листків до коренів — провідними елементами лубу (**флоема**).

Утворюючи **проводні пучки**, флоема і ксилема завжди розподіляються в певному порядку щодо інших структур стебла. Ксилема відкладається всередину від камбію і входить до складу деревини, а флоема розташована ззовні від камбію і входить до складу лубу.

Видозмінні пагонів.

Каудекс — потовщена основа пагона, що містить запасні речовини і несе бруньки відновлення. Разом із коренем є зимуючою частиною рослинни.

Відрізняється від кореневища тим, що не відмирає на старішому (проксимальному) кінці, оскільки переходить у головний корінь разом з яким розростається з року в рік. Характерний для багаторічних трав.

Кореневище (ризомом) — довговічний підземний пагін, як правило, з горизонтальним напрямом росту. Виконує функцію оновлення, запасання, вегетативного розмноження. Зазвичай має чітко виражену метамерну будову, від кореня відрізняється наявністю вузлів, міжвузлів, бруньок, видозмінених лукоподібних листків. У міру нарощування верхівки протилежний кінець поступово відмирає. У більшості випадків формує додаткові корені.



Каудекс конвоїнії гірської



Кореневище медунки неясної

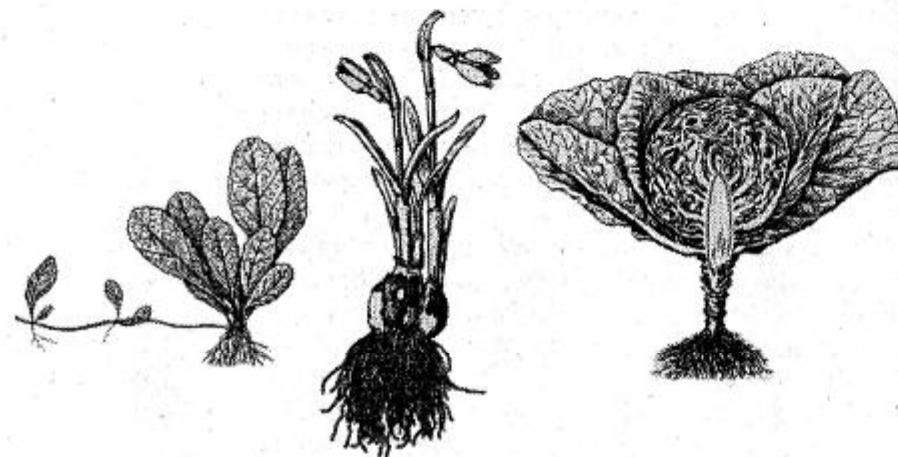


Підземні столони з бульбами у картоплі

Підземні столони та бульби формуються з бруньок, що знаходяться на рівні ґрунту або в ґрунті. Бічні пагони, що ростуть з цих бруньок, — **столони** — розташовуються в ґрунті; до кінця вегетативного періоду в їхній верхівковій частині відкладаються запасні речовини і утворюється **бульба**. Поряд із бульбою формується

система додаткових коренів. Бульба являє собою видозмінений укорочений пагін, на його поверхні знаходяться бруньки, розташовані в пазухах лускових листків, — *вічка*. З вічок на початку наступного вегетативного періоду починають формуватися нові надземні пагони.

Надземні столони виконують функцію вегетативного розмноження і переселення. Коли столон досягає певної довжини, на його верхівці формується дочірня особина, що складається з додаткових коренів і укороченого розеткового пагона. Якщо столон позбавлений фотосинтезуючих листків і має довгі міжузля, його називають *вус*.



Надземні столони жи-
вучки повзучої

Цибулина білого
проліску

Качан капусти

Цибулина — орган вегетативного розмноження і відновлення, є підземним (зрідка надземним) пагоном з короткою уплощеною віссю і лускоподібними, м'ясистими, соковитими листками, які виконують захисну і запасаючу функції. З верхівкових і пазушних бруньок формуються надземні пагони, а з основи — додаткові корені.

Перетворення надземних пагонів, як правило, пов'язані з функціями запасання та захисту. Потовщення стебла або листків для запасання води характерні для рослин посушливого клімату. Качан є одним з небагатьох прикладів перетворень бруньки і пристосований до накопичення води.

Утворення *колоючок* з листків, прилистків, пагонів або шпильок з виростів покривної тканини захищає рослину від поїдання тваринами та зменшує площу транспірації.

Корінь

Корінь — основний вегетативний орган рослини, що виконує функцію всмоктування води з ґрунту і фіксацію рослини, здатний невизначено довго рости в довжину завдяки діяльності апікальної меристеми. Основною відмінністю кореня від пагона є те, що на корені ніколи не утворюється листків.

Зони кореня. Кінчик кореня прикритий захисним утвором — **кореневим чохликом**. Кореневий чохлик захищає ніжні клітини меристеми зони поділу від механічного ушкодження частинками ґрунту під час росту. Він складається із живих клітин, які постійно злущуються і продукують слиз, який зволожує ґрунт і полегшує просування кореня. Утворення клітин чохлика забезпечується роботою апікальної меристеми. У клітинах центральної частини чохлика містяться крохмальні зерна, що виконують роль органа рівноваги та забезпечують **позитивний геотропізм кореня**.

Під чохликом розташовується зона поділу, товщина якої, як правило, не перевищує 1 мм. У цій зоні розташовуються клітини апікальної меристеми, які діляться й утворюють усі інші клітини та тканини кореня.

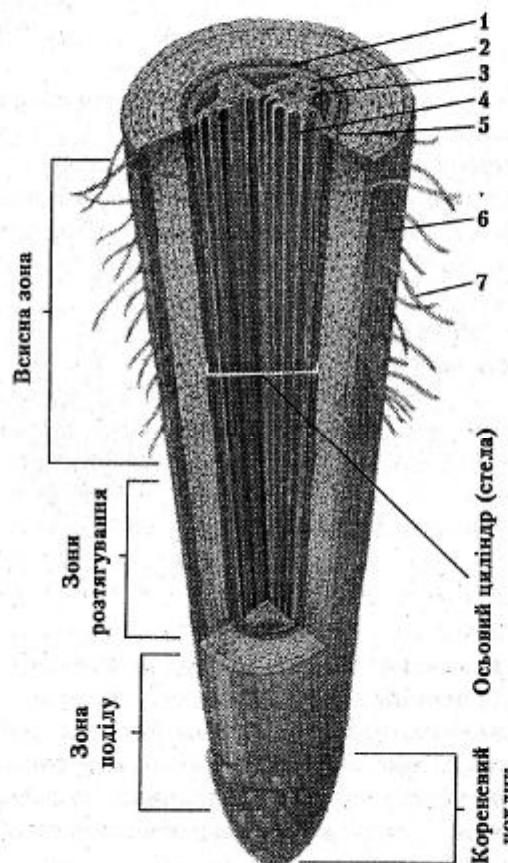
Позитивний геотропізм означає, що корінь росте вниз (у бік земного тяжіння). На відміну від кореня стебло має **негативний геотропізм**, тобто росте вгору

Далі розташована зона розтягування. Поділ клітин у цій зоні майже припинений, вони дуже розтягаються в подовжньому напрямі за рахунок збільшення вакуолей.

На поверхні клітин у всисній зоні утворюється безліч кореневих волосків, які є виростами клітин, проникають у ґрунт і виконують функцію всмоктування води. Тканина, на поверхні клітин якої є волоски, називається *ризодермою*.

Наступною йде провідна зона, позбавлена кореневих волосків. Вона покрита щіль-

Будова кореня:
1 — ендодерма, 2 — флоема, 3 — камбій, 4 — ксилема, 5 — екзодерма, 6 — ризодерма, 7 — кореневий волосок



ною твірною тканиною, яка захищає корінь,— *екзодермою*.

Внутрішня будова кореня. На поперечному зрізі кореня розрізняють два шари — *кору* і *стелу* (осьовий, або центральний, циліндр).

Внутрішній шар кори називається *ендодермою*. Оболонки клітин ендодерми непроникні для розчинів, тому вода і розчинені в ній речовини можуть пройти в стелу тільки по протопластах. Зовнішній шар кори — *екзодерма* — представлений шаром клітин, розташованих між ризодермою та ендодермою. Вона виконує провідну функцію, а після відмиріння ризодерми перетворюється на захисну покривну тканину.

Стела складається з твірної тканини, розташованої ззовні від провідних елементів флоеми та ксилеми. У голонасінних і дводольних рослин згодом між флоесмою і ксилемою виникає камбій, а екзодерма відмирає і заміщається перидермою.

Види коренів. Головний корінь утворюється із зародкового корінця і є продовженням стебла. Бічні корені виникають на головному (бічному, додатковому) корені вище за всисну зону, забезпечують галуження кореневої системи, збільшують всмоктучу поверхню і міцність фіксації рослини в ґрунті. Додаткові корені дуже різноманітні. Додаткові корені, на відміну від бічних, можуть утворюватися на стеблі, а у рослин з повзучим стеблом або кореневищем складати основу кореневої системи.

Кореневі системи поділяють на дві основні групи — *стрижневу* і *мичкувату*. Стрижнева коренева система характеризується добре розвиненим і помітним головним коренем. Мичкувата коренева система представлена численними *додатковими коренями*, головний корінь недорозвинений або відсутній. Зовнішні відмінності між мичкуватою



Кореневі системи:
а) стрижнева;
б) мичкувата:
1 — головний корінь, 2 — додаткові корені,
3 — бічні корені

і стрижневою системами можуть бути непомітні, якщо головний корінь не дуже розвинений або дуже розвинені бічні та додаткові корені.

Такий розподіл є великою умовним. Кожна коренева система постійно зазнає структурних змін, які зумовлені зміною віку рослини, порою року, кліматом, морфологією надземної частини рослини тощо. Ці чинники істотно впливають на формування кореневої системи і можуть викликати відмінності навіть у двох представників одного його ж виду.

Всмоктування і транспорт води. Особливий інтерес становлять процеси надходження води в рослину та її транспортування від коренів до листків. Розглянемо механізми цих явищ.

Фізичне явище, на основі якого відбувається поглинання води клітинами ризодерми, називається осмос. Клітинна мембрана має вибіркову проникність. Тому клітина, поміщена у водний розчин з нижчою, ніж у цитоплазмі, концентрацією розчинених речовин, активно втягує в себе воду і збільшується в об'ємі. Цей процес може зупинитися у випадках, коли:

- концентрації розчинених речовин всередині та ззовні клітинної мембрани зрівняються;
- надлишок води розірве клітину;
- розтягнення клітини буде зупинене міцною клітинною оболонкою.

Таким чином, кореневі волоски ризодерми втягають з ґрунту воду завдяки тому, що концентрація розчинених у клітині речовин вища, ніж у ґрутовому розчині.

Якщо сусідні клітини мають різну концентрацію розчинених речовин, то вода переходить із клітини з меншою концентрацією розчинених речовин у клітину з більшою концентрацією розчинених речовин і так далі. Таким чином формується ланцюг, один кінець якого стикається із запасом води в ґрунті. Для підтримки руху

Що концентрований розчин, то з більшою силою він «всмоктуватиме» воду через напівпроникну мембрани клітини, 6 %-ний сольовий розчин створює тиск 50 атмосфер (50 кг на 1 см²)

издовж усього ланцюга необхідно, щоб різниця в поглинальній здатності сусідніх клітин складала близько 0,5 атмосфери. Оскільки осмотичний тиск в рослинних клітинах коливається від 10 до 20 атмосфер, кількість клітин у такому ланцюзі, а отже, й розміри рослини повинні бути обмежені. Середній діаметр рослинної клітини складає 0,1 мм, отже, висота рослини, в якій вода переміщується тільки осмотичним шляхом, не повинна перевищувати 6 мм. Проте розміри переважної більшості рослин значно більші, а це означає, що в них існують й інші способи транспортування води. Вода транспортується по провідній системі рослини, яка представлена судинами і трахеїдами ксилеми. Але тут знову виникає проблема: як змусити воду перейти з клітини, яка прилягає до провідного елементу, в судину або трахеїду? Адже в ланцюзі клітин, що беруть воду з ґрунту, ця клітина має найбільшу осмотичну силу. Відповідь знаходитьться високо над землею — у листках. Там відбувається *транспирація* — процес випаровування води з міжклітинного простору паренхіми листків через продихи (див. с. 213). Поглинальна здатність повітря велика (більша, ніж у кореневих волосків), і листки тягнуть до себе воду з провідної системи, використовуючи різницю в градієнті вологи.

У разі використання великої кількості мінеральних добрив концентрація розчинених речовин у ґрунті зростає, і всмоктування води клітинами кореня утруднюється. Рослина в'яле

Таке припущення було висунуте наприкінці XIX ст., проте фізики того часу ненадовго спростували його — адже існує межа тиску, за якого стовп води розірветься, і ця межа складає 1 кг/1 см². Було висловлене таке припущення — рослини витрачають енергію на транспортування води, здійснюючи цей процес за участю живих клітин. Незабаром це припущення було виключене дослідами польського ботаніка Едварда Страєбургера. Він піддав кип'ятінню дванадцятиметрову ділянку згорнутого кільцями стовбура гліцинії, тим самим убивши всі живі

клітини, а потім знову надав ліані вертикального положення. Листки не зів'яли! Рослина тягнула воду без участі живих клітин. Пояснення цьому було дане після виявлення явищ когезії та адгезії. Через них рослинній клітині необхідно докласти зусиль у багато тисяч кілограмів на 1 см², щоб розірвати ниткоподібний стовп води, зібраний у трубку, і створити вакуум. Завдяки цьому, а також капілярному ефекту листки здатні піднімати воду на висоту понад 100 м.

Мінеральне живлення рослин. Потреби рослинного організму не обмежуються водою, світлом і вуглекислим газом. Окрім цього рослині для життя абсолютно необхідні мінеральні речовини, розчинені у воді. Без них рослина не може рости, функціонувати і плодоносити. До хімічних елементів, найбільш необхідних для рослин, належать: N, P, Mg, Cl, Ca, S. Нітроген входить до складу амінокислот; Фосфор — до складу нуклеїнових кислот; Магній — до складу хлорофілу; Хлор, Кальцій, Сульфур і багато інших елементів необхідні для підтримки життєдіяльності не тільки рослинних, але й будь-яких інших клітин (див. таблицю на с. 19—20). Рослини отримують мікроелементи з ґрунтового розчину. Особливої потреби рослинний організм зазнає в Нітрогені та Фосфорі, тому нестача цих елементів найбільше позначається на рості та розвитку рослини. У різних частинах земної кулі ґрунт має різний хімічний склад. Якщо ґрунт, на якому вирощуються культурні рослини, не містить достатньої кількості мінералів, вегетативна маса рослин і врожайність дуже знижуються. Тоді для відновлення врожайності в ґрунт необхідно внести добрива — речовини, що містять мінерали. Надмірна кількість добрив не використовується рослинами або накопичується в їхніх тканинах. Це може

Добрива, що містять Нітроген, називаються нітратами, Фосфор — фосфатами.

призвести до отруєння внаслідок використання таких рослин в їжу.

Дихання коренів. Коренева система, як і всі живі частини рослини, потребує кисню для здійснення окисних процесів. У рослин немає такої ефективної системи транспорту кисню, як у тварин, тому вони мають потребу в достатній зовнішній аерациї всіх частин організму. У помірно зволоженому та пухкому ґрунті достатньо повітря для забезпечення коренів киснем. У разі недостатньої аерації клітини кореневої системи гинуть, її функціонування порушується, що врешті-решт може призвести до загибелі всієї рослини. Нестача кисню найчастіше виникає через надмірну вологість ґрунту, що призводить до загнивання коренів.

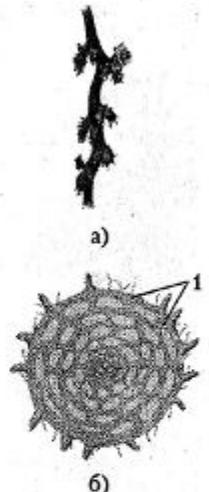
Спеціалізація та метаморфози коренів.

Мікориза — симбіотичний спосіб співіснування гриба та рослини, за якого гіфи гриба проникають у корінь рослини. Грибний компонент полегшує рослині споживання води з ґрунту і забезпечує її біологічно активними речовинами, стимулюючими обмінні процеси; від рослини гриб отримує поживні речовини.

Бактеріальні бульби — утвори, які виникають у результаті поселення в бічних коренях бактерій роду *Rhizobium*. Ці бактерії здатні засвоювати молекулярний азот повітря і постачати його рослинам; з кореня бактерії отримують речовини, необхідні для життєдіяльності.

Втягуючі корені здатні коротшати біля основи, втягуючи стебло в ґрунт. Це пристосування важливе для рослин, паростки яких перечікують у ґрунті непріятливі умови.

Повітряні корені характерні для епіфітів (родини Ароїдні, Архідні) — рослин, що живуть



Мікоріза:
а) корінь рослини, б) поперечний розріз кореня:
1 — грибні гіфи



Бактеріальні бульби на коренях люпину



Повітряні корені епіфітних орхідей



Стовпчасті корені бананів

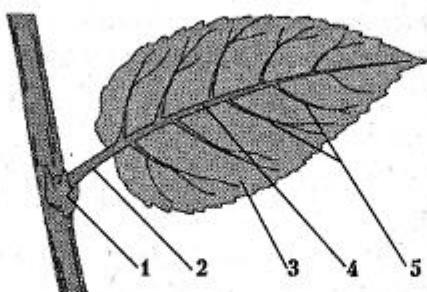
на верхівках дерев. Ці рослини не паразитують, а уловлюють воду з повітря. Ризодерма їхніх коренів має будову, що дозволяє вбирати туман або росу капілярним способом.

Дихальні корені характерні для деяких тропічних рослин, що живуть у заболоченій місцевості. Вони ростуть угору з ґрунту та забезпечують кореневу систему киснем через аеренхіму.

Ходульні корені та стовпчасті корені характерні для рослин, що живуть на мулістому нестабільному ґрунті або мають велику площину крони. Вони звисають з гілок або утворюються на стовбури, доростають до землі і забезпечують додаткову опору рослині.

Листок

Листок – бічний вегетативний орган рослини, що здійснює функції живлення, дихання та транспирації. У насінніх рослин листки мають обмежений ріст і нарощують основою, а не верхівкою. Листки закладаються у вигляді зовнішніх горбиків твірної тканини верхівкової меристеми бруньки.



Частини простого листка: 1 – прилисток, 2 – черешок, 3 – листкова пластинка, 4 – центральна жилка, 5 – бічні жилки

Листкова пластина. Основна частина листка називається *листковою пластинкою*. Частина листка, зчленована зі стеблом, називається *основою листка*, стебlopодібний перехід між листковою пластинкою і основою – *черешком*. Листки, які мають черешок, називаються *черешковими*, а ті, що не мають черешка, – *сидячими*. Іноді основа розростається, охоплюючи весь вузол і утворюючи трубку – *піхеву листка*. На основі листка можуть утворюватися парні бічні вирости – *прилистки*, їхні форма, розміри та функції різні у різних рослин. Найчастіше прилистки розростаються раніше за листкову пластинку, утворюючи лускові захисні покриви пазушних бруньок. Якщо листкова пластинка погано розвинена або відсутня, прилистки здійснюють фотосинтез за рахунок хлорофілу, що входить до їх складу.

Якщо листок містить одну пластинку, його називають *простим*, якщо на одному черешку утворюється декілька відокремлених пластинок – *складним*. Загальна вісь складного листка, на якій розташовуються листочки, називається *рахис*. Листкова пластинка може бути *цілісною* або *розділеною*. Листки з глибоким розчленуванням морфологічно дуже подібні до складних листків. Проте восени під час відмирания простий листок відмирає цілком, а складний – окремими листочками.

Жилкування. Однією з важливих описових ознак листка є характер *жилкування*. **Дихотомічне жилкування** є еволюційно першим і характерне для реліктових рослин, наприклад гінкго. У разі такого жилкування кожна жилка розбивається на дві рівноцінні між собою, ті у свою чергу теж на дві і т. д.

Сітчасте жилкування характеризується наявністю головної центральної жилки, яка є продовженням провідного пучка стебла, а також жилок другого, третього і т. д. порядків. Таким чином

Верхня та нижня поверхні листка мають різну будову. Це пов'язано з тим, що вони виконують різні функції: верхня – фотосинтез, нижня – транспирацію



a)



b)

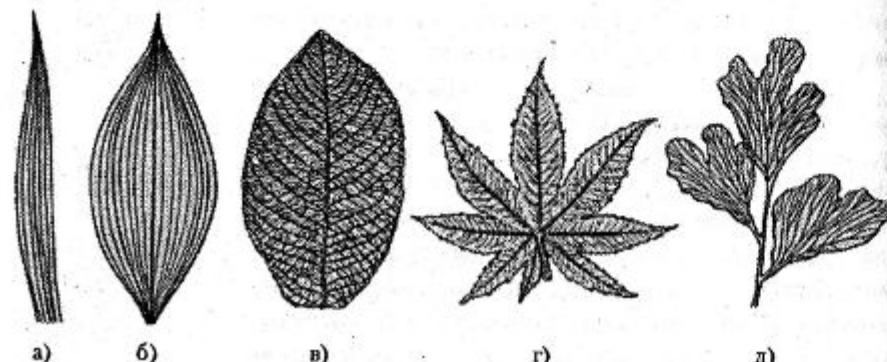


в)

Складні листки:
а) перистий,
б) пальчастий,
в) трійчастий

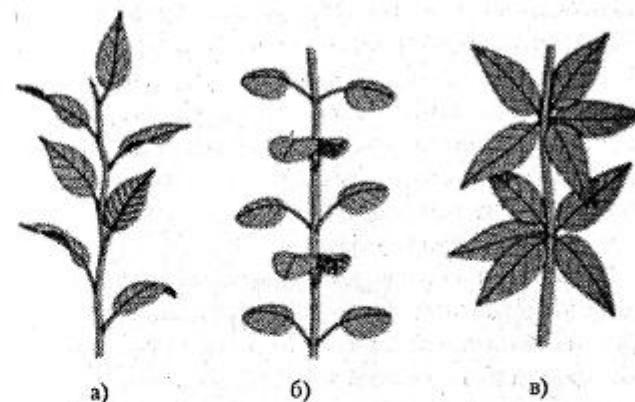
формується густа сітка жилок, яка пронизує весь листок. Якщо центральна жилка одна і по її довжині в різні боки відходять жилки другого порядку, то жилкування називають *перисто-сітчастим* (береза, вишня). Якщо з верхівки провідного пучка в різні боки виходять декілька жилок, то таке жилкування називають *пальчасто-сітчастим* (клен, гарбуз, кавун).

Паралельне і дугове жилкування виникло в ході еволюції останнім. Воно характерніше для однодольних рослин (лілія, конвалія, тюльпан, нарцис, цибуля, часник, злаки), але зрідка зустрічається у дводольних (подорожник).



Типи жилкування: а) паралельне, б) дугове, в) перисто-сітчасте, г) пальчасто-сітчасте, д) дихотомічне

Розташування листків на стеблі. У разі *почергового листорозміщення* в кожному вузлі міститься тільки один листок. За *супротивного листорозміщення* у вузлі міститься два листки. За *мутовчастого листорозміщення* у вузлі утворюється декілька листків — *мутовка*. На вкороченому пагоні листки утворюють *розетку*, у такому випадку вони розташовуються, як правило, по черзі.



Листкорозміщення: а) почергове, б) супротивне, в) мутовчасте

Внутрішня будова листка. Основною тканиною листка є *мезофіл*. Основу мезофілу складає асиміляційна тканина — *хлоренхіма*, у клітинах якої міститься велика кількість хлоропластів і відбувається фотосинтез. Решта тканин листка необхідна для забезпечення нормального функціонування мезофілу.

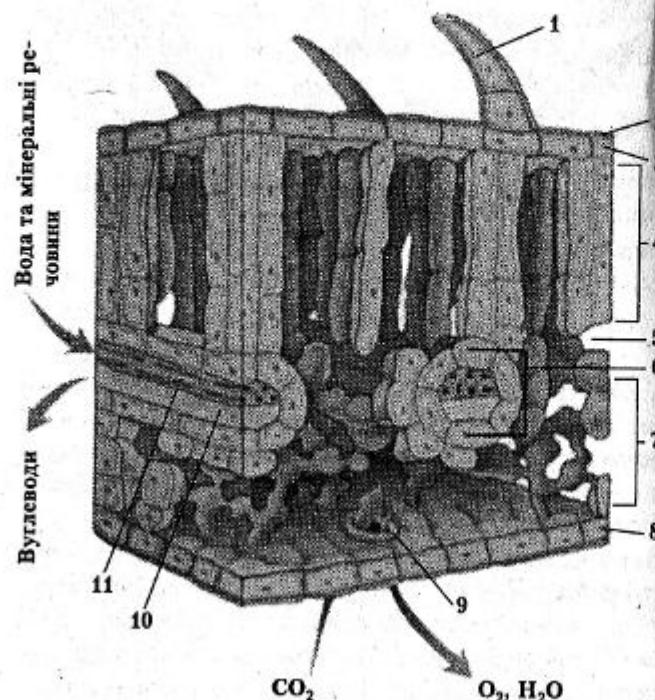
Клітини мезофілу мають, як правило, круглясту або злегка видовжену форму, оболонки цих клітин дуже тонкі та незадерев'янілі. Іноді на поверхні клітин мезофілу утворюються складки та вирости, які збільшують об'єм цитоплазми, щоб вмістити більшу кількість хлоропластів.

Шар клітин, розташованих біля верхньої поверхні листка, утворює *стовпчасту хлоренхіму*. Її клітини мають видовжену форму й розташовані дуже щільно, міжклітинні простори майже відсутні. Клітини стовпчастої хлоренхіми розташовуються перпендикулярно до поверхні листка для полегшення проникнення сонячних променів у глиб мезофілу.

Шар клітин, що знаходяться біля нижнього боку листка, називається *губчастою хлоренхімою*. Її клітини мають овальну форму, і пухке розміщення, а міжклітинний простір дуже

розвинений. Це необхідно для поліпшення аерациї мезофілу.

Будова листка:
 1 – волосок,
 2 – кутикула,
 3 – верхня епідерма,
 4 – стовиця хлоренхіма,
 5 – повітряна порожнина,
 6 – провідний пучок,
 7 – губчаста хлоренхіма,
 8 – нижня епідерма,
 9 – продихи,
 10 – флоема,
 11 – ксилема



Епідерма – покривна тканина поверхні листка. Її будова залежить від умов існування і виражється в товщині клітинних оболонок і кутикули, наявності різних типів трихом, кількості та розташування **продихів**. Як правило, продихи розташовані на нижньому, менш освітленому боці листка. Проте у рослин, листки яких плавають на поверхні води, продихи розташовуються на верхньому боці листка.

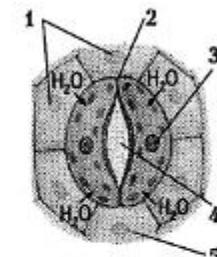
Провідні тканини **ксилема** і **флоема** об'єднані в закриті провідні пучки. Ксилема обернена до верхнього, а флоема – до нижнього боку листка. Великі провідні пучки оточені склеренхімою, а дрібні – спеціальними паренхімними клітинами, щільно

зімкнутими між собою. Провідні пучки з клітинами, які їх оточують, утворюють **жилки**.

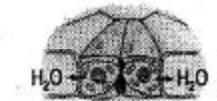
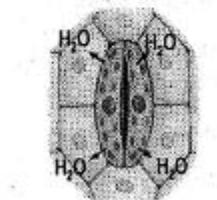
Арматурні тканини представлені в листку склеренхімою і коленхімою. Особливо багато механічних клітин навколо провідних пучків і біля епідерми. Розташування механічних тканин забезпечує високу стійкість листка до вітру, дощу й інших механічних впливів.

Дихання і транспірація. Клітини листків, як і будь-які живі клітини, мають потребу в кисні для здійснення окисних процесів. Крім того, для фототрофного живлення рослинам необхідний вуглекислий газ. Покривні тканини, що утворилися в процесі еволюції для захисту рослині від висихання і механічного впливу, майже непроникні для газів. Газообмін відбувається крізь **продихи**. Вони складаються з отвору в епідермі – **продихової щілини** і двох замикаючих клітин бобоподібної форми.

Оскільки фотосинтез і процеси, що його супроводжують (споживання вуглекислого газу, води та виділення кисню), відбувається вдень, то саме вдень у рослині виникає потреба у відкритті продихів. Замикаючі клітини містять хлоропласти. Удень при світлі в них відбувається фотосинтез і в протопластах підвищується вміст органічних речовин. За законами осмосу клітини починають активно всмоктувати в себе воду і набухають. При цьому продихова щілина відкривається і повітря проникає в міжклітинний простір, забезпечуючи клітини мезофілу вуглекислим газом, а вода випаровується, утворюючи тягу в провідній системі рослини. Вночі фотосинтез припиняється, концентрація розчинених у протопласті речовин поступово знижується, замикаючі клітини втрачають воду і щілина повільно закривається. У разі нестачі води в замикаючих клітинах падає тургор і продихи закриваються, зменшуючи транспірацію.



Продих відкритий



Продих закритий

Механізм розкриття продихів:
 1 – хлоропласти, 2 – замикаючі клітини, 3 – ядро, 4 – продихова щілина, 5 – клітини епідермісу

У разі надлишку вологи клітини набухають, щільна відкривається, і надлишок води починає випаровуватися.

Тривалість життя листків. Листки більшості рослин рідко живуть більше за рік. Це характерно не тільки для рослин помірних широт, але й для тропічних видів. Найбільшу тривалість життя мають листки хвойних — іноді понад 20 років. Відмінність листка передують процеси руйнування хлоропластів, накопичення каротиноїдів, антоціанів, мінеральних солей, зменшення вмісту білка та РНК. Відбувається масовий відтік з листка углеводів і амінокислот. Речовини, що відтікають з листків, використовуються більш молодими частинами рослини.

Якщо штучно видаляти з рослини бруньки та квітки, то тривалість життя листка збільшується

Захисною реакцією у рослин, що живуть у кліматі з сезонними посухами або значним пониженнем температури, є **листопад**. Скидаючи листки, рослини різко зменшують поверхню випаровування і зупиняють метаболізм, що в умовах посухи або холодів необхідно для виживання. Сигналом підготовки рослини до листопаду є зміна довжини світлового дня. **Вічнозелені рослини** не мають масового сезонного листопаду. Вони скидають листки поступово, у міру їх старіння, і так само поступово утворюють нові. Тому створюється враження, що рослина завжди зелена. **Листопадні рослини** на певний час скидають усі листки. Вічнозелені рослини характерні для зон субтропічного і тропічного клімату, позбавленого значних перепадів температур і вологості протягом року. Листопадні рослини характерні для помірних і полярних широт, де вегетаційний період не може тривати весь рік через значні коливання температурного та водного режимів.

Різноманітність листків. Листки однієї й тієї ж рослини розрізняються між собою формою і розмірами. Особливо помітні відмінності у рослин

зі складними та глибоко розітнутими листками: у молодої рослини листки прості, а в міру зростання дедалі більше ускладнюються.

Листки розрізняються розташуванням на пагоні та функціями. Їх поділяють на *верхівкову*, *серединну* і *низову формациі*. Листки низової формациї мають лускоподібну форму і розташовані на пагоні в землі або під землею. Ці листки можуть виконувати захисну функцію, прикриваючи бруньки відновлення у багаторічних рослин. Листки серединної формациї виконують функцію фотосинтезу. Вони можуть також виконувати функцію захисту від висихання та поїдання (колючки), запасаючу (м'якісті листя алое і товстянки), опорну (усики гороху). Прилистки також можуть виконувати захисну (колючки барбарису) або асиміляційну (орох) функції. Листки верхівкової формациї захищають квіти, що знаходяться в генеративних бруньках, або суцвіття. Вони можуть бути яскраво забарвленими і привертати запилювачів (аронник, іван-тат-мар'я).

Гетерофілія (різноманітність) — різноманітність листків однієї формациї. Особливо характерна гетерофілія для водяних рослин, листки яких розташовані під і над водою (див. мал. на с. 155).



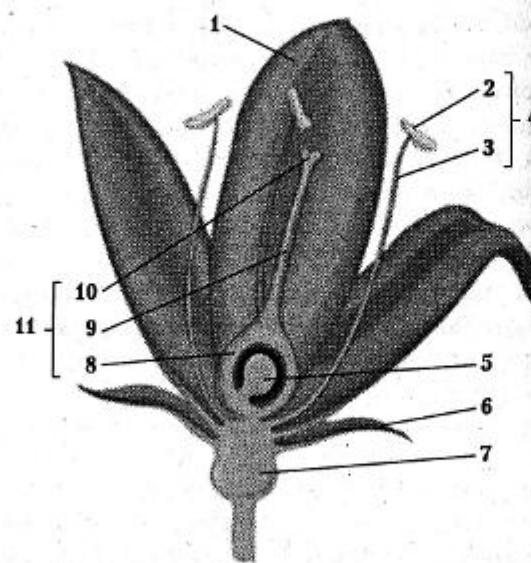
Формації листка у конвалії:
1 — верхівкові,
2 — серединні,
3 — низові листки

Квітка

Квітка — генеративний орган покритонасінних рослин, який утворився в ході еволюції з пагона в результаті спеціалізації та метаморфозу його частин.

Основою частиною квітки є **квітконос**, на якому розміщена решта компонентів квітки — **оцвітіна, тичинки, маточки**. Міжвузля під

квіткою називається квітконіжкою. Квітки, що не мають квітконіжки, називаються *сидячими*.



Будова квітки: 1 — пелюстка, 2 — піляк, 3 — тичинкова нитка, 4 — тичинка, 5 — насінний зачаток, 6 — чашолисток, 7 — квітколоже, 8 — зав'язь, 9 — стовпчик, 10 — приймочка, 11 — маточка

Оцвітина — це листочки, які оточують тичинки та маточки. Листочки оцвітини виконують дві основні функції: захищають тичинки та маточки квітки, що не розкрилася, і при наджують запилювачів. Оцвітина буває *простою* і *подвійною*. Подвійна оцвітина складається з *чашечки* та *віночка*. Чашечка утворює зовнішнє коло оцвітини. Листочки чашечки — *чашолистки* — зазвичай мають невеликі розміри та зелене забарвлення. Чашечка буває *роздільнолисткова* (чашолистки вільні) і *зрослолисткова* (чашолистки зростаються, утворюючи трубку із зубчиками). У деяких рослин чашечка зредукована або видозмінена (парашут кульбаби). У ході еволюції чашолистки утворилися з листків верхівкової формациї, що доводиться подібністю їхньої морфологічної та анатомічної будови. Віночок — внутрішня

частина подвійної оцвітини, його листочки називаються *пелюстками*. Вони, як правило, добре розвинені та мають яскраве забарвлення. За різноманітністю форм, розмірів і кольору пелюсток віночок перевершує всі інші частини квітки.

Сукупність *тичинок* квітки називається *андроцем*. Тичинка продукує *пилок*, усередині якого утворюються спермії. Тичинка складається з *тичинкової нитки* і *піляка*. Піляки складаються з двох половинок, усередині кожної з них утворюються *пилкові зерна*. Кількість тичинок може коливатися від однієї до декількох сотень, вони можуть зростатися або бути вільними, відрізнятися за довжиною або бути однаковими. У процесі еволюції тичинки утворилися з листків.

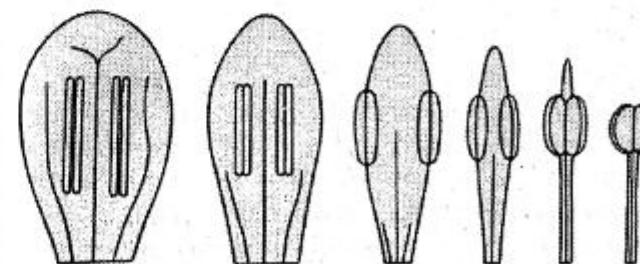


Схема еволюції тичинки від примітивного типу дегенерації (зліва) до спеціалізованих тичинок більшості покритонасінних

Гінцей — сукупність *плодолистків* у квітці, які утворюють одну або декілька маточок. Плодолистки сформувалися в процесі еволюції із спорофілів, а розміщені на них насінні зачатки — із спорангіїв. У маточці розрізняють *зав'язь* — нижню розширену частину, що містить насінні зачатки, *приймочку* — верхівку, що сприймає пилок, і *стовпчик* — перехід від зав'язі до приймочки.

Залежно від положення щодо решти частин квітки *зав'язь* буває *верхньою* або *нижньою*. Верхня зав'язь розташовується на квітколожі вільно, решта частин квітки розташована

На островах Фіджі росте дегенерія — рослина, тичинки якої мають форму звичайних листків, на поверхні яких розташовано два піляки

нижче. Нижня зав'язь розташована під оцвітиною та тичинками.

Будову квітки можна стисло описи-ти умовними знаками — так званою формуловою квіткою:

- ◎ спіральне розташування членів квітки
- * багато осей симетрії
- ☒ дві осі симетрії
- ↓ одна вісь симетрії
- ↖ асиметрична квітка
- P проста оцвітина
- K чашечка
- C віночок
- A тичинки
- G маточки

Якщо якісь частини квітки розташовані в декілька кіл, використовують знак «+». Круглі дужки показують зрошення частин. Велике невизначене число позначають знаком «∞». Знак «×» позначає розщеплення органів. Риска над числом зав'язі — нижня зав'язь, під числом зав'язі — верхня.

Лілія: *P₃₊₃A₃₊₃G₍₃₎

Шипшина: *K₅C₆A₁₀₊₁₀₊₁₀₊₁₀₊₁₀₊₁₀₊₁₀₊₁₀₊₁₀₊₁₀G_∞

Кропива: ↓K₍₅₎C₍₅₎A₄G₍₂₎

Береза: ♂↓P₂A_{2x2}♀G₍₂₎

Якщо квітка має тільки тичинки, але не має маточек, її називають **чоловічою ♂**. Якщо ж має маточки і не має тичинок — **жіночою ♀**.

Переважна більшість рослин має **двостатеві квітки**. Проте існують види, у яких одні особини утворюють тільки **чоловічі квітки**, а інші — тільки **жіночі**. Такі рослини називають **двомінними**. Рос-

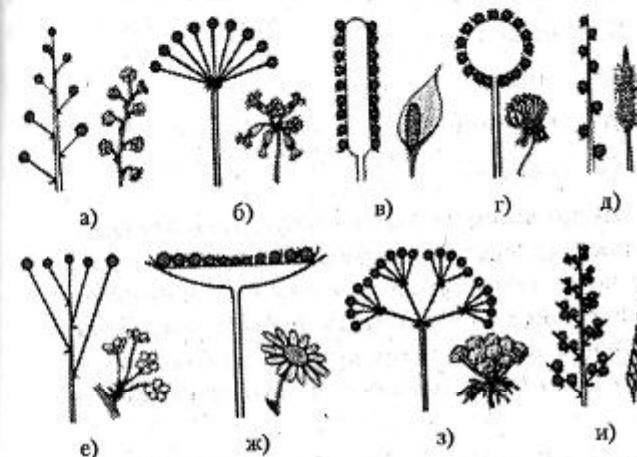


Каштан — двомінна рослина:
1 — жіночі квітки,
2 — чоловічі квітки

лини, у яких є двостатеві квітки або ж різностатеві квітки розміщені на одному організмі, називаються **однодомними**.

Суцвіття

Суцвіття — спеціалізована для утворення квіток частина пагона. Більшість верхівкових меристем у суцвітті утворюють квітки, тому такі пагони втрачають здатність до подальшого росту.

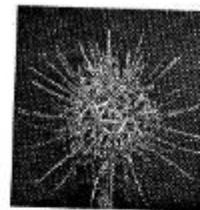


Види суцвіть:
а) китиця, б) зонтик,
в) початок, г) головка, д) колос,
е) щиток, ж) кошик,
з) складний зонтик,
і) складний колос

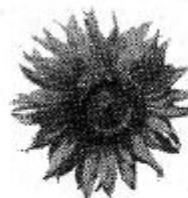


Простий колос
подорожника

Залежно від ступеня галуження суцвіття поділяють на **прості** та **складні**. У простих суцвіть галуження не перевищує двох порядків, тобто на головній осі квітки розташовуються поодиноко. У складних суцвіть галуження може досягати трьох, чотирьох і більше порядків. Описуючи морфологічні ознаки суцвіть, враховують наявність і ступінь розвитку листків, порядок галуження осей, моно- і симподіальні способи наростання, поведінку верхівкових мерistem голоствалого пагона.

Простий зонтик
цибулі

Щиток горобини

Кошик
соняшника

В одних рослин на верхівці формуються квітка, яка, як правило, випереджає бічні, розкриваючись раніше. Такі суцвіття називають *закритими*. В інших суцвіті верхівкова меристема залишається у вегетативному стані, не утворює квітки та іноді зберігає здатність до росту. Такі суцвіття називають *відкритими*. Квітки в них, як правило, розпускаються послідовно від нижніх до верхніх.

Прості суцвіття зазвичай моноподіальні, а порядок галуження осей не перевищує двох. *Китиця* має подовжену головну вісь і виражені квітконіжки, більш-менш однакові між собою. Якщо квітконіжки не однакові (нижні довші за верхні) і квітки розташовані в одній площині, то суцвіття називається *щиток*.

Якщо на розвиненій головній осі квітки сидячі, то суцвіття називається колос, а якщо головна вісь при цьому м'ясиста — *качан*.

Якщо головна вісь укорочена, а квітконіжки мають однакову довжину, то суцвіття називається *зонтик*. Якщо на головній укороченій (іноді м'ясистій) осі розташовані сидячі квітки, то суцвіття називається *головка*.

У суцвітті *кошик* квітки розміщені на поверхні головної уплощеної осі.

До складних суцвіть, що мають моноподіальне нарощання, відносять *подвійну китицю*, *складний зонтик* і *складний колос*. У цих суцвіттях на головній осі розташовані прості суцвіття, будова яких описана вище.

Волоть має більше ніж три порядки галуження, причому нижні галуження розвинені більше за верхні, нарощання моноподіальне.

Цимоїди — складні суцвіття, що мають симподіальне нарощання і головну невиражену вісь. До цимоїдів належать суцвіття *монохазії*, *дихазії* і *плейохазії*. У цих суцвіттях материнська вісь змінювалася однією, двома або

багатьма дочірніми осями наступного порядку відповідно.

Біологічне значення суцвіть: зближення квіток збільшує ймовірність перехресного запилення; дрібні квітки, зібрани в суцвіття, стають помітнішими для запилювачів.

Плід

Плід є утворенням, характерним тільки для покритонасінних рослин. Різноманітність і класифікація плодів визначається будовою оплоддя, способом розкривання плоду і особливостями розповсюдження. Залежно від будови оплоддя плоди поділяють на *сухі* та *соковиті*.

Ягода — соковитий плід, що містить багато насіння; оплодень соковитий, м'який, тверді покриви насіння утворені покривами насінного зачатка (томат, картопля, огірок, кавун).

Кістянка — соковитий однонасінний плід; шкірка, м'якоть і тверда кісточка утворені шарами оплоддя (вишня, слива, персик, абрикоса).

Складна кістянка — соковитий плід, утворений зрослими кістянками, розташованими на спільному квітколожі (малина й ожина).

Яблуко — соковитий багатонасінний плід; соковита частина утворюється внаслідок зростання оплоддя та квітколожа, яке обростає його (яблука, груша, айва).

Горіх — сухий однонасінний плід із здерев'яним оплоднем (ліщина).

Зернівка — сухий однонасінний плід; тонкий оплодень дуже щільно прилягає до насінної шкірки, тож плід є нерозкривним (злаки).

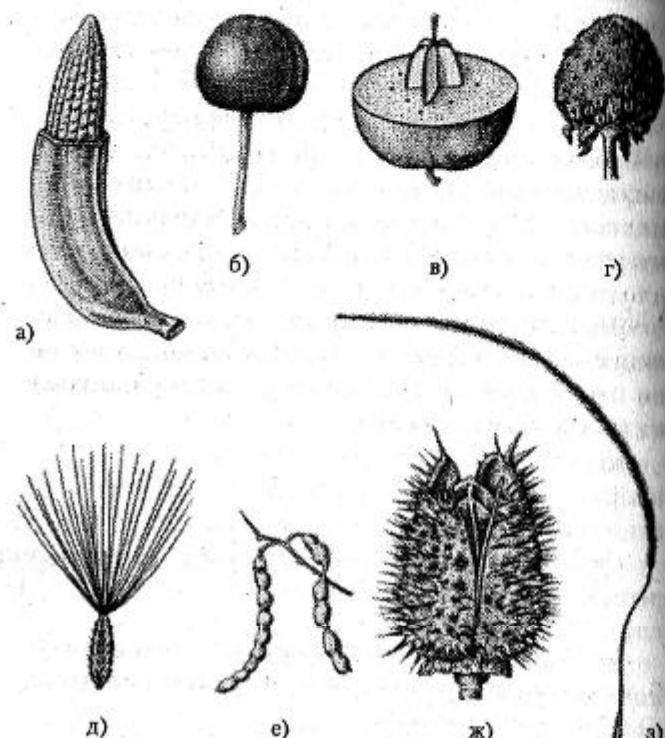
Сім'янка — сухий однонасінний плід із тонким шкірястим оплоднем (соняшник).

Біб — сухий багатонасінний плід; насіння прикреплене до стулок зав'язі зсередини (горох). На

відміну від боба, у стручка насіння розміщається на перегородці між стулками (капуста).

Гарбузина — м'ясистий багатонасінний плід (патисон, кабачок, гарбуз).

Коробочка — сухий багатонасінний плід (тюльпан, мак, дурман, чистотіл).



Плоди: а) ягода банана, б) кістянка черешні, в) яблуко яблуні, г) багатогорішок суніці, д) сім'янка кульбаби, е) біб верблюжої колючки, ж) коробочка дурману, з) зернівка ковили

Плоди розповсюджуються за допомогою води, вітру, тварин. Плоди, що поширяються вітром, дуже дрібні та легкі, мають пристосування для польоту — ворсинки, крильця, пух, повітродносні порожнини (кульбаба, тополя, клен). Розповсюдження за допомогою води характерне для водяних рослин, іхнє насіння покрите щільною оболонкою і здатне довгий час зберігати життєздатність у воді. Багато сухих плодів розноситься,

зачепившись за вовну тварин; для цього на їхній поверхні є різноманітні вирости та гачечки (лонух, череда). Насіння багатьох рослин розповсюджується тваринами, які поїдають плоди (омела, вишня, калина, малина, суніця, горобина). Оплодні таких рослин м'ясисті та істівні, а насіння покрите оболонкою, яка захищає його від переварення. У такий спосіб насіння розноситься на значні відстані та висівається разом із «добревими». Насіння багатьох таких рослин не може прорости без обробки травними ферментами тварин. Плоди деяких рослин пристосовані для самостійного поширення насіння. У деяких видів африканських кавунів під час дозрівання вміст плоду стає рідким, а плодоніжка відсижає і на її місці утворюється отвір. Коли плід, що відокремився, перекочується вітром, через отвір насіння потрапляє в ґрунт і відразу ж поливається рідиною з плоду, що дуже важливо в посушливому африканському кліматі.



Проростання поширюваного морською течією кокосового горіха — плоду кокосової пальми

РОЗМНОЖЕННЯ РОСЛИН

Для представників царства Рослини характерні три основні способи розмноження: нестатеве, статеве та вегетативне.

Нестатеве розмноження

Нестатеве розмноження здійснюється спорами. Розмноження спорами характерне для переважної більшості нижчих рослин (водорості), а також для вищих спорових рослин (мохи, плауци, хвощі, папороті).

Спори являють собою спеціалізовані клітини, що утворюються шляхом мітозу (*мітоспори*)

або мейозу (*мейоспори*). Для вищих рослин характерні виключно мейоспори. Спори утворюються в органах, які називаються *спорангіями*. У нижчих рослин функцію спорангія виконує одна клітина, з вмісту якої утворюються спори. Спорангій вищих рослин є багатоклітинними органами, що містять спорогенну тканину. Організм, який утворює спорангії та розмножується спорами, називається *спорофітом*.

Статеве розмноження

Статеве розмноження являє собою процес, під час якого новий організм утворюється внаслідок злиття статевих клітин (*гамет*) з утворенням зиготи. Органи, в яких утворюються гамети, називаються *гаметангіями*. Гаметангії, що утворюють яйцеклітини, називаються *овогоніями* (у нижчих рослин) і *архегоніями* (у вищих рослин). Гаметангії, які утворюють сперматозоїди, називаються *антеридіями*.

Процеси запліднення і мейозу називають *зміною ядерних фаз*, оскільки під час цих процесів відбувається зміна кількості генетичного матеріалу (див. с. 107). Організм, що має гаплойдний набір хромосом, називається *гаплобіонтом*, диплойдний — *диплобіонтом*. Різним групам рослин властиві різні форми зміни ядерних фаз.

У нижчих рослин доросла особина є гаплобіонтом. У результаті мітозу утворюються гамети, що мають також гаплойдний набір хромосом. Внаслідок злиття гамет формується диплойдна зигота, яка покривається оболонкою. Відбувається мейоз і утворюються чотири гаплойдні клітини — мейоспори. Тобто зигота не дає початку новій особині. Мейоспори вивільнюються і дають початок новим гаплойдним особинам. Такий спосіб розмноження характерний, наприклад, для улотрика (див. с. 108).

У нижчих рослин спостерігається величезна різноманітність форм зміни поколінь і ядерних фаз, проте найпоширенішим є спосіб, характерний для зеленої водорості *улотрикс*

Для всіх вищих і багатьох нижчих рослин характерне явище чергування гаплобіонтного і диплобіонтного поколінь. Гаплобіонт утворює в гаметангіях гамети шляхом мітозу. Внаслідок злиття гамет утворюється диплойдна зигота. Зигота ділиться і дає початок новому організму. Організм, що виріс з диплойдної зиготи, є диплобіонтом. Диплобіонт являє собою спорофіт, на ньому в спорангіях шляхом мейозу утворюються гаплойдні спори. Коли спора проростає, утворюється гаплойдний *гаметофіт* (див. с. 109).

Вегетативне розмноження

Вегетативне розмноження у рослин здійснюється шляхом вегетативних частин тіла, що відокремилися і дають початок новому організму.

Вивідкові бруньки — спеціальні органи вегетативного розмноження. Найчастіше вони зустрічаються у покритонасінних і деяких папоротеподібних. Утворюються в основному на листку, а потім обпадають та дають початок новим рослинам.

Вегетативне розмноження водяних рослин часто здійснюється за рахунок *фрагментації*. Кожний фрагмент дає початок новому організму.

Деякі злаки в несприятливих умовах здатні утворювати замість квіток певеликі *вегетативні пагони* (мятлик алпійський).

Вегетативне розмноження здійснюється також за допомогою видозмінених пагонів — *бульб*, *столонів*, *кореневищ*, *цибулин*.

Штучне вегетативне розмноження рослин має практичне, харчове або декоративне значення.

Живцювання — штучне вегетативне розмноження, яке здійснюється відокремленими частинами вегетативних органів (пагона, кореня, листка). *Розмноження відсадками* є різновидом



Вивідкові бруньки на листках

живцювання; відсадки, перш ніж відділити від материнського організму, укорінюють.

Щеплення — пересадка частини однієї рослини на іншу. Основна мета щеплення — розмноження існуючого сорту зі збереженням його якостей, які можуть бути втрачені у разі насінного розмноження. Частина рослини, яку прищеплюють, називається *прищепою*, а рослина, до якої прищеплюють, — *підщепою*. Прищепа може бути живцем або брунькою з частиною камбію. Її вставляють у розріз стовбура підщепи або щільно прикладають до неї так, щоб поєднати камбій прищепи та підщепи. Щеплення фіксують і обробляють, щоб запобігти попаданню мікроорганізмів.



Щеплення:
1 — прищепа,
2 — підщепа

Клональне мікророзмноження рослин являє собою розмноження за допомогою культури тканин і клітин *in vitro*. При цьому всі нащадки генетично ідентичні вихідному екземпляру.

Розмноження покритонасінних рослин

Процес статевого розмноження квіткових рослин включає декілька етапів: *цвітіння, запилення, запліднення, дозрівання і розповсюдження насіння*.

Цвітіння — процес, що починається з відкриття бутонів, з подальшим розкриттям піляків, звільненням пилку, функціонуванням маточок і в'яненням квітки. Тривалість цвітіння у різних видів варіє від декількох годин до декількох тижнів.

Запилення — процес перенесення пилку з тичинок на приймочку маточки. Розрізняють два види запилення: 1) *самозапилення* — перенесення пилку з тичинок на маточки однієї ж квітки; 2) *перехресне запилення* — перенесення пилку з тичинок однієї квітки на маточки іншої.

Перехресне запилення приводить до рекомбінації генетичного матеріалу. Рекомбінація збільшує генетичну різноманітність популяції і таким чином робить її еволюційно пластичнішою, тобто підвищує шанси виду на виживання. Перехресне запилення між квітками однієї рослини генетично рівноцінне самозапиленню. Для уникнення самозапилення у багатьох рослинах виробився ряд захисних механізмів. Найпоширеніший спосіб — неодноразове дозрівання піляків і приймочек, а також різна довжина маточки і тичинок. Багато рослин мають так звані *алелі самостерильності*: у разі самозапилення проростання пилку не відбувається або відбувається дуже повільно. Незважаючи на те, що самозапилення обмежує генетичну рекомбінацію, у деяких випадках воно є єдино можливим. Наприклад, коли кліматичні умови не дозволяють квіткам розкритися, відсутні запилювачі або інші рослини того ж виду. Самозапилення використовують для закріплення ознак або виведення чистих ліній у селекції.

Найпоширеніший спосіб запилення — за допомогою комах. *Комахи-запилювачі* навідуєть квітки, щоб використовувати в їжу нектар і (або) пилок. Еволюція запильних рослин і комах-запилювачів ішла шляхом вузької спеціалізації і привела їх до сильної взаємозалежності. У рослин, пилок яких використовується в їжу, кількість тичинок досягає ста і більше.



Запилення за допомогою комах

Основними способами приваблювання комах є яскраве забарвлення квіток (сузір'я) і (або) сильний аромат.

Переважна більшість комах-запилювачів належать до таких відділів: Перетинчастокрилі, Двокрилі, Лускокрилі, Жорстокрилі.

Також зустрічається **запилення за допомогою хребетних тварин**. Найпоширенішими запилювачами є птахи (колібрі) і кажани. Квітки, що запилюються хребетними, як правило, великі, яскраві, містять багато нектару і не пахнуть.



Запилення за допомогою хребетних тварин: а) колібрі, б) кажанами, в) опосумом



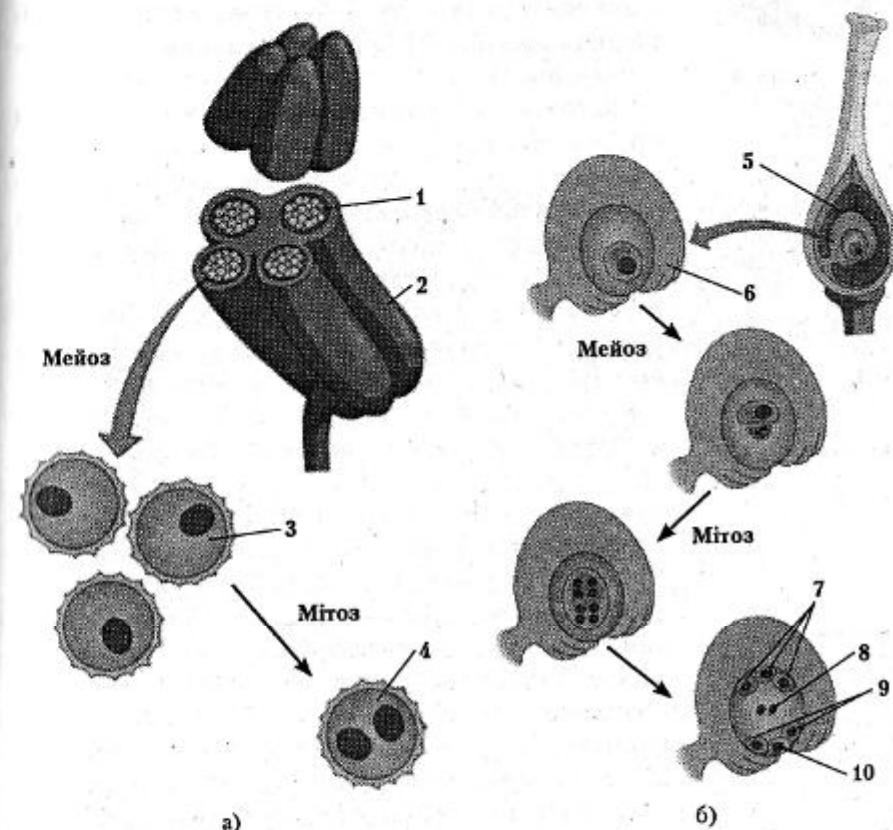
Пилок берези переноситься вітром

До 20 % лісових рослин помірної зони **запилюються вітром**. У північних широтах і степах цей відсоток вищий. Квітки вітрозапильних рослин дрібні, позбавлені яскравого забарвлення та запаху, пилок дуже дрібний, легкий, утворюється у величезних кількостях.

Запиленню передує процес дозрівання пилку та маточок. Еволюція рослин ішла шляхом ускладнення і вдосконалення диплоїдного спорофіта та редукції гаплоїдного гаметофіта. У покритонасінних рослин відмінності між гаметофітом і спорофітом досягли найбільшого ступеню.

У процесі еволюції у рослин з'явилися спеціальні листки — **спорофіли**, на яких розташувалися **спорангії**, що продукують **спори**. Подальша еволюція йшла шляхом спеціалізації

спорангіїв. На **мікроспорофілах** розташовувалися **мікроспорангії**, що утворюють **мікроспори**, з яких виростали **чоловічі гаметофіти**. На **мегаспорофілах** розташовувалися **мегаспорангії**, утворюючи **мегаспори**, з яких виростали **жіночі гаметофіти**.



Розвиток чоловічого (а) і жіночого (б) гаметофітів: 1 — клітини-попередниці мікроспор, 2 — пилляк, 3 — мікроспори, 4 — чоловічий гаметофіт в оболонці спори, 5 — маточка, 6 — насінний зачаток, 7 — антиподи, 8 — центральне ядро, 9 — синергіди, 10 — яйцеклітина

Тичинка являє собою еволюціонуючий спорофіл, пилляк — верхню частину мікроспорофіла



Сергій Гаврилович Навашин (1857–1930) – російський цитолог і ембріолог рослин. Вперше описав подвійне запліднення у покритонасінних рослин

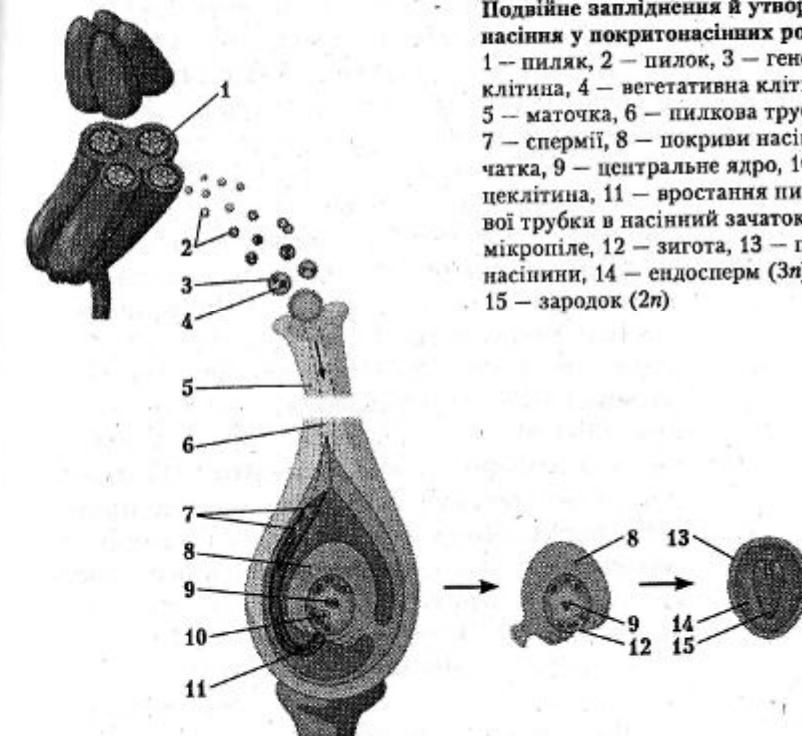
із зрослими мікроспорангіями. Усередині пилляка в результаті мейотичного поділу утворюються мікроспори, покриті оболонкою. Потім мікроспора проростає під оболонкою. У результаті одного поділу утворюються дві клітини: маленька – генеративна і велика – вегетативна. Це і є чоловічий гаметофіт. Оболонка мікроспори стає оболонкою гаметофіта – пилкового зерна. Розміри пилкових зерен і форма оболонки можуть значно варіювати.

Маточка утворюється внаслідок зрощення країв одного або декількох плодолистків. Плодолистки утворилися в процесі еволюції з мегаспорофілів. Усередині зав'язі міститься один або декілька **насінніх зачатків**. Насінній зачаток складається з ядра і покривів. Ядро насінного зачатка утворилося в ході еволюції з мегаспорангіїв. У покривах насінного зачатка є вузький прохід – **мікропіле** (через нього в насінній зачаток проникає пилкова трубка). У насінному зачатку утворюються мегаспори – як правило, чотири, рідше дві або одна. Потім одна мегасpora починає ділитися, утворюючи зародковий мішок, а інші розсмоктуються. У результаті поділу мегаспора витягується, біля її полюсів утворюється по чотири ядра. Далі від полюсів віddіляється по одному ядру, які прямують до центру **зародкового мішка** і зливаються, утворюючи **центральне ядро**. Оскільки мегаспора сформувалася в результаті мейотичного поділу, то утворені в ній ядра мають гаплоїдний набір хромосом. Центральне ядро має диплоїдний набір хромосом, оскільки утворюється внаслідок злиття двох гаплоїдних ядер. З ядер, що залишилися біля полюсів зародкового мішка, утворюються клітини. З клітин, розташованих біля полюса, оберненого до мікропіле, розвиваються **яйцеклітина** і **клітини-супутниці (синергіди)**. На протилежному кінці утворюються три клітини – **антіподи**.

Подвійне запліднення. Пилкове зерно, що потрапило на приймочку маточки, проростає, утворюючи **пилкову трубку**. Пилкова трубка розвивається з вегетативної клітини. У її кінці, що росте, розташовується ядро і два спермії, які утворилися з генеративної клітини.

Від моменту початку росту пилкової трубки до її проникнення через мікропіле в зародковий мішок у різних видів минає від 15 хвилин до 15 місяців. Коли пилкова трубка досягає зародкового мішка, її кінець розривається і спермії виходять у порожнину насінного зачатка. Один запліднює яйцеклітину, а другий зливається з центральним ядром. Цей процес, названий **подвійним заплідненням**, відкрив у 1898 р. російський біолог

Подвійне запліднення й утворення насіння у покритонасінних рослин:
1 – пилляк, 2 – пилок, 3 – генеративна клітина, 4 – вегетативна клітина, 5 – маточка, 6 – пилкова трубка, 7 – спермії, 8 – покриви насінного зачатка, 9 – центральне ядро, 10 – яйцеклітина, 11 – вростання пилкової трубки в насінний зачаток через мікропіле, 12 – зигота, 13 – покриви насінини, 14 – ендосперм (3n), 15 – зародок ($2n$)



С. Г. Навашин. Він відбувається тільки у квіткових рослин. Із заплідненої яйцеклітини розвивається диплоїдний зародок, а з центрального ядра — *эндосперм*, який має трипloidний набір хромосом. Поділ центрального ядра і зиготи приводить до утворення *насіння*, з покривів насінного зачатка утворюються *покриви насіння*, а стінки зав'язі формують *оплодень*. Завершення вищеописаних процесів приводить до розвитку *плоду*.

Проростання насіння

Оскільки для подальшого розвитку зародка необхідні енергія і будівельний матеріал, насіння несе в собі певний запас поживних речовин. Основним джерелом енергії в насінні є жири і (або) крохмаль. У насінні також міститься запас білків, вітамінів, мікроелементів, біологічно активних речовин для побудови тіла зародка, яке росте, здійснення і регуляції ростових процесів. Завдяки цьому насіння є цінним поживним продуктом для людини і тварин.

Коли формування плоду і насіння завершene, насіння впадає в стан спокою і обмінні процеси в ній припиняються. Для відновлення росту зародка і проростання насінини необхідні певні умови, в першу чергу достатня вологість і температура. Насіння багатьох рослин має бути піддане механічній, хімічній або термічній дії, наприклад дії ферментів травного тракту тварини або низьких температур зимового періоду. Обов'язкові умови, без виконання яких насіння не проростає, сформувалися в ході еволюції і викликані характером клімату або особливостями проростання плодів.

СИСТЕМАТИКА РОСЛИН

НИЖЧІ СПОРОВІ РОСЛИНИ — ВОДОРОСТІ

Водорости — нижчі спорові рослини з фототрофним типом живлення. Водорості можуть бути одноклітинними, колоніальними і багатоклітинними. Особливістю багатоклітинних водоростей є відсутність диференціації тіла на тканини й органи. Тіло водоростей називається *талом*, або *слань*. Водорості живуть у водному середовищі. Деякі живуть у ґрунті або повітряному середовищі, проте всі вони потребують достатньої кількості води (роса, туман, бризи тощо). Хлоропласти водоростей називаються *хроматофорами*.

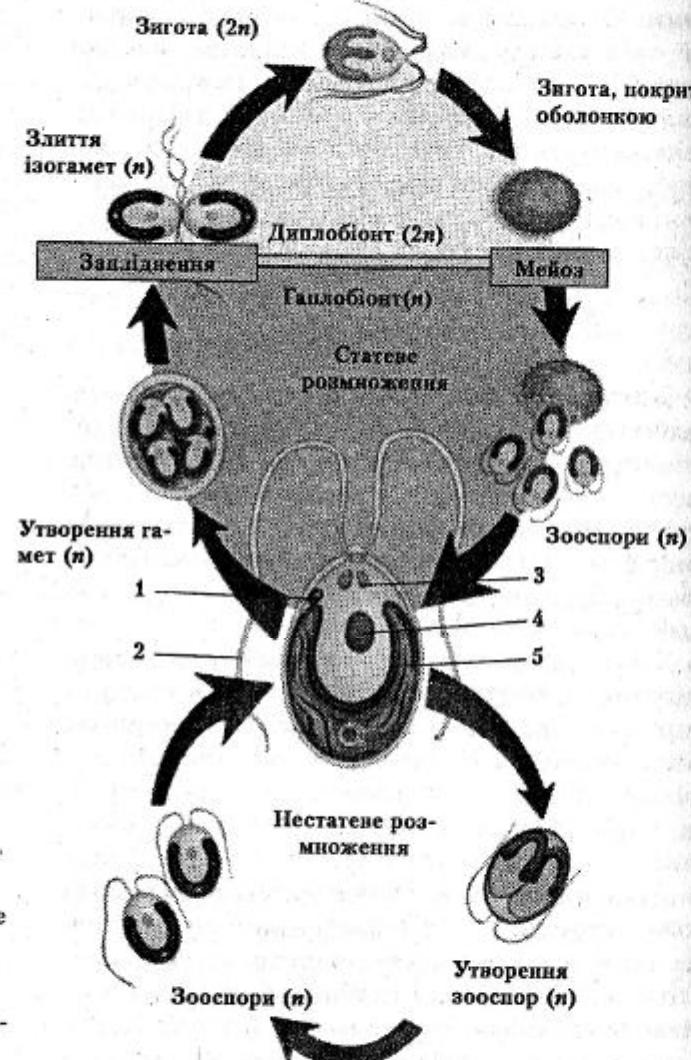
Відділ Зелені водорости

Зелені водорости — найчисленніший відділ, налічує до 20 тис. видів, що відрізняються величезною різноманітністю розмірів і форм. Велика частина представників у вегетативному стані є *гаплобіонтами* (мають гаплоїдний набір хромосом). Живуть в основному в прісних водоймищах, проте зустрічаються і в солоних водах, ґрунті та повітряному середовищі.

Хламідомонада — типовий представник джгутиконосних зелених водоростей, що живе в прісних водоймах. Це одноклітинний організм. У клітині міститься одне ядро, один хроматофор, світлоочутливе вічко з пігментами, два джгутики. Хламідомонада пересувається у воді до місць, найсприятливіших для фотосинтезу. У разі надлишку органічних речовин у воді хламідомонада може переходити на гетеротрофний спосіб живлення, всмоктуючи ці речовини всією поверхнею клітини. Біля основи джгутиків є дві скоротливі вакуолі, які видаляють з клітини надлишок води. Хламідомонада є *гаплобіонтом* і за сприятливих

Зооспорами називають спори, що мають джгутик (джгутики), який забезпечує їхнє пересування

умов навколошнього середовища розмножується нестатевим шляхом, утворюючи від двох до восьми *мітозооспор*. У несприятливих умовах хламідомонада починає розмножуватися статевим способом. Вона утворює дві, чотири, вісім, шістьнадцять або тридцять дві *ізогамети*, які попарно



зливаються, утворюючи диплоїдну зиготу, покриту щільною захисною оболонкою. Потім вміст зиготи ділиться мейотично, оболонка зиготи розривається і з неї виходять чотири *мітозооспори*.

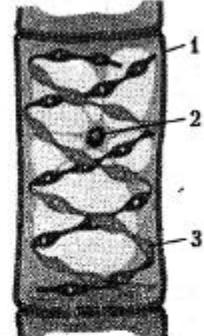
Хлорела – одноклітинна водорость, має один чашоподібний хроматофор і одне ядро; джгутіків, пульсуючих вакуолей і світлочутливого вічка немає. Масове розмноження хлорели і хламідомонад є основною причиною цвітіння водоймищ. Завдяки здатності живитися гетеротрофно ця водорость ефективно використовується на очисних спорудах.

Улотрикс – багатоклітинна нитчасти водорость. Слань представлена однорядною нерозгалуженою ниткою. Клітини слані одноядерні, мають паскоподібний хроматофор. Розмножується вегетативно фрагментами слані або зооспорами, які утворюються у всіх клітинах слані. Прикріплюється до субстрату за допомогою клітини, що витягається в ризоїд.

Спірогіра – нитчасти водорость. Відмітна особливість – повна відсутність рухомих стадій розмноження і наявність процесу кон'югації. Кон'югація може відбуватися як між клітинами двох різних ниток, так і між двома сусідніми клітинами однієї нитки. У цьому разі вміст однієї клітини перетікає в іншу, зливаючись з ним і утворюючи зиготу, що дає початок новому організму. Розростаючись у водоймищах, спірогіра й улотрикс утворюють твань.

Відділ Діатомові водорості

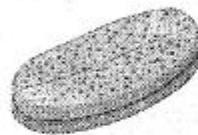
Діатомові водорости – група мікроскопічних одноклітинних водоростей, що живуть поодиноко або колоніально. Розміри клітин 4–2000 мкм. Клітини позбавлені целюлозної оболонки та покриті *панциром* з кремнезему. Панцир складається з двох половинок, увесь пронизаний



Будова спірогіри: 1 – клітинна стінка, 2 – ядро, 3 – спіральний хроматофор



a)



б)

Діатомові водорости: а) циклотела, б) акантес

отворами, через які здійснюється контакт із зовнішнім середовищем. Способ живлення фототрофний. У разі нестатевого розмноження клітини діляться так, що кожна з двох дочірніх клітин отримує половину панцира материнської клітини, а другу половину добудовує сама. Також має місце статеве розмноження. Усі діатомові водорости є диплобіонтами. Живуть діатомові у всіх середовищах, проте мають потребу в наявності достатньої кількості кремнезему в навколошному середовищі. Мають величезне харчове значення для бактерій і простих тварин завдяки високому вмісту білків і мінералів. У деяких регіонах складають до 40 % фітопланктону.

Відділ Бурі водорости

Бурі водорости є найбільш високоорганізованим відділом нижчих рослин. Слань багатоклітинна, розміри варіюють від частки міліметра до 50 метрів (*макроцистис*). Клітини містять одне ядро і декілька хроматофорів, сполучаються між собою за допомогою плазмодесм. У найбільш високоорганізованих видів спостерігається диференціація клітин у зв'язку з функціями, які вони виконують, і утворення тканин (*ламінарія*, *фукус*). З'являється спеціалізація частин слані у зв'язку з виконуваними функціями (*саргасум*). Прикріплення до субстрату здійснюється *ризоїдами* або основою слані, що розрослася, — *базальним диском*. Бурим водоростям властиві всі види розмноження. Статевий процес представлений ізо-, гетеро- та овогамією. У більшості спостерігається чергування поколінь за типом вищих спорових рослин.

Це майже виключно морські рослини, поширені навіть у північних морях на ґлибинах до 200 м. У прибережній зоні є основним джерелом їжі, місцем розмноження і проживання морських



а)



б)

Бурі водорости:
а) ламінарія,
б) аларія

тварин. Людиною використовуються для отримання харчових добавок, багатьох на Іод і мікроелементи, добрев, ліків і кормів.

Відділ Червоні водорости

Червоні водорости — численна та різноманітна група, що характеризується наявністю пігментів, які виконують функцію оптичних сенсибілізаторів. Завдяки цьому червоні водорости здатні уловлювати незначну кількість світла і заселяти ґлибини, недоступні представникам інших відділів. Майже всі червоні водорости багатоклітинні, мають форму ниток, розгалужених ниток, кущиків. Спостерігається величезна різноманітність форм зміни ядерних фаз і чергування поколінь. Червоні водорости є незамінним джерелом *агару* (*родименія* і *порфіра*). Мають харчове значення.



Червона водо-
рость одонталя

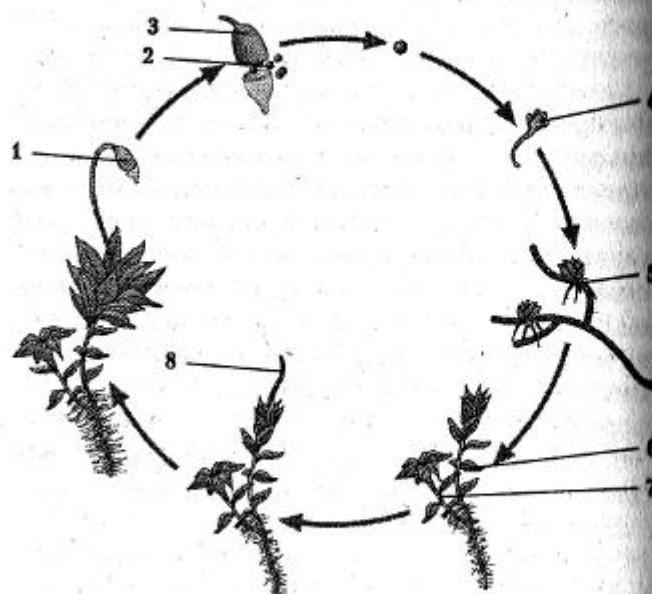
VIЩІ СПОРОВІ РОСЛИНИ

Для *вищих рослин* характерні диференціація тіла на корінь, стебло і листки, а також існування відокремлених тканин. Усім вищим рослинам властива зміна поколінь (гаметофіта і спорофіта) у циклі їхнього розвитку.

Відділ Мохоподібні

Мохи є абсолютно особливою групою вищих спорових рослин, що налічує близько 23 тис. видів. Основна відмінність мохоподібних полягає в тому, що в циклі чергування поколінь *домінуючим* є гаплойдний гаметофіт, а не диплойдний

спорофіт. Через це здатність мохів пристосуватися до зміни умов проживання виявилася набагато меншою, ніж у рослин з домінуючим диплоїдним поколінням. Мохоподібні є тупиковою гілкою еволюції, що не дала початку більш високоорганізованим організмам.



Зозулин льон:
1 – спорангій,
2 – ніжка,
3 – листки,
4 – ризоїди

Багаторічний гаметофіт мохів має слань або листкостеблову будову. Розміри його коливаються від декількох міліметрів до декількох десятків сантиметрів. Прикріплення до субстрату здійснюється волосоподібними відростками – ризоїдами. Живуть у всіх кліматичних зонах, на всіх материках; у тундрі та на високогір'ї є домінуючою групою рослин.

Зозулин льон належить до найчисленнішого класу листкостеблових мохів. Однодомні, асимілюючі стебла гаметофіта, вкриті зеленими сидячими листками, можуть досягати заввишки 50 см. На верхівці пагона формуються антеридії

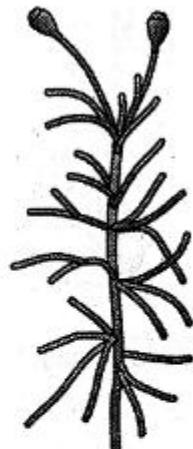
або архегонії, в яких мітотичним поділом утворюються сперматозоїди або яйцеклітини. Запліднення відбувається під час дощу або випадання рясної роси. Із зиготи виростає диплоїдний спорофіт. Він являє собою коричневу коробочку з кришечкою, на ніжці, прикриту залишками архегонія. Спорофіт практично цілковито позбавлений хлоропластів, тому його живлення здійснюється за рахунок гаметофіта. Коробочка є спорангієм, у якому відбувається формування та дозрівання спор. Коли гаплоїдні мейоспори дозрівають, коробочка відкривається. Спора проростає і утворює протонему – нитчасту стадію, яка передує гаметофіту. На протонемі закладаються бруньки, що дають початок чоловічим і жіночим гаметофітам.

Сфагнум – листкостебловий мох, позбавлений ризоїдів і диференційованих тканин. Росте на болотах. Складається з двох типів клітин. Одні – живі асимілюючі, інші – відмерлі, іхній протопласт зруйнований, а внутрішній простір заповнений повітрям. Така будова дозволяє сфагнуму плавати на поверхні води. Поступово нижні, позбавлені доступу кисню шари відмирають і осідають на дно, утворюючи торф.

Мохи практично не використовуються тваринами для живлення, проте мають величезне значення для процесів ґрунтоутворення та формування гумусу.

Відділ Плауноподібні

Представники відділу Плауноподібні є найдавнішими наземними рослинами, налічуєть близько 400 видів. Це багаторічні, трав'янисті, зазвичай вічнозелені рослини. Домінуюче покоління – диплоїдний спорофіт. Викопні плауноподібні представлені різноманітними видами та дерев'янистими формами, сучасні – вельми



Сфагнум



Плаун
булавоподібний

скромним числом видів і родів. Зустрічаються як *рівноспорові види* (з їхніх спор проростають дво-домні гаметофіти), які утворюють і яйцеклітини і сперматозоїди, так і *різноспорові* — гаметофіти утворюють один тип гамет. Гаметофіт називається *заростком*. У рівноспорових гаметофіт *розміром* 2–20 мм, дозріває під землею 1–15 років, живиться сапrotрофно. У різноспорових гаметофіт розвивається декілька тижнів за рахунок живих речовин, що містяться в спорі. Галуження стебла *дихотомічне*. Розрізняють два види листків: *трофофіли*, що виконують асиміляційну функцію, і *спорофіли*, що несуть спорангії. Підземна частина представлена кореневищем із *додатковими коренями*. Використовуються для виготовлення декоративних виробів і у медицині.

Плаун булавоподібний — представник рівноспорових. У спорангіях утворюються мейоспори, які проростають через 3–8 років, дозрівання гаметофіта триває 15 років. Розвиток гаметофіта відбувається тільки в симбіозі з мікоризою гриба. Гаметофіт двостатевий, залигає на глибині 1–8 см, утворює безліч антеридіїв і архегоніїв. Основний спосіб розмноження — вегетативний, фрагментами кореневища.

Відділ Хвощеподібні (Членисті)

Хвощеподібні представлені сучасними трав'янистими та вимерлими дерев'янистими формами, налічуєть близько 30 видів. Переважно вологолюбні лугові рослини помірних широт, довжина стебла може досягати декількох метрів. Особливістю хвощеподібних є члениста будова пагонів і мутовчасте розташування листків. Переважна більшість — *рівноспорові*. Підземна частина представлена кореневищем з розташованими

на ньому додатковими коренями. *Домінуюче покоління* — диплоїдний спорофіт. За несприятливих умов розмножуються вегетативно.

Хвощ польовий. Розрізняють два види пагонів: літні асиміляційні та весняні, спороносні. Після достигання спори розносяться вітром. Спори хвоща польового мають хрестоподібний виріст оболонки, який сприяє розповсюдженню. Незважаючи на те що всі спори зовні однакові, зі спор, які потрапили в сприятливі умови, виростають жіночі гаметофіти, а зі спор, які потрапили в несприятливі умови, — чоловічі. Чоловічі гаметофіти мають розміри від 1 до 10 мм, жіночі — 3–30 мм. Жіночі гаметофіти здатні у разі потреби утворювати антеридії. Сперматозоїди великі і містять до 100 джгутиків. Запліднення відбувається тільки за наявності води на поверхні гаметофіта.

Молоді спороносні пагони можуть використовуватися в їжу, проте доросла рослина отруйна і в природі поїдається тваринами дуже рідко. У медицині використовується як кровоспинний і сечогінний засіб.



Хвощ польовий:
а) літній пагін,
б) весняний пагін

Відділ Папоротеподібні

Велика і надзвичайно різноманітна група спорових рослин, що включає понад 10 тис. видів. Поширені по всьому світу. *Домінуюче покоління* — диплоїдний спорофіт. Вимерлі деревоподібні форми досягали 25 м заввишки.

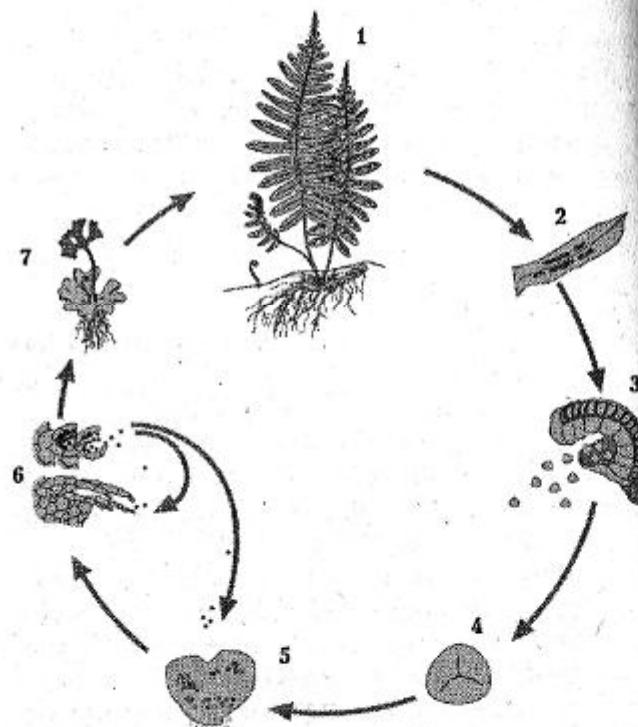
Щитник чоловічий має укорочене стебло, представлене кореневищем, на верхівці якого розташовується пучок листків. Ці листки є видозміненими пагонами й, на відміну від листків покритонасінних, нарощують не основою, а верхівкою. На нижньому боці листка



Щитник чоловічий:
1 – споруси,
2 – стебло

роздішуються *споруси* – групи спорангіїв, прикриті брунькоподібними покривальцями. Під час дозрівання спор спорангії розкриваються. З мейоспор, що висіялися, проростають гаплойдні двостатеві гаметофіти. Гаметофіт забарвлений у зелений колір. Процес запліднення нерозривно пов'язаний із водою. Внаслідок запліднення утворюється диплоїдна зигота, яка дає початок новому спорофіту. Спочатку розвиток і живлення спорофіта відбувається за рахунок асимілюючого гаметофіта.

Масове вимирання деревоподібних папоротей у кам'яновугільному періоді привело до формування покладів кам'яного вугілля, яке є цінною корисною копалиною.



Життєвий цикл папоротей:
1 – дорослий спорофіт, 2 – спорангій, 3 – зрілий спорангій, 4 – мейоспора, 5 – зрілий гаметофіт, 6 – запліднення, 7 – молодий спорофіт

Насінні рослини мають ряд пристосувань особливостей розвитку, що виникли в ході еволюції і дозволили їм зайняти панівне положення в царстві рослин, – внутрішнє запліднення, розвиток зародка всередині насінного зачатка і наявність насіння.

Відділ Голонасінні

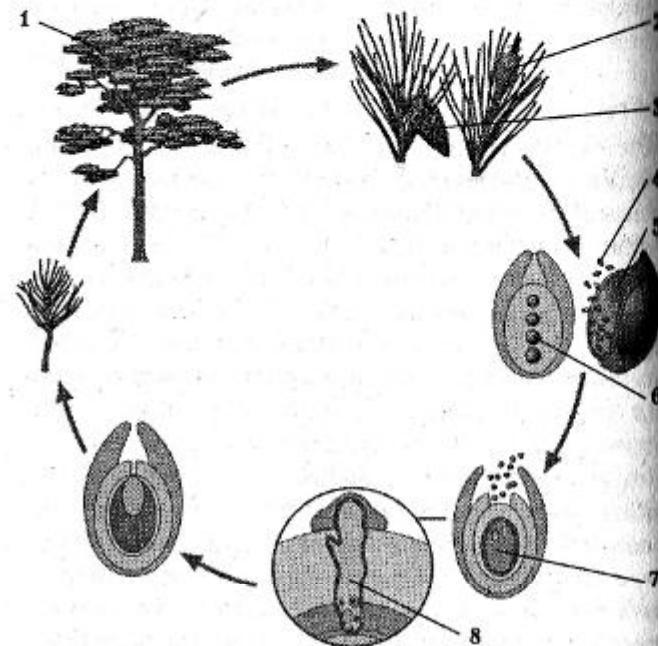
Голонасінні рослини представлені вічнозеленими, звідка листопадними, дерев'янистими, звідка кущистими формами, трав'янистих форм немає. Близько 660 видів. *Домінуюче покоління – диплоїдний спорофіт*. Коренева система стрижнева, головний корінь утворюється із зачаткового корінця зародка, провідні тканини розвинені краще, ніж у спорових рослин. Різноспорові. Мікро- та мегаспорофіли розвиваються окремо один від одного на спеціальних пагонах – мікро- і мегастробілах. Для здійснення статевого процесу насіннім рослинам, на відміну від спорових, не потрібна вода. Мегаспори не залишають спорангіїв, розвиток гаметофітів і запліднення відбувається в спорангіях. Мегаспорангій насінних оточений оболонкою, яка захищає його – *інтегументом*, і називається насінним *сім'язачатком* або *сім'ябрунікою*.

Відділ включає чотири класи – *Саговники, Гнетові, Гінкгові та Хвойні*.

До класу Гнетові належить *вельвічія дивовижна*, яка має листки, що живуть найдовше. До класу Гінкгові належить один реліктовий вид – *гінкго дволопатевий*. Це одна з небагатьох листопадних голонасінних рослин. Інтегумент гінкго м'ясистий, забарвлений у бурштиново-жовтий колір, тому насіння подібне на плід покрито-насінніх. Широко застосовується в медицині.

Клас Хвойні включає близько 560 видів. Представники класу є одними з рекордсменів рослинного світу за висотою (секвойя вічнозелена може досягати 112 метрів), товщиною (таксодіум мексиканський досягає 16 метрів завтовшки) і довговічністю (вік одного екземпляра сосни довговічної оцінюють у 4844 роки).

Життєвий цикл хвойного дерева (сосни): 1 – спорофіт із чоловічими шишками, 2 – чоловіча шишка, 3 – жіноча шишка, 4 – пилкове зерно (чоловічий гаметофіт), 5 – мішечки з пилком (спорангії), 6 – спори, яйцеклітина (жіночий гаметофіт), 7 – пилкова трубка, 8 – насіння, що містить ембріон спорофіта



Сосна належить до ряду Соснові, родини Соснові, яка налічує 250 видів, об'єднаних у чотири роди — Ялиця, Модрина, Ялина і Сосна. Усі види родини, окрім сосни Меркуза, зустрічаються виключно в Північній півкулі. Рід Сосна включає 100 видів.

Сосна звичайна (лісова) росте на всій території Євразії. Коренева система дуже могутня і часто утворює мікоризу. Мікростробіли складаються з мікроспорофілів, що несеуть по

два мікроспорангії. У мікроспорангіях зі спорогененою тканини утворюються мікроспори, покриті оболонкою, яка має дві повітроносні порожнини. Мікросpora проростає, не залишаючи оболонки, у чоловічий гаметофіт — пилкове зерно. Він складається з двох клітин — великої вегетативної та маленької генеративної. Після дозрівання пилку оболонка мікроспорангія розкривається і пилок розноситься вітром. Мегастробіли утворюють шишки, що складаються з осі та розташованими на ній криючими лусками, у пазухах яких містяться насінні луски. Біля основи насінної луски, на боці, оберненому до осі, розташовано два насінні зачатки. В інтегументі насінного зачатка є отвір — *мікропіле*. Внаслідок проростання мегаспори утворюється жіночий гаметофіт, що складається з двох яйцеклітин і групи вегетативних клітин. У разі потрапляння на насінний зачаток пилку останній прилипає і після періоду спокою, що триває один рік, проростає. З вегетативної клітини утворюється пилкова трубка, а з генеративної — два спермії, що запліднюють яйцеклітини. Проте зародок утворюється тільки з однієї. А з вегетативних клітин жіночого заростка утворюється ендосперм насінини. Уесь процес розмноження від утворення спор до дозрівання насіння триває три роки. Після дозрівання шишка розтріскується, і насіння розлітається за допомогою вірюstu, утвореного зовнішнім шаром інтегумента. Таким чином, насіння сосни складається з диплоїдного інтегумента, утвореного оболонкою мегаспорангію, гаплоїдного ендосперма, утвореного вегетативними клітинами жіночого гаметофіта, і диплоїдного зародка.

Наявність смол робить деревину хвойних стійкою до вологи, це має величезне значення для деревообробної, хімічної та фармацевтичної промисловості, кораблебудування. Хвойні насиочують повітря фітонцидами.



Органи розмноження сосни звичайної: 1 — чоловіча шишка, 2 — молоді жіночі шишки, 3 — жіночі шишки з насінням, яке розвивається, 4 — висівання насіння, 5 — насіння



Суниця лісова



Конюшина повзуча

Відділ Покритонасінні (Квіткові)

Основними відмітними особливостями покритонасінних є наявність квітки, плоду і подвійне запліднення. Відділ складається з двох класів — *Дводольні* та *Однодольні*.

Клас Дводольні включає близько 180 тис. видів. До них належать дерева, кущі, трави. Зародок дводольних має дві сім'ядолі (у чистика, чубарки і деяких зонтичних — одна, у дегенерії — три). Листки з перистим жилкуванням, рідше пальчастим або дуговим. Провідні пучки, як правило, відкриті, розташовані в одне коло. Зародковий корінець перетворюється на головний корінь стрижневої системи, у багатьох трав коренева система мичкувата. Квітки п'ятичленні, рідше чотири- або тричленні.

Родина Розові. Близько 3 тис. видів, серед яких дерева, кущі та трави. Листкорозміщення почергове, квітки правильні п'ятичленні (рідко три-, чотири- і більше ніж п'ятичленні), оцвітіна подвійна, тичинок п'ять (або кількість кратна п'яти), плодолистків від одного до багатьох. Суцвіття — китиця, щиток. Плід — кістянка, яблуко, збірна кістянка. Представники: яблуня, груша, слива, айва, абрикоса, персик, вишня, черешня, шипшина, суниця, горобина.

Родина Боби. Близько 17 тис. видів. Дерева, кущі, трави. Листкорозміщення почергове, листки складні, часто з вусиком. Суцвіття — китиця, головка, зонтик. Квітки неправильні, з подвійною оцвітиною, п'ятичленні, чашечка зрослалистя. Тичинок десять — дев'ять зрослих і одна вільна. Маточка утворена одним плодолистком, зав'язь верхня. Плід — біб. Представники: горох, квасоля, конюшина, арахіс, люцерна, люпин, еспарцет, акація.

Родина Пасльонові. Близько 2,5 тис. видів. Трав'яністі, кущисті, зіркова дерев'яністі

рослини з простими, почергово розташованими листками. Суцвіття — завиток або китиця. Оцвітіна подвійна, чашечка зрослалистя, квітки п'ятичленні, тичинки можуть частково приrostати до пелюсток. Маточка з двох зрощених плодолистків, зав'язь верхня, плід — ягода або коробочка. Плоди часто отруйні. Представники: білена, картопля, паслін, томат.

Родина Складноцвіті (Айстрові). Понад 20 тис. видів. Характерна ознака родини — суцвіття кошик. Представлена в основному трав'яністими формами. Є чотири типи квіток.

Язиковий тип — чашолистки зредуковані у волоски, п'ять пелюсток зростаються, утворюючи язичок, маточка складається з двох зрослих плодолистків (*кульбаба*).

Несправжньоязиковий тип — три зрослі пелюстки утворюють язичок, дві пелюстки зредуковані, тичинок немає, часто маточки безплідні, виконують роль віночка суцвіття (*ромашка*).

Трубчастий тип — чашолистки зредуковані або представлені волосками, п'ять пелюсток зростаються, утворюючи трубку, п'ять тичинок зростаються в трубку пілякками, маточка утворена двома зрослими плодолистками (*ромашка* — жовті квітки в центрі суцвіття).

Лійчастий тип — безплідний, усі частини квітки, за винятком віночка, зредуковані, віночок утворений п'ятьма зрослими в трубку пелюстками (*волоска*).

Представники: соняшник, кульбаба, ромашка, ехінацея, амброзія, календула, чортополох, полин, маргаритка, хризантема, едельвейс, лопух.

Родина Хрестоцвітні. Близько 3,2 тис. видів. Поширені переважно в помірній зоні Старого Світу. В основному однорічні та багаторічні трави. Суцвіття — китиця, квітки правильні, оцвітіна подвійна. Чашолистків чотири, розташовані в два кола; пелюсток чотири, розташовані



Білена чорна



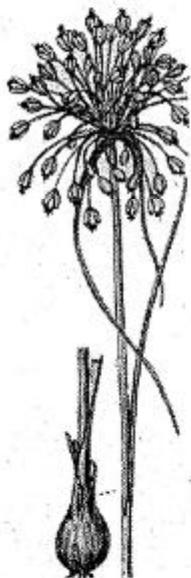
Кульбаба лікарська



Хризантема сільський



Конвалія трав'яна



Цибуля

хрестоподібно; тичинок шість — дві короткі й чотири довгі; маточка утворена двома плодолистками. Плід — стручок або стручечок. Представники: *капуста, горчиця, редиска, хрін*.

Клас Однодольні включає близько 60 тис. видів. Представленій в основному травами, зрідка зустрічаються вторинно-деревні форми (пальми). Жилкування паралельне, рідше — дугове, перисте або пальчасте. Провідні пучки закриті, можуть розташовуватися в декілька кіл. Зародковий корінець відмирає, замінюючись мичкуватою системою додаткових коренів.

Родина Злакові. Близько 10 тис. видів, поширені по всьому світу, вітрозапильні. Зовнішнє коло віночка перетворене на верхню та нижню квіткові луски, внутрішнє — па два лодикули (утвори, що відкривають квітку). Тичинок три, рідше шість або багато; зав'язь утворена двома плодолистками. Характерною особливістю є стебло соломина. Соломина має вставний ріст завдяки меристемам, розташованим у вузлах. Листки сидячі, складаються з трьох частин: піхва, що охоплює стебло; язичок, що закриває вхід у піхву та запобігає потраплянню вологи; власне листкова пластинка. Суцвіття — складний колос або во́лоть. Представники: *рис, пшениця, ячмінь, жито, кукурудза, сорго, пирій, тростина, бамбук*.

Родина Лілійні. Близько 1,3 тис. видів. Багаторічні трав'янисті рослини, що утворюють цибулини. Квітки тричленні, оцвітина проста, шість пелюсток розташовані у два кола, шість тичинок, маточка утворена трьома зрослими плодолистками. Плід — коробочка або ягода. Представники: *лілія, конвалія, тюльпан, проліска*.

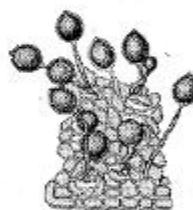
Родина Цибулеві. Близько 650 видів, будова подібна до лілійних. Суцвіття — зонтик або китиця. Представники: *цибуля, часник*.

ЦАРСТВО ГРИБІЙ

Гриби

Налічується близько 100 тис. видів грибів. Вони мають ряд ознак, характерних для тварин: гетеротрофне живлення, клітинна оболонка містить хітин, основна запасаюча речовина — глікоген, у результаті метаболізму утворюється сечовина. При цьому гриби здатні до необмеженого росту, нерухомі та живляться шляхом всмоктування, що характерно для рослин. Вегетативне тіло гриба називається *міцелем*, або *грибницєю*, воно складається з тонких розгалужених ниток — *гіфів*, які мають верхівковий ріст. Розмножуються гриби статевим, нестатевим і вегетативним способами.

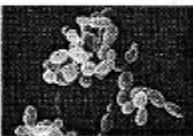
Клас Ооміцети. Розвинений багатоядерний неклітинний міцелій. Нестатеве розмноження здійснюється зооспорами з двома джгутиками. Представник — рід *фітофтора*, що налічує близько 70 видів. Всі фітофторові ведуть паразитичний спосіб життя. Зооспори утворюються в спорангіях, проростання зооспор і зараження рослин-хазяїна відбувається у воді, тому масове розповсюдження фітофтори відбувається в дошову погоду. Також має місце і статеве розмноження. Фітофтора вражає практично всі тканини рослин, руйнуючи її клітини своїми гіфами й отруюючи виділеннями. Один з видів фітофтори, що вражає картоплю, був завезений до Європи з Перу в 1840 р. Її масовий розвиток у подальші роки спричинив загибель урожаю картоплі — основної сільськогосподарської культури, що призвело



Фітофтора: спорангієнсі зі спорангіями



Спорангії муко-рового гриба



Дріжджі: поділ брунькуванням

до масового голоду й злиднів. Тоді фітофтору прозвали «картопляною чумою».

Клас Зигоміцети. Розвинений неклітинний міцелій, який у деяких відів у зрілому стані розділяється на клітини. До цього класу належать цвілеві гриби роду *мукор*. Вони викликають пліснявіння і псування продуктів харчування, деякі є паразитами внутрішніх органів людини та тварин. Токсини, що виділяються цвілевими грибами, дуже небезпечні для здоров'я і навіть у невеликих кількостях можуть призвести до смерті. Основний спосіб розмноження — нестатевий, спори утворюються в спорангіях, піднятих над грибницею на спороніжках.

Клас Аскоміцети (сумчасті гриби). Один з найбільших класів грибів, що включає близько 30 тис. видів. Характерна особливість класу — утворення під час статевого розмноження асків (сумок) — одноклітинних структур, що містять спори. Представники — *дріжджі*. Міцелій дріджів утворюється клітинами, що розмножуються брунькуванням. Завдяки здатності до бродіння дріжджі використовують для приготування спиртних напоїв і випікання хліба. Представниками класу



Сажка кукурудзи:
урожайний качан



Ріжки жита: уражений колос



Зморшок

є також *борошисторясні і ріжкові гриби*. *Борошиста роса* — паразит культурних рослин, розташовується на поверхні плодів і листків у вигляді білуватого нальоту, дуже знижує врожайність. Ріжкові є паразитами злакових культур. Алкалоїди ріжків роблять борошно з уражених зерен непридатним для випікання хліба. Зморшки мають харчове значення. *Трюфель*, плодові тіла якого утворюються під землею, є найдорожчим делікатесним грибом.

Клас Базидіоміцети. Близько 30 тис. видів багатоклітинних грибів, які утворюють спеціальні споротвірні органи — базидії. До базидіоміцетів належать так звані *шапкові гриби*, плодове тіло яких складається з ніжки та шапки. *Лисичкові гриби* вживаються в їжу. *Трутові гриби* є руйнівниками деревини. *Сажкові та іржасті гриби* — паразити рослин, в основному злаків.

Клас Дейтероміцети (недосконалі гриби). Багатоклітинний міцелій. Життєвий цикл проходить у гаплоїдній стадії без зміни ядерних фаз. Усі представники класу розмножуються нестатевим шляхом. Надзвичайно різноманітні, оскільки здатні зливатися один з одним, утворюючи міцелій з різними за генетичним складом ядрами. До цього класу належать цвілеві гриби роду *пенцил* — джерело перших антибіотиків.

Значення грибів у природі та житті людини. У першу чергу слід відзначити шкоду, якої завдають паразитичні гриби. Не існує жодного виду багатоклітинних організмів, який би не вражався грибними паразитами, що викликають захворювання або смерть.

Багато грибів, особливо шапкових, здатні вступати в симбіоз з коренями рослин, утворюючи *мікорізу*. При цьому гриб отримує від рослини поживні речовини, а рослина від гриба — біологічно активні речовини, які стимулюють її ріст;

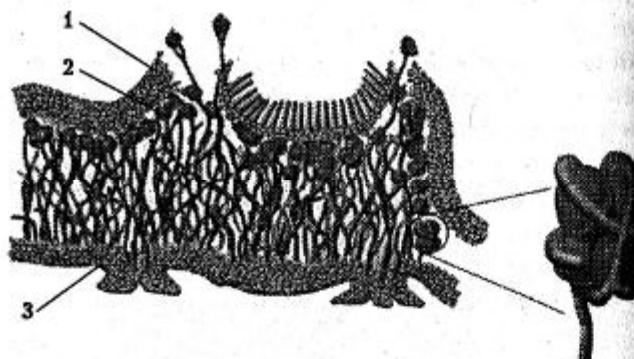


Олександр
Флемінг
(1881–1955) —
англійський мік-
робіолог; у 1928 р.
випадково виявив
здатність пеніци-
ла виділяти речо-
вини, згубні для
стафілококових
бактерій

також за допомогою грибних гіфів рослина збільшує всмоктування води з ґрунту (див. с. 207).

Лишайники

Лишайники представлені більш ніж 20 тис. видів. В основі організації лишайників лежить **помірний паразитизм гриба на водорості**. Гриб і водорость вступають у тісні, довготривалі відношення і формують особливі морфологічні форми та шляхи метаболізму. Гриб є **облігатним помірним паразитом**. Він формує особливі гіфи — *гаусторії*, які проникають у клітини водоростей і слугують для обміну речовинами. Гриб поступово з'їдає вміст водорости, залишаючи при цьому резерв, оскільки знищення всієї водорости призведе до його загибелі. У свою чергу водорость отримує від гриба воду та мінеральні речовини.



Будова лишайників: 1 — верхня кора, 2 — шар водоростей, 3 — нижня кора

Грибний компонент лишайників — **мікобіонт** — може бути представником класів *Базидіоміцети*, *Аскоміцети* або *Фікоміцети*. У вільноживучому стані мікобіонти в природі не зустрічаються, а в культурі ростуть дуже повільно й не утворюють плодових тіл. **Водоростевий компонент — фікобіонт** — може бути представником відділів

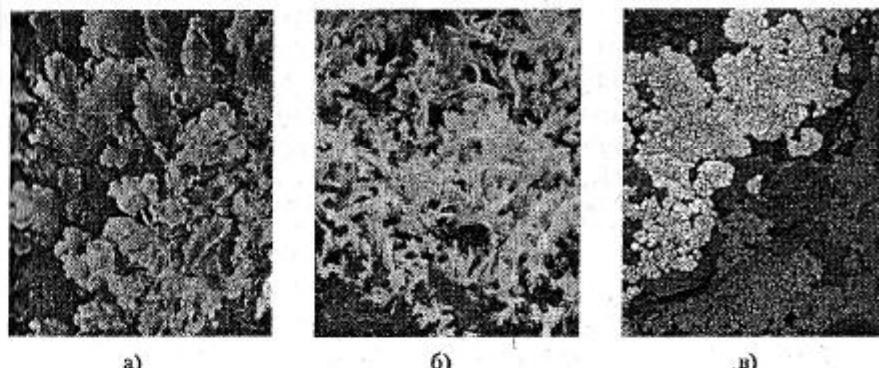
Зелені, *Жовтозелені* або *Бурі водорости*, а також *Ціанобактерії*. Близько 40 % лишайників мають як фікобіонта зелену одноклітинну водорость *требуксію*. Фікобіонт зберігає здатність до автономного існування та розмноження, проте здатність переносити несприятливі умови зовнішнього середовища (у першу чергу перепади вологості та температури) помітно знижується.

Слані лишайників бувають трьох морфологічних типів:

накипні — у вигляді скориночки, щільно зрослої із субстратом (*піренула близкуча*, *верукарія скельна*, *каліціум зелений*, *артонія промениста*);

листуваті — у вигляді листкоподібної пластиинки, горизонтально розташованої на субстраті (*колема в'яла*, *пельтігера пухирцева*, *лобарія легенева*, *пармелія відцентрова*);

кущисті — у вигляді прямостоячого або звисаючого кущика (*сферефорус круглий*, *рочелла фукoidна*, *уснея довгошия*, *кладонія оленяча*).



Слані лишайників: а) листуваті, б) кущисті, в) накипні

Розрізняють **гомеомерні** та **гетеромерні** слані. У гомеомерній слані водорости дифузно розкидані по всій її товщі, а в гетеромерній утворюють відокремлений шар.

Розмноження лишайників здійснюється статевим, нестатевим і вегетативним способами. Утворення мікобіонтом плодових тіл і спор — довгий процес, що триває у деяких видів до 10 років. Після висівання і проростання спор молодий міцелій утворює довгі тонкі *пушкові гіфи* для виявлення водоростей, які відповідають діному виду лишайника. Виявивши клітини водорості, гіфи мікобіонта відокремлюють їх від субстрату, оточують і починають формувати слань. Водорости у складі лишайника розмножуються, як правило, нестатевим способом.

Екологія та значення у природі. Лишайники є багаторічними організмами, вік деяких екземплярів оцінюють у 300 і більше років. У високих широтах тундри та лісотундри лишайники складають значну частину рослинного покриву, будучи основними продуцентами органічних речовин. Лишайники беруть активну участь у процесах ґрунтоутворення, руйнуючи своїми виділеннями тверді породи. Лишайники, які живуть на деревах, захищають їх від зараження трутовими грибами, діючи своїми виділеннями фунгіцидно. Висока чутливість лишайників до забрудненого повітря дозволяє використовувати їх як природний індикатор забруднення повітря оксидами Сульфуру, Нітрогену і Карбону.

ЦАРСТВО ТВАРИНИ ПІДЦАРСТВО НАЙПРОСТИШІ, або ОДНОКЛІТИННІ

Будова. *Клітина найпростішого* — це самостійний організм, якому властиві всі життєві функції: обмін речовин, подразливість, розмноження, пересування в просторі.

Усі найпростіші належать до *еукаріотів*, їхні клітини мають оформлене ядро, в якому міститься генетичний матеріал. Від навколошнього середовища клітина відмежована клітинною мембраною, що виконує бар'єрну і захисну функції. У цитоплазмі розрізняють два шари: *ектоплазму* (зовнішній) і *ендоплазму* (внутрішній). В ендоплазмі розташовуються *органели* — постійні структури, що виконують певні функції. До органел, типових для еукаріотичних клітин, належать мітохондрії, ендоплазматичний ретикулум, рибосоми, апарат Гольджі, лізосоми, ядро. Разом із ними в цитоплазмі найпростіших присутні специфічні органелі — травні та скоротливі вакуолі, базальне тільце (у джгутикових), очки.

Скоротлива вакуоля — це органела осморегуляції, яка контролює потік води в клітину. Скоротлива вакуоля особливо важлива для прісноводних форм. У цих найпростіших концентрація солей у цитоплазмі вища, ніж у навколошньому середовищі, тому вода за законами осмосу спрямовується в клітину. Вона накопичується в скоротливій вакуолі, а під час її скорочення виливається назовні. Інші функції скоротливої вакуолі: видільна — разом із водою назовні виводяться продукти обміну речовин; дихальна — з водою надходить розчинений кисень. У морських форм інтенсивність роботи скоротливої вакуолі залежить від

солоності води; скоротлива вакуоля може бути відсутньою.

Травна вакуоля виконує функцію травлення. У її порожнину виділяються ферменти, що переварюють поглинені частинки їжі (органічні залишки, бактерії тощо).

Подразливість. Як і всім живим організмам, найпростішим притаманна *подразливість* — здатність реагувати на різні зміни навколошнього середовища. Подразливість одноклітинних має характер *таксиса*. Розрізняють позитивні такси — рух до джерела подразнення, і *негативні* — уникнення дії подразника. За типом подразника виділяють *фототаксис* (подразник — світло), *хемотаксис* (подразник — хімічні речовини) тощо.

Екологія. За типом живлення найпростіші можуть бути *фототрофами* та *гетеротрофами*. Деякі одноклітинні, наприклад евглена зелена, в умовах яскравої освітленості поводяться як фототрофи, а в темряві, за наявності органічних речовин, переходят на гетеротрофний тип живлення.

Серед найпростіших зустрічаються *вільноживучі* (вільноплаваючі, прикріплені) та *паразитичні* форми. Вільноплаваючі здатні до активного руху, який забезпечується непостійними виростами клітини — *псевдоподіями*, (амеби, радіолярії), *джгутиками* (хламідомонада, трипаносома), *війками* (інфузорії). Багато які з найпростіших утворюють *колонії* (вольвокс). У колонії кожна клітіна є самостійною, але не завжди може існувати у вільноживучій формі. Деякі одноклітинні пристосувалися до паразитичного способу життя (дизентерійна амеба, малярійний плазмодій).

Найпростіші поширені повсюдно. Вони освоїли прісні, морські води та ґрунт. Багато найпростіших, що живуть у Світовому океані, мають мінеральний скелет (форамініфири, радіолярії) з кальцій карбонату або силіцій оксиду. Після від-

мирания організмів ці скелети утворюють потужні донні поклади. Розміри найпростіших варіюють від 2–4 мкм (паразитичні види, наприклад лейшманія) до 1,5 і навіть до 10 мм (інфузорії). У деяких форамініфер черепашка має 5–6 см у діаметрі.

Систематика. На сьогодні описано близько 30 тис. видів найпростіших. У підцарстві Найпростіші виділяють до 10 типів, з яких ми розглянемо такі: *Саркомастигофори*, *Споровики*, *Інфузорії*.

ТИП САРКОМАСТИГОФОРИ

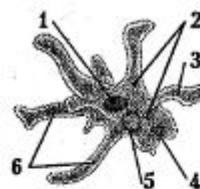
До типу Саркомастигофори належить понад 25 тис. видів найпростіших (вільноживучих або паразитичних), органелами руху яких слугують *псевдоподії* або *джгутики*. Іноді обидва ці типи органел існують одночасно або виникають послідовно у ході життєвого циклу. Живуть у морських і прісних водоймах. До цього типу належать класи *Саркодові*, *Радіолярій*, *Джгутикові*.

Клас Саркодові.

Клітина саркодових покрита плазматичною мембрanoю, проте багато видів мають *черепашку*. Органелами руху та захоплення їжі у представників класу є непостійні вирости цитоплазми — *псевдоподії* (*нестправжні ніжки*). Основна маса саркодових — мешканці морів; у прісноводних форм є скоротливі вакуолі, що забезпечують виведення з клітини надмірної кількості води. Харчуються саркодові водоростями, бактеріями й іншими найпростішими. Розмножуються як нестатевим, так і статевим способом.



Амеба протей



Будова амеби протеї: 1 — ядро, 2 — травні вакуолі, 3 — цитоплазма, 4 — частинки іжі, 5 — скоротлива вакуоля, 6 — несправжні ніжки

Амеба протеї — типовий представник саркодових. Живе в прісних водоймах, має розміри близько 0,5 мм. Ззовні тіло амеби покрите плаzmалемою. Характерна особливість — відсутність постійної форми тіла; клітина утворює вирости — псевдоподії, за допомогою яких амеба пересувається. До складу псевдоподій входять як енто-, так і ендоплазма. В ендоплазмі міститься травна вакуоля та численні харчові включення, скоротлива вакуоля, ядро й інші органели. Захоплення іжі здійснюється шляхом фагоцитозу; несправжні ніжки обгортают харчуvinчастинку, після чого відбувається її поглинання й утворення травної вакуолі.

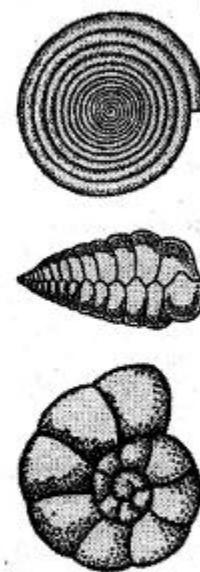
Єдиний відомий спосіб розмноження в амеб — поділ. Процес починається з мітотичного поділу ядра, потім з'являється перетяжка, яка розділяє клітину на дві однакові половини, в кожну з яких відходить по одному ядру. У разі достатнього живлення і помірної температури амеба ділиться один раз протягом двох діб.

Дизентерійна амеба паразитує в кишечнику людини і спричиняє тяжке захворювання — *амебіаз*. Це захворювання зустрічається рідко; у більшості випадків амеба живе в просвіті кишечника хазяїна, активно рухається і живиться бактеріями. Проте іноді вона вкоріняється в стінку кишкі, руйнує епітелій, викликаючи утворення виразок, проникає в кров і починає живитися еритроцитами. На певному етапі паразитування амеба потрапляє в пряму кишку, де перетворюється на *цисту*. Разом із калом цисти виводяться в навколошне середовище і зберігають життездатність 2—3 місяці. Вони розносяться мухами і можуть потрапляти на продукти харчування. У кишечнику людини оболонка цисти розчиняється і амеба починає паразитувати.

Форамініфири живуть виключно в солоній воді. Вони мають здатність концентрува-

ти у своєму тілі кальцій з морської води та формувати черепашки з кальцієвим карбонатом. Основна функція черепашки — захисна. Черепашки можуть бути як однокамерні, так і багатокамерні. У перегородках між камерами розташовані отвори, завдяки чому цитоплазма являє собою єдине ціле. Стінки черепашок у багатьох видів пронизані найдрібнішими порами, через які назовні виходять псевдоподії. Останні у форамініферах дуже тонкі і часто галузяться. Вони використовуються не тільки для руху, але й для захоплення іжі. Усередині черепашок містяться цитоплазматичні органели та ядро.

Розмноження у форамініферах пов'язане із чергуванням двох поколінь — нестатевого та статевого. У разі *нестатевого способу* розмноження ядро найпростішого поєднання ділиться шляхом мейозу (не мітозу!) і дочірні ядра, що утворюються при цьому, несуть гаплоїдний набір хромосом. Потім навколо кожного ядра відокремлюється ділянка цитоплазми й амебоїдні зародки виходять з устя черепашки назовні. Навколо кожного зародка утворюється черепашка, спочатку однокамерна, а потім, у міру зростання і перетворення на дорослий організм, багатокамерна. Це *статеве покоління*, що несе гаплоїдний набір хромосом. Саме воно на певному етапі розвитку вступає в статевий спосіб розмноження, яке починається з поділу ядра (оскільки воно гаплоїдне, то ділиться може тільки шляхом мітозу) і відокремлення навколо нього цитоплазми. У результаті утворюються тисячі дочірніх одноядерних клітин, забезпечених двома джгутиками. Ці клітини швидко пересуваються і є *гаметами*. Гамети попарно зливаються одна з одною (гамета одного організму зливається з гаметою іншого організму) з утворенням зиготи. Зигота несе диплоїдний набір хромосом. Вона росте, виділяє вапняну черепашку і незабаром перетворюється на дорослу



Форми черепашок у форамініферах

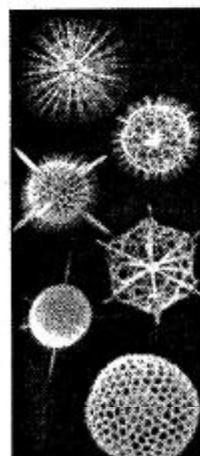
форамініферу — *нестатеве покоління*, з якого почався цикл. Через деякий час ядро знову ділиться мейозом з утворенням дочірніх гаплоїдних клітин (статеве покоління) і цикл повторюється.

Таким чином, у форамініфер ми зустрічаємося з рідкісним для тваринного світу явищем: *чергуванням статевого і нестатевого поколінь* з гаплоїдним і диплоїдним наборами хромосом відповідно (див. с. 108).

Клас Радіолярій, або Променяки

Це великий клас морських найпростіших, що налічує в даний час 7–8 тис. видів. Розміри радіолярій варіюють від 40–50 мкм до 1 мм. Усі променяки — планктонні організми.

Ендоплазма та ядро радіолярій оточені мембрanoю, яка утворює так звану *центральну капсулу*. Стінки капсули пронизані порами, через які ендоплазма сполучається з ектоплазмою. Ектоплазма містить численні включення — *жирові краплі*, слиз (іноді одноклітинні зелені водорості, з якими радіолярії перебувають у симбіотичних стосунках). Ці включення зменшують щільність найпростішого і сприяють його пересуванню в товщі води. Окрім центральної капсули, радіолярії мають *мінеральний скелет* (у більшості випадків із силіцій оксиду), що виконує захисну функцію. Через пори скелета проходять численні псевдоподії.



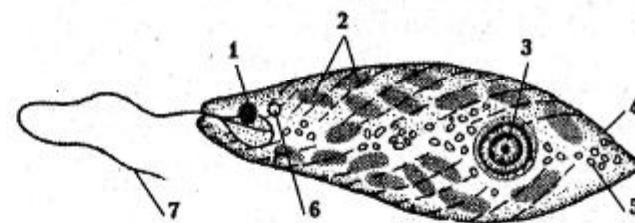
Радіолярії

Клас Джгутикові

Характерна особливість найпростіших цього класу — наявність *джгутика*, биття якого забезпечує поступальний рух найпростішого у товщі води. Число джгутиків варіє від одного до декількох десятків. Кожний джгутик складаєть-

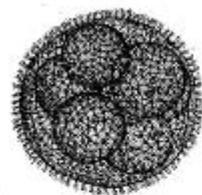
ся з двох частин — зовнішньої, забезпечує рух, і внутрішньої, зануреної в ектоплазму і утвореної *базальним тільцем* (див. с. 59–60). Зовні обидві частини джгутика покриті мембраною, що є безпосереднім продовженням зовнішньої мембрани клітини. Всередині по всій довжині проходять одинадцять *білкових мікротрубочок* (две в центрі, дев'ять по колу). Більшість джгутикових мають постійну форму клітини, проте деякі види зберігають здатність утворювати псевдоподії. Серед джгутикових є організми з автотрофним, гетеротрофним і змішаним типами живлення.

Евглена зелена — характерний представник джгутикових. Значно поширені в прісноводних водоймах. Евглена має один джгутик. У передній частині клітини розташоване яскраво-червоне вічко — *стигма*, яке виконує функцію визначення джерела світла (евглена проявляє позитивний фототаксис). У цитоплазмі присутні хлороплати, що містять хлорофіл. Евглена здатна міняти характер живлення й обміну речовин залежно від умов середовища: за умов світла її властивий фототрофний тип, у темряві — гетеротрофний.



Будова евглени зеленої: 1 — очко, 2 — хлороплати, 3 — ядро, 4 — плазмалема, 5 — поживні речовини, 6 — скотрільна вакуоля, 7 — джгутик

Вольвокс належить до колоніальних організмів. Колонії вольвоксу великі (до 0,9 мм), кулястої форми. Кожна колонія включає декілька тисяч клітин. Основна маса колонії складається з драглистої речовини — *слизу*, що продукується клітинами. Клітини розташовуються в периферійному шарі та зв'язані між собою



Колонія вольвоксу з дочірніми колоніями всередині материнської



Трипаносоми в кров'яному руслі людини

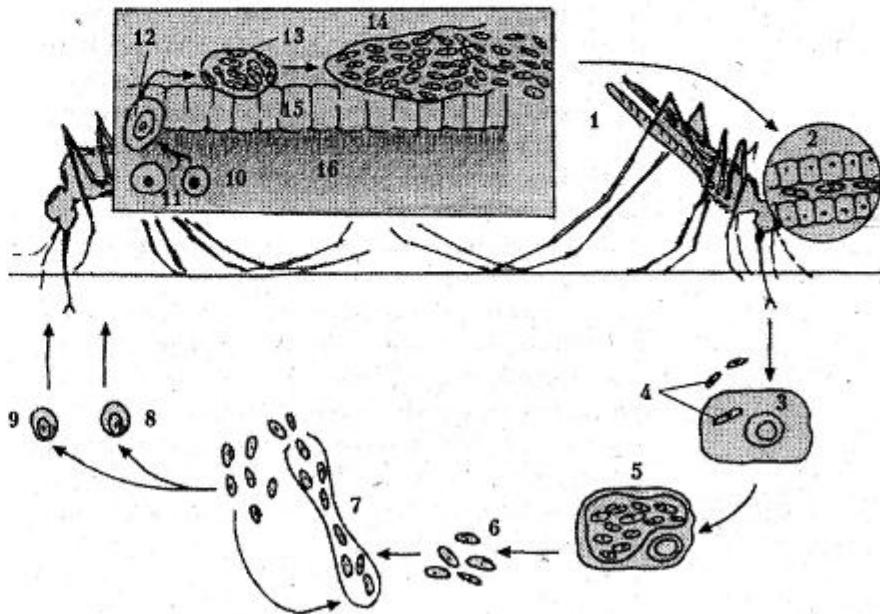
найтоншими цитоплазматичними містками. Лише невелика кількість клітин колонії здатна ділิตися. Вони переміщаються в центральну частину, де і розвиваються дочірні колонії. Коли розміри дочірніх колоній збільшуються настільки, що не можуть поміститися усередині материнської, остання гине, а дочірні виходять назовні.

Трипаносома — збудник сонної хвороби, паразитує в крові людини. Довжина клітини трипаносоми складає 15–30 мкм; від переднього кінця бере початок джгутик, який продовжується уздовж усієї клітини і з'єднується з нею тонкою цитоплазматичною перетинкою. Трохи не доходячи до заднього кінця тіла, джгутик входить в ектоплазму та закінчується базальним тільцем. У цитоплазмі трипаносом окрім основних органел містяться у вигляді гранул резервні поживні речовини. Переносником трипаносом є муха цеце, значно поширені в Африці. Під час укусу людини, хворої на сонну хворобу, в кишечник мухи потрапляють трипаносоми, які там інтенсивно розмножуються. Потім вони активно проникають у слінні залози й хоботок комахи. Внаслідок укусу мугою здорової людини трипаносоми потрапляють у кровоносне русло і, розмножуючись, спричиняють захворювання. Сонна хвороба за відсутності лікування перебігає дуже важко, характеризується нервово-психічними розладами, сонливістю, виснаженням організму, що призводить до смерті.

ТИП СПОРОВИКИ

Велика група найпростіших, які ведуть виключно паразитичний спосіб життя. Споровики пристосувалися до паразитування в кишечнику, нирках, кровоносній системі людини та тварин.

Малярійний плазмодій — збудник малярії. Цикл життя малярійного плазмодія дуже складний і перебігає зі зміною хазяїв: статевий процес відбувається в тілі комара роду *Anopheles* (основний хазяїн), а нестатеве розмноження — у тілі людини (проміжний хазяїн).



Життєвий цикл малярійного плазмодія: 1 — комар роду *Anopheles*, у слінних залозах якого (2) містяться спорозоїти; 3 — клітина печінки людини, в яку проникають спорозоїти (4); 5 — мерозоїти в клітині печінки; 6 — мерозоїти, що потрапили в кров; 7 — еритроцит з мерозоїтами; 8, 9 — незрілі макро- і мікрагамети в кров'яному руслі людини; 10, 11 — зрілі макро- і мікрагамети в кишечнику комара; 12 — зигота; 13 — поділ зиготи на зовнішній поверхні кишечника комара; 14 — розрив оболонки, вихід спорозоїтів; 15 — стінка кишечника; 16 — просвіт кишечнику

Нестатеве розмноження. У разі укусу самкою комара паразити (*спорозоїти*) проникають у кров людини, і далі — у клітини печінки. Тут вони активно діляться з утворенням дочірніх особин (*мерозоїтів*), здатних укорінятися в еритроцити. У кров'яних клітинах мерозоїти активно діляться,



Маларійний комар

руйнуючи гемоглобін. Через деякий час їх стає так багато, що еритроцит лопається і паразити потрапляють у кров, укорінюються в нові еритроцити і процес повторюється. Ці цикли пов'язані з нападами лихоманки і залежно від виду пласмодію повторюються кожні 72, 48 або 24 години. Лихоманка спричиняється продуктами життєдіяльності паразита, які у великій кількості потрапляють у кров унаслідок руйнування еритроцитів. Через декілька циклів нестатевого розмноження частина мерозоїтів перетворюється на гаметоцити — незрілі статеві форми. Для дозрівання гаметоцити повинні потрапити в кишечник комара роду *Anopheles*.

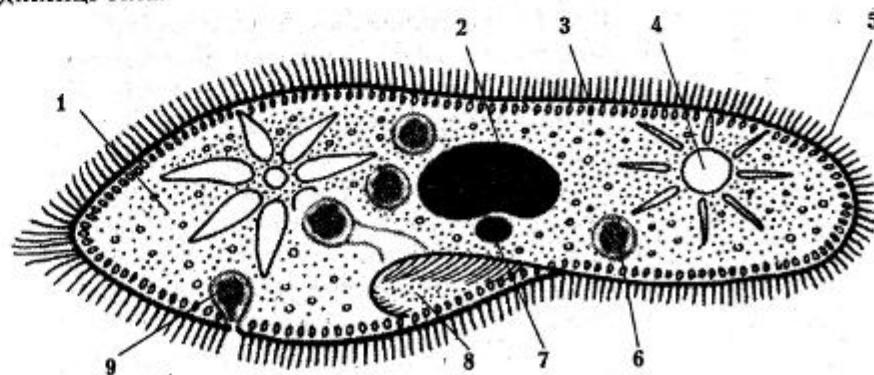
Статеве розмноження. У кишечнику комахи гамети зливаються з утворенням рухомої зиготи. Остання закріплюється на зовнішній поверхні кишечнику комара, покривається оболонкою і починає ділитися. Формуються тисячі особин нестатевого покоління (*спорозоїти*). Оболонка лопається і спорозоїти з потоком гемолімфи розносяться в слинні залози комара. Під час укусу вони потрапляють у кров людини, і цикл повторюється.

ТИП ІНФУЗОРІЙ

Понад 7 тис. видів інфузорій заселили морські та прісні води, ґрунт, багато з них пристосувалося до паразитизму.

Інфузорія туфелька — велике найпростіше (довжина тіла дорівнює 0,2 мм); дістала свою назву через форми клітини. Характерна особливість — наявність безлічі війок (до 15 тис.) по всій поверхні тіла. Війки перебувають у безперервному русі, забезпечуючи швидке переміщення інфузорії у просторі. Війки влаштовані так само, як і джгутики.

Ектоплазма інфузорії має досить складну будову і забезпечує постійну форму клітини найпростішого. На одному боці у туфельки є заглибина — *рот* (*перистом*), у якому розташовані довгі війки, що забезпечують надходження поживних речовин у клітину. Кожна з двох скоротливих вакуолей складається з центрального резервуару та декількох привідних канальців, по яких у резервуар стікає надмірна кількість рідини. Під час його скорочення рідина виливається назовні. Травна вакуоля інфузорій рухається з потоком цитоплазми. Неперетравлені залишки їжі викидаються через порошицю, яка міститься в певній ділянці тіла.



Будова інфузорії туфельки: 1 — цитоплазма, 2 — велике ядро (макронуклеус), 3 — плазмалема, 4 — скоротлива вакуоля, 5 — війки, 6 — травна вакуоля, 7 — мале ядро (мікронуклеус), 8 — рот, 9 — порошиця

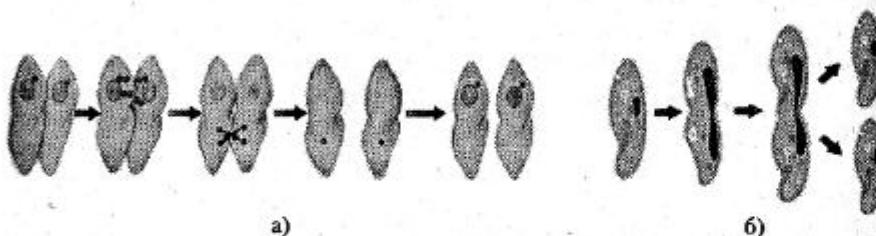
В інфузорії є два ядра, різні за формою і кількістю генетичного матеріалу. Більше ядро — *макронуклеус* — містить більше ДНК, характеризується високим рівнем транскрипції, що пов'язано з його участю в процесах синтезу білка. Менше ядро — *мікронуклеус* — бере участь у процесах розмноження.

Розмноження інфузорії може відбуватися як нестатевим способом (поділом), так і статевим. Звичайно статевий процес чергується з кількома

Серед найпростіших є види, які утруднюють відмежування тварин від рослин. Наприклад, багато джгутикових містять хлорофіл і здатні до фотосинтезу, у форамініфер чергуються гаплоїдне і диплоїдне покоління. Навпаки, деякі одноклітинні водорості (хламідомонада) мають джгутик і активно пересуваються. Тому багато систематиків об'єднують тваринні та рослинні одноклітинні організми в окрім царства — *Протисти*.

циклами нестатевого розмноження. У разі **нестатевого розмноження** посередині тіла інфузорії утворюється перетяжка, і з однієї особини утворюється дві. Цьому процесу передує мітотичний поділ обох ядер, їх розходження до різних полюсів клітини, синтез війок та інших органел.

Час від часу у туфельки спостерігається **статевий процес**, що дістав через свої особливості назву **кон'югація**. Під час кон'югації дві інфузорії зближуються і тісно злипаються черевними поверхнями. У цей період макронуклеус руйнується, а мікронуклеус (диплоїдний) ділиться шляхом мейозу з утворенням чотирьох гаплоїдних ядер. Три з них також руйнуються, а четверте ділиться мітотично. Зрештою в тілі кожної інфузорії утворюються два гаплоїдних ядра. Одне з них переміщується в сусідню інфузорію, де зливається з другим (нерухомим) ядром. У результаті злиття в кожній інфузорії утворюється одне диплоїдне ядро. Через деякий час кон'югуючі особини розходяться. У кожній з них відбувається відновлення ядерного апарату: внаслідок мітозу мікронуклеуса утворюється макронуклеус. Таким чином, важлива особливість статевого процесу інфузорій — відсутність гамет. Є лише статеві ядра, які зливаються між собою. Біологічне значення кон'югації полягає в підвищенні спадкової мінливості і в оновленні генетичного матеріалу.



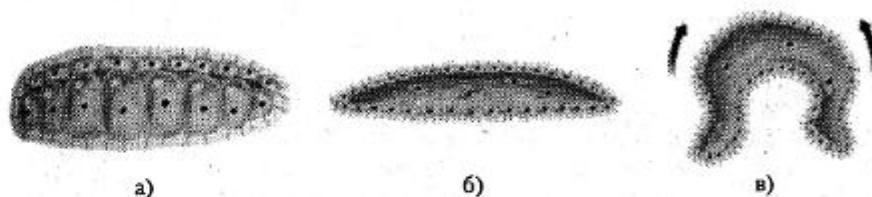
Розмноження інфузорії туфельки: а) статеве, б) нестатеве

ПІДЦАРСТВО БАГАТОКЛІТИННІ

Основними еволюційними особливостями будови багатоклітинних є:

- 1) багатоклітинність
- 2) симетрія (радіальна, двобічна);
- 3) диференціювання клітин за будовою та функціями;
- 4) поява клітин, спеціалізованих для розмноження.

Цікавим фактом в історії зоології стало виявлення унікального організму — *трихоплакса* (він був детально описаний у 1971 р.). Ця тварина, на думку багатьох учених, є проміжною ланкою між одноклітинними та багатоклітинними. Трихоплакс — тонкий пластиноподібний організм розміром не більший за 4 мм, без переднього та заднього кінців, який змінює форму тіла подібно до амеби. Рот та будь-які внутрішні органи відсутні. Ззовні він вкритий джгутиковими клітинами, а внутрішній простір заповнений амебоїдними клітинами. Щоб присудити трихоплаксу статус предка багатоклітинних тварин, потрібні подальші дослідження.



Походження багатоклітинних: а) гіпотетична двошарова плакула — можливий попередник усіх тварин; б), в) трихоплакс — реально існуючий організм, можливий попередник багатоклітинних, який живиться, тимчасово набуваючи форми келиха

ТИП ГУБКИ

Губки — примітивні багатоклітинні тварини, які ведуть прикріплений спосіб життя. Вважається, що перші представники цього типу з'явилися в протерозойську еру. На сьогодні відомо понад 3 тис. видів губок; розміри варіюють від 1–2 мм до 2 м. Губки поширені в прісних і солоних водах усіх кліматичних зон, представлені як поодинокими, так і колоніальними формами. Незважаючи на таку різноманітність, усі губки мають загальний план будови, що дозволяє об'єднати їх в один тип:

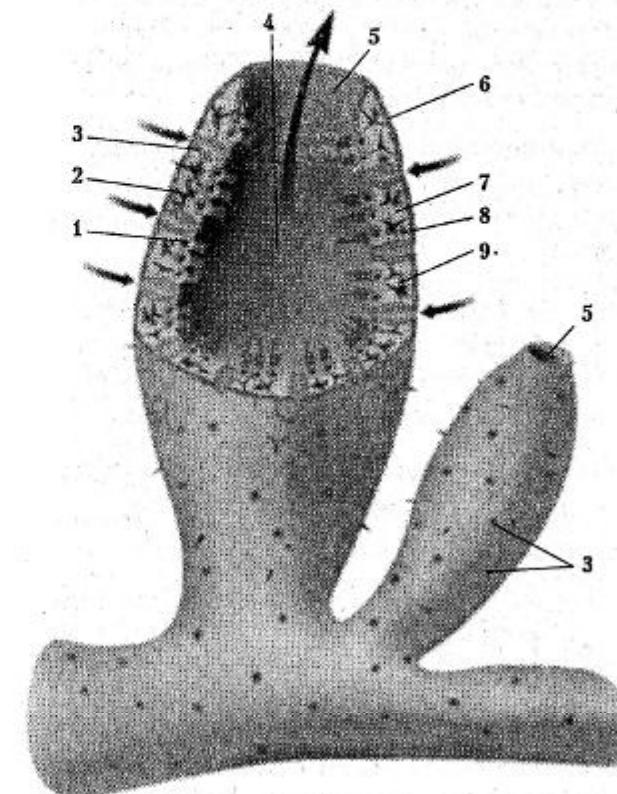
- 1) клітини тіла диференційовані та мають тенденцію до утворення тканин;
- 2) тіло складається з двох шарів клітин — *ектодерми* й *ентодерми*, між якими міститься драглиста речовина — мезоглея;
- 3) майже завжди є внутрішній скелет (ватняковий, кремнієвий), який виконує опорну функцію.

Будова. У багатьох губок тіло має вид келиха або мішечка, прикріпленого до субстрату (дна, каменів, черепашок). У верхній частині розташований отвір — *устя (оскулум)*, через яке порожнина тіла губки (*атріальна порожнина*) сполучається з навколошнім середовищем. Стінка тіла складається з двох шарів — *екто-* й *ентодерми*. В ектодермі містяться плоскі клітини, які утворюють *покривний епітелій*. Ентодерма складається з клітин, які мають джгутик, — *хоаноцитів*. У мезоглею запурені: 1) *опорні клітини*, що формують скелет; 2) *амебоцити*, що мають псевдоподії, беруть участь у травленні, здатні перетворюватися на інші види клітин; 3) *статеві клітини*. Стінка тіла губки пронизана численними *наскрізними порами*, у яких містяться хоаноцити. Скелет складається з безлічі голок (*спікул*), що мають різ-



Форми спікул у губок

номанітну форму та розміри. В утворенні скелета бере участь *спонгін* — речовина, яка скріплює голки між собою.



Будова губок: 1 — хоаноцит, 2 — спікула, 3 — пора, 4 — атріальна порожнина, 5 — устя (оскулум), 6 — епітеліальні клітини, 7 — мезоглея, 8 — яйце-клітина, 9 — опорна клітина.
Стрілками показаний напрям потоку води крізь тіло губки

Живлення, дихання, виділення. Живлення, дихання та виділення у губок здійснюються за допомогою безперервного потоку води крізь тіло. Завдяки ритмічній роботі джгутиків хоаноцитів вода нагнітається в пори, потрапляє в атріальну порожнину і через устя виводиться назовні. Завислі у воді залишки відмерлих організмів і найпростіші захоплюються хоаноцитами, передаються амебоцитам і розносяться ними



Різні губки

по всьому тілу. Захоплення поживних частинок відбувається шляхом фагоцитозу; травлення у губок внутрішньоклітинне. Неперетравлені залишки викидаються в порожнину та виводяться назовні. Для дихання використовується розчинений у воді кисень, який поглинається всіма клітинами тіла. Вуглекислий газ також виводиться в розчиненому стані.

Розмноження. Розмножуються губки як статевим, так і нестатевим шляхом. У разі статевого розмноження зрілий сперматозоїд однієї губки виходить через устя і з потоком води потрапляє в порожнину іншої, де за допомогою амебоцитів доставляється до зрілої яйцеклітини. Дроблення зиготи та формування личинки, окрім деяких винятків, відбувається усередині материнського організму. Личинка зазнає ряд складних змін, виходить через устя в навколошне середовище, прикріпляється до субстрату й перетворюється на дорослу губку. **Нестатеве розмноження** здійснюється брунькуванням або фрагментацією. У разі брунькування дочірня особина утворюється на материнській і містить, як правило, усі види клітин. Унаслідок фрагментації тіло губки розпадається на частини, кожна з яких за сприятливих умов дає початок новому організму. Губки мають високу здатність до *регенерації*.

Екологія. Головною причиною, що перешкоджає масовому розповсюдження губок, є відсутність відповідного субстрату. Більшість губок не можуть жити на мулистому дні, оскільки частинки мула закупорюють пори, що призводить до загибелі тварини. Великий вплив на поширення мають солоність і рухливість води, температура.

Практичне значення губок невелике. Воно зводиться до виготовлення прикрас, застосування деяких видів у медицині. Деякі губки використовують в акваріумах як фільтраторів води.

ТИП КИШКОВОПОРОЖНИННІ

Кишковопорожнинні — примітивні багатоклітинні водяні організми, що виникли в протерозойську еру. Відомо до 9 тис. видів, серед яких є вільноплаваючі, прикріплени та колоніальні форми. Усім представникам типу властиві такі особливості:

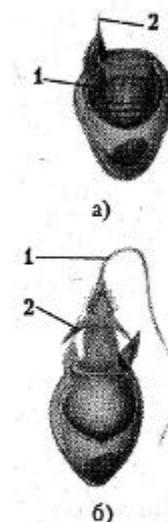
- 1) тіло складається з двох шарів — *ектодерми*, між якими є *мелоглея*;
- 2) в ектодермі містяться *жалкі клітини*, отрута яких паралізує жертву й відлякує ворогів;
- 3) тіло має променеву симетрію;
- 4) вперше з'являється нервова система;
- 5) намічається тенденція до порожнинного травлення, яке відбувається в гастральній (кишковій) порожнині.

Унікальною особливістю кишковопорожнинних є наявність *жалких клітин*. Кожна жалка клітина має капсулу, заповнену отрутою; у капсулу занурена згорнута *жалка нитка*. На поверхні клітини розташований *чутливий волосок (кнідоціль)*, у разі дотику до якого жалка нитка, рясно змочена отрутою, викидається назовні та встремлюється в тіло жертви. Отрута кишковопорожнинних має первово-паралітичну дію.

У типі Кишковопорожнинні виділяють три класи: *Гідроїдні*, *Сцифоїдні*, *Коралові поліпи*.

Клас Гідроїдні

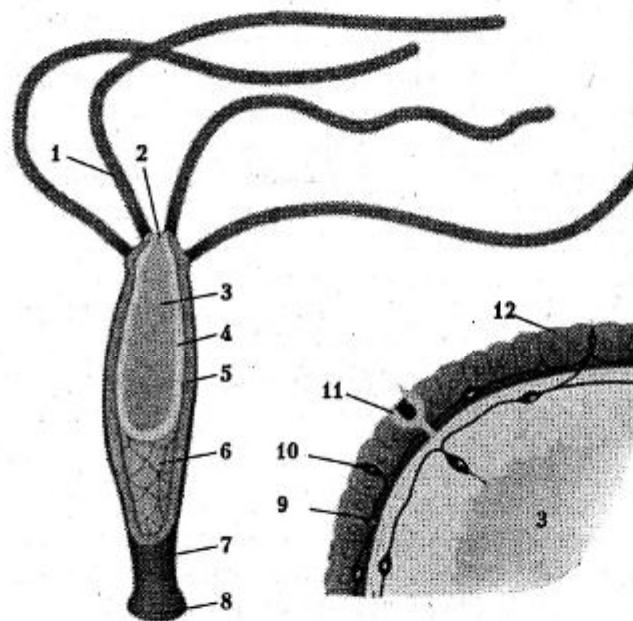
Клас об'єднує близько 4 тис. видів морських і прісноводних форм. Будова гідроїдних розглядається на прикладі прісноводної гідри. Проте, слід відзначити, що хоча прісноводна гідра і є зручним об'єктом для вивчення в шкільному курсі, але не може вважатися типовим представником класу, оскільки більшість гідроїдних — колоніальні морські тварини.



Жалкі клітини кишковопорожнинних: а) клітина з отрутою, б) клітина, що «вистрілила»:
1 — жалка нитка,
2 — кнідоціль

Будова. Гідра — це поліп (від грец.— багатоніг), що має видовжну форму. На передньому кінці розташований *ротовий отвір*, оточений віночком із 5–12 *щупальць*, на задньому — *підошва*, за допомогою якої тварина прикріплюється до субстрату. *Ротовий отвір* веде в *кишкову (гастральну) порожнину*. Стінка тіла складається з *екто- й ентодерми*, а між ними міститься драглиста маса — *мезоглея*. Ектодерма утворена *епітеліально-м'язовими клітинами*, в яких розрізняють тіло (виконує покривну функцію) і *довгий відросток*, обернений до мезоглеї. Відросток має м'язове волокно; сукупність відростків дає можливість щупальцям і тілу гіди

Будова прісноводної гіди:
 1 — щупальце,
 2 — рот, 3 — гастроальна порожнина, 4 — ентодерма,
 5 — мезоглея,
 6 — нервова сітка,
 7 — ектодерма,
 8 — підошва,
 9 — педиференційована клітина,
 10 — нервова клітина, 11 — жалка клітина, 12 — епітеліально-м'язова клітина ектодерми



стискатися у разі дії подразників. В ектодермі також містяться *жалкі, нервові, статеві та недиференційовані клітини*. Нервові клітини мають

довгі відростки, які утворюють у сукупності *нервову сітку*. Така нервова система розглядається як найпримітивніша й називається *дифузною*. Ентодерма представлена двома типами клітин: *епітеліально-м'язовими* та *залозистими*. Перші, як і відповідні клітини ектодерми, мають відростки і також беруть участь у рухах гіди. Крім того, вони несуть 2–5 тонких джгутиків, спрямованих у кишкову порожнину, і виконують важливу роль у процесах живлення. Залозисті клітини продукують ферменти, що беруть участь у переварюванні їжі.

Живлення та виділення. Гідра, як і інші кишковопорожнинні, — хижак; харчується дрібними водяними тваринами, личинками комах, інфузоріями. Здобич позбавляється рухомості отрутою жалких клітин, а потім щупальцями проштовхується до ротового отвору й далі в кишкову порожнину. Грудочки їжі фагоцитуються епітеліально-м'язовими клітинами ентодерми, перетравлюються та розносяться по всьому тілу. Неперетравлені продукти виводяться через ротовий отвір.

Рух. Гіди — малорухливі тварини; більшу частину часу проводять у прикріпленому стані. Пересуваючись, вони по черзі прикріплюються до поверхні то ротовим кінцем тіла, то підошвою.



Рух гіди

Розмноження. Прісноводна гідра розмножується нестатевим (вегетативним) і статевим шляхом. У разі *статевого розмноження*



Гідра з дочірньою брунькою і яйцекліткою



a)



b)

Гідроїдні медузи:
а) хрестовичок,
б) фізалія

(відбувається восени) в ектодермі одних гідр утворюється велика яйцеклітина, яка залишається сполученою з тілом. Інші особини продукують сперматозоїдів, які розносяться потоком води. Один із сперматозоїдів проникає до яйцеклітини та запліднює її. Після запліднення яйцеклітина вкривається оболонками й зимує, тоді як дорослі особини з настанням холодів гинуть. Навесні з оболонок виходить маленька гідра. Личинкова стадія у гідрі відсутня.

Нестатеве (вегетативне) розмноження здійснюється брунькуванням: на тілі гідри утворюється брунька (одна або декілька), яка поступово росте й відділяється від материнського організму.

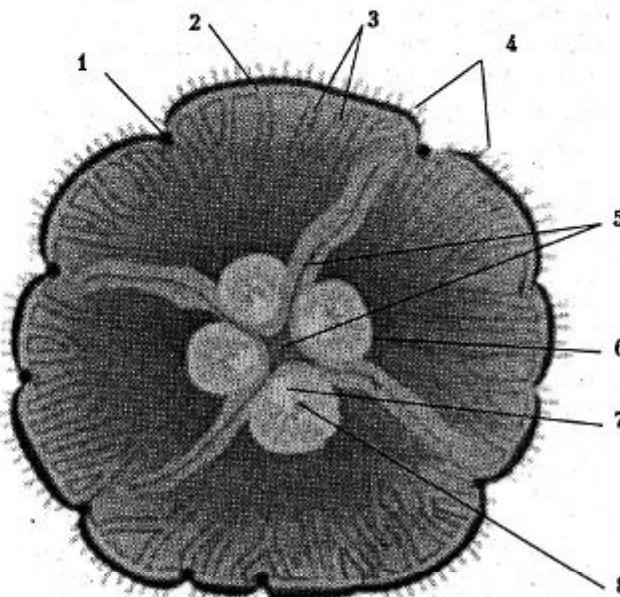
У морських гідроїдних процес розмноження перебігає складніше. У них спостерігається закономірне чергування статевого та нестатевого покоління. Нестатеве покоління — поліп, розмножується тільки брунькуванням. Проте з деяких бруньок утворюються не поліпи, а маленькі медузи (*гідромедузи*). Це статеве покоління. Гідромедузи активно пересуваються, у них розвиваються статеві залози, дозрівають гамети. Сперматозоїди та яйцеклітини викидаються просто у воду, де й відбувається запліднення. Із зиготи розвивається личинка, яка прикріплюється до дна та дає початок нестатевому поколінню — поліпу. У колоніальних морських гідроїдних утворений поліп є засновником нової колонії.

Фізалія, або португалський військовий кораблик, — колоніальна гідроїдна. Дотик щупальця фізалії до купальника різко обпікає його, викликає судомі кінцівок, підвищення температури. Опіки далекосхідної гідромедузи (хрестовичка) призводять до затерпості кінцівок, дуже сильних болів у поперек і, якщо не буде надана своєчасна медична допомога, до зупинки дихання. Щупальця хрестовичка мають присоски, і якщо хоча б одна торкнеться тіла людини, яка пливе, вся медуза відразу ж прикріпиться до неї.

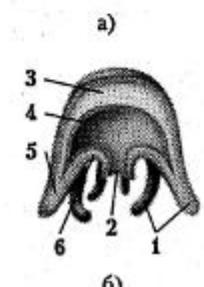
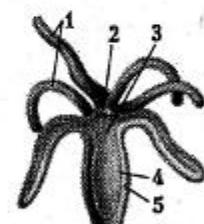
Клас Сцифоїдні

Клас представлений 200 видами медуз, що живуть виключно в солоній воді.

Будова. Тіло сцифоїдної медузи (купол) має форму парасольки або дзвоника. У центрі нижнього боку купола розташований ротовий отвір, по краях — щупальця, які вкриті жалкими клі-



Будова сцифоїдної медузи (парасолька знизу): 1 — органи чуттів, 2 — кільцевий канал, 3 — радіальні канали, 4 — бічні щупальця, 5 — рот і ротові лопаті, 6 — гастральна порожнина, 7 — залозисті клітини, 8 — гонади



Загальний план будови поліпа (а) та медузи (б):

- 1 — щупальця,
- 2 — рот, 3 — гастральна порожнина, 4 — ектодерма, 5 — мезоглея, 6 — ендодерма

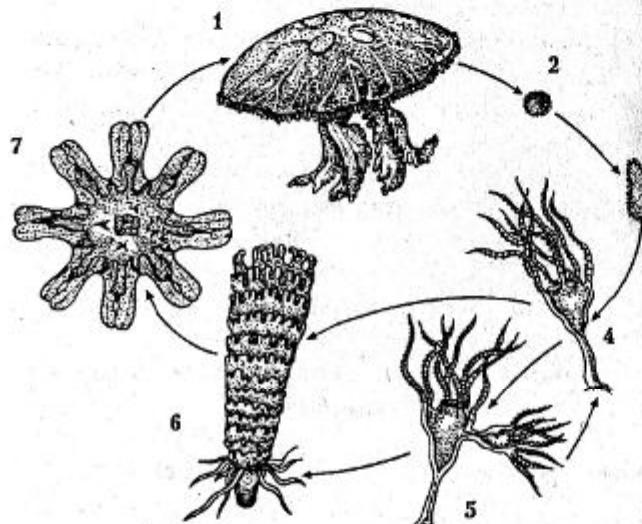
тинами. Деякі щупальця медуз видозмінюються, дуже зменшуються в розмірах і несуть органи чуттів — *вічка* (світлоочутливі органи) і *статаоцити* (органі рівноваги). Нервова система сцифоїдних *дифузного типу*, у ділянці щупалець спостерігається концентрація нервових клітин. Травна система влаштована досить складно. Рот веде



Сцифоїдна медуза аурелія

до великої *гастральної порожнини*, бічні вирости (радіальні канали) якої часто відкриваються, у замкнений *кільцевий канал*, що йде по периферії парасольки. Така система дає можливість рівномірного розподілу поживних частинок по тілу медузи. *Залозисті клітини* ентодерми виділяють у гастральну порожнину *ферменти*, що частково перетравлюють їжу.

Розмноження. Медузи *роздільностатеві*. У життєвому циклі сцифоїдних спостерігається *чергування поколінь* — статевого та нестатевого. Вільноживучі медузи становлять собою статеве покоління, що розмножується тільки статевим шляхом з утворенням чоловічих і жіночих гамет.



Життєвий цикл сцифоїдних:
1 — доросла медуза, 2 — яйце, 3 — личинка, 4 — поліп, 5 — брунькування, 6 — утворення медуз на поліпі, 7 — молода медуза

Унаслідок дроблення зиготи розвивається *личинка*. Личинка прикріплюється до субстрату; на її верхньому кінці утворюються ротовий отвір і віночок щупальць; вона перетворюється на поліп — *нестатеве покоління*. Поліпи сцифоїдних ведуть прикріплений спосіб життя і не утворюють колоній. Від поліпа починають відгалужуватися диски — маленькі медузи. Вони рухливі, актив-

но живляться, ростуть і невдовзі перетворюються на дорослих медуз, що розмножуються статевим шляхом.

Оскільки поліпи ведуть прикріплений спосіб життя, вони не можуть заселяти нові території. Поширення виду здійснюють медузи. Здатність до активного руху приводить до розвитку органів чуття і первової системи, що забезпечує координований руховий акт.

Клас Коралові поліпи

Клас включає велику групу морських кишковопорожнинних, що налічує до 6 тис. видів, переважно колоніальних.

Будова. Тіло поліпа має циліндричну форму, *ротовий отвір* оточений віночком *щупальць*. *Гастральна порожнina* розділена перегородками на камери, що сполучаються між собою. У стінках перегородок зосереджені *залозисті клітини*, які виділяють у порожнину ферменти.

У коралових поліпів з'являються *м'язові клітини*, які містяться в мезоглеї та утворюють м'язові шари. Більшість коралів має мінеральний або валняковий скелет.

Розмноження. Чергування поколінь у коралів не виявлено. Личинка, що розвивається із зиготи, прикріплюється до субстрату. На її верхньому кінці утворюється ротовий отвір і віночок щупальць. Так виникає поліп. У колоніальних форм перший поліп — засновник колонії — вибринкує на собі дочірні поліпи, які не відділяються, а залишаються сполученими між собою. У поліпах, які складають колонію, дозрівають чоловічі та жіночі гамети. Цикл повторюється.

Систематика і різноманітність. Клас Коралові поліпи поділяють на два підкласи: *Восьмипроменеві* та *Шестипроменеві* корали. До восьмипроменевих належать *червоний*, або *благородний корал*,



а)



б)

Корали: а) червоний корал; б) актинія

який слугує матеріалом різних прикрас, *морські пера*, які утворюють нерозгалужені, яскраво забарвлені колонії. Характерними представниками шестипроменевих коралів є *актинії*. Широко відомі численні *мадрепорові корали*, що формують коралові рифи й атоли.

ТИП ПЛОСКІ ЧЕРВІ

Тип налічує понад 12 тис. видів, серед яких є як вільноживучі, так і паразитичні форми. Перші представники виникли наприкінці протерозойської ери.

Еволюційні особливості плоских червів:

- 1) виникнення *мезодерми* — джерела формування нових органів;
- 2) подальше диференціювання клітин, поява м'язової тканини, представленої окремими м'язовими волокнами;
- 3) білатеральна (двобічна) симетрія тіла;
- 4) формування систем органів: *нервової*, з концентрацією нервових клітин біля переднього краю тіла; *травної*, що включає передній і середній відділи; *видільної*, представленої протонефридіями; *статевою*, що складається зі статевих залоз та їхніх придатків.

Будова. Тіло плоских червів являє собою *шкіро-м'язовий мішок*, що складається із шару епітеліальних клітин (покривний епітелій) і трьох шарів м'язів — *кільцевого* (зовнішнього), *діагонального* (проміжного) та *поздовжнього* (внутрішнього). Простір між органами заповнений особливою тканиною — *паренхімою*, утвореною з клітин, які мають відростки.

Нервова система складається з *нервового вузла* на передній частині тіла та *поздовжніх нервових стовбурах*, що відходять від нього. Останні сполучені між собою поперечними *перетинками*.



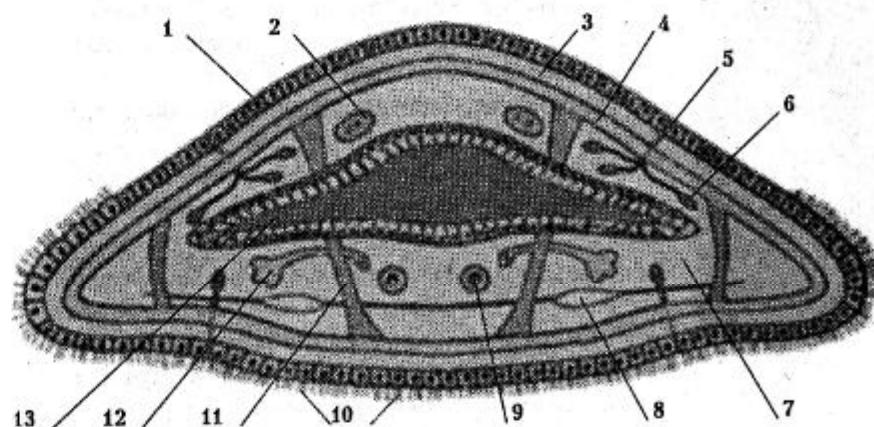
Плоский черв'як

Такий тип нервової системи називають *східчастим*. У багатьох видів є примітивні органи чуттів — очі та статоцисти.

Система виділення представлена *протонефридіями* — системою каналів, які пронизують усе тіло тварини й відкриваються назовні порами. Кінцевий відділ протонефридія утворений особливою клітиною з безліччю війок, ритмічний рух яких створює потік рідини каналами до пор.

Дихальна та кровоносна системи відсутні.

Поглинання кисню і виділення вуглекислого газу здійснюється всією поверхнею тіла. У плоских червів рівномірний розподіл поживних речовин по тілу шляхом дифузії неможливий, тому відсутність кровоносної системи компенсується безліччю розгалужених виростів кишки.



Поперечний зріз тіла плоского черв'яка: 1 — покривний епітелій, 2 — сім'янник, 3 — кільцеві м'язи, 4 — поздовжні м'язи, 5 — пора виділення, 6 — протонефридій, 7 — паренхіма, 8 — поздовжній нервовий стовбур, 9 — сім'япровід, 10 — війки, 11 — спинно-черевні м'язи, 12 — яйцепроводи, 13 — кишечник

Травна і статева системи у різних представників мають складну, різноманітну будову.

Характерною особливістю всіх плоских червів є **гермафродитизм**.

Систематика. Тип Плоскі черви включає класи: *Війчасті черви*, *Сисуни*, *Стъожкові черви*. Останні два класи представлені виключно паразитичними формами.

Клас Війчасті черви, або Турбеллярії

Переважна більшість війчастих червів — вільноживучі види. Типовий представник класу — молочно-біла планарія, хижак, мешканець прісних вод.

Покриви. У покривному епітелії планарій є два види клітин: *війчасті* та *залозисті*, які секретують слиз. Завдяки узгодженню рухові війок і слизово-му чохлу планарії швидко пересуваються у товщі води. Слиз виконує також захисну функцію. Під епітелієм розташовані *три шари м'язових волокон: кільцевий, діагональний, поздовжній*.

Живлення, травлення, виділення. Планарія живиться дрібними молюсками, членистоногими. *Ротовий отвір* розташований на черевному боці й веде до *глотки*, яка продовжується розгалуженим, сліпо замкненим *кишечником*. У просвіт кишки виділяються травні ферменти, проте велику роль виконує внутрішньоклітинне травлення. Неперетравлені залишки викидаються через рот. Розчинені продукти обміну виводяться каналами *протонефридіїв*.

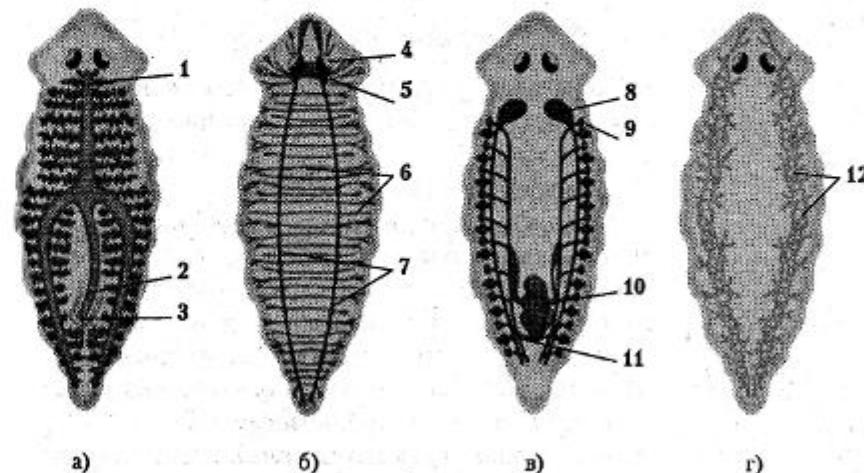
Нервова система східчастого типу представлена *нервовим вузлом* і *нервовими стовбурами*. Є примітивні очі.

Статева система. Турбеллярії — *гермафродити*. Кожна особина має чоловічі (*сім'янки*) та жіночі (*яєчники*) статеві залози. Перші продукують сперматозоїди, а другі — яйцеклітини. Сперматозоїди однієї особини виходять крізь спеціальні вивідні протоки і за допомогою копулятивного



Біла планарія

органів потрапляють у жіночі статеві шляхи іншої особини, де запліднюють яйцеклітину. Таке запліднення називається *внутрішнім*, оскільки воно відбувається не в навколошньому середовищі, а в спеціалізованих утворах тіла. Ще одна особливість: запліднення *перехресне*.



Внутрішня будова планарії: а) травна система: 1 — вирости кишечнику, 2 — глотка, 3 — рот; б) нервова система: 4 — очі, 5 — нервовий вузол, 6 — поперечні нерви, 7 — поздовжні нервові стовбури; в) статева система: 8 — яєчник, 9 — сім'янник, 10 — копулятивний орган, 11 — вивідна протока; г) система виділення: 12 — канал протонефридіїв

Деякі турбеллярії здатні до *нестатевого (вегетативного) розмноження*, у разі якого тіло тварини розділяється на дві частини.

Клас Сисуни (Трематоди)

Зберігаючи всі основні ознаки типу Плоскі черви, сисуни характеризуються специфічними особливостями, зумовленими паразитичним способом життя:

- 1) наявність спеціальних органів прикріплень (присосків, гачків);

Основними поживними речовинами для сисунів є вуглеводи (глюкоза, дисахариди), які всмоктуються ними з порожнини кишечнику хазяїна і розщеплюються шляхом анаеробного гліколізу

- 2) тенденція до спрощення травної системи і здатність всмоктувати поживні речовини крізь покриви тіла;
- 3) відсутність війчастого епітелію;
- 4) високий рівень розвитку статевої системи та складні життєві цикли зі зміною хазяїв.

Зовнішня будова. Форма тіла сисунів сплощена, листоподібна. Є два присоски — передній (ротовий), у глибині якого розташований рот, і задній (черевний). Покриви не несуть вілок, шари м'язів добре розвинені.

Нервова система представлена *нервовими гангліями* та поздовжніми нервовими стовбурами. Органи чуття спрощені у зв'язку з паразитичним способом життя.

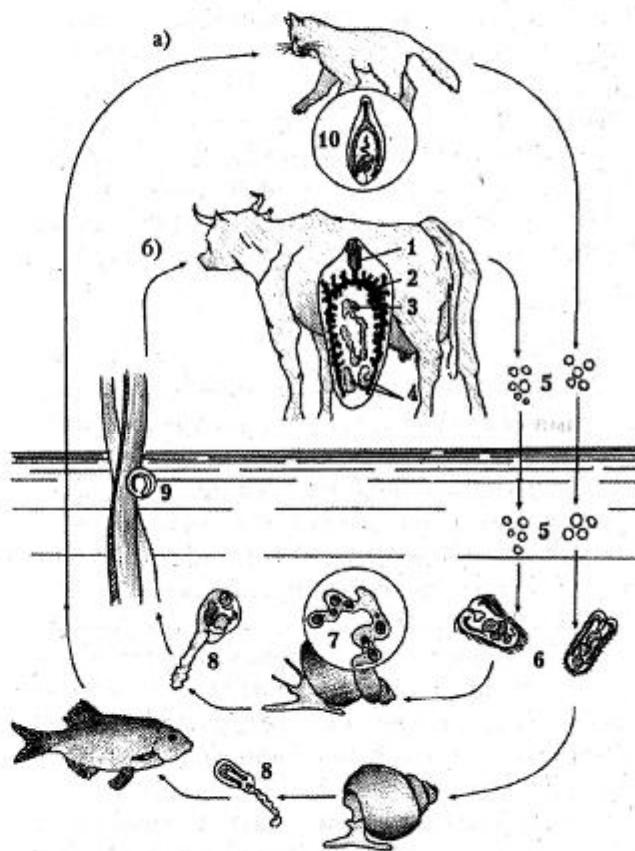
Травна система. Рот веде до м'язистої глотки, яка виконує роль насоса під час ковтання їжі. Кишечник закінчується сліпо, але має у великих форм безліч виростів. У багатьох сисунів, добре пристосованих до паразитизму, травна система спрощується. Ці види здатні всмоктувати поживні речовини всією поверхнею тіла.

Статева система. Більшість сисунів — *гермафродити*. Чоловіча статева система представлена двома *сім'янниками*, *сім'явивідними протоками* та *копулятивним органом*. Жіноча статева система складається з яєчника і складної системи каналів, якими виводиться яйцеклітина. Незважаючи на гермафродитизм, запліднення у більшості сисунів *перехресне*: чоловічі гамети однієї особини запліднюють яйцеклітину іншої, і навпаки.

Життєві цикли сисунів ми розглянемо на прикладі двох видів, що паразитують в організмі ссавців, — печінкового сисуна та котячого сисуна. Печінковий сисун паразитує в жовчних протоках печінки великої рогатої худоби та людини. Яйця паразита (яйцеклітина, оточена жовтковими клітинами — джерелом поживних речовин)

Особливістю паразитичних тварин є виняткова плодючість. Кожна особина може відкладати до декількох мільйонів яєць за день. Це пов'язано з дуже малою ймовірністю зустріти проміжного і остаточного хазяїна. Більшість яєць і личинок типує під дією несприятливих чинників середовища

виводяться в зовнішнє середовище з випорожненнями й повинні потрапити у воду. З яйця виходить рухома личинка, яка має проникнути в тіло молюска малого ставковика (проміжний хазяїн). У тілі молюска вона зазнає у будові змін, пов'язаних зі спрощенням багатьох систем, і перетворюється на дорослий організм, відмінний від особини гермафродита, — *спороцисту*. Спороциста здатна до розмноження шляхом партеногенезу. Личинки, що виходять з яєць, залишають тіло



Життєві цикли котячого сисуна (а) і печінкового сисуна (б):
 1 — глотка і ротовий присосок статевозрілої гермафродитної особини в живчних протоках великої рогатої худоби, 2 — розгалужений кишечник, 3 — матка, 4 — сім'янники, 5 — яйця, 6 — рухомі личинки, 7 — спороцисти, 8 — партеногенетична личинка, 9 — інцистування личинки, 10 — гермафродитна особина котячого сисуна

ставковика, прикріплюються до рослин і вкриваються оболонкою. У такому вигляді вони довго зберігають життєздатність. Худоба (остаточний хазяїн) заражується паразитами, споживаючи траву. У кишечнику тварин оболонка розчиняється, і личинка перетворюється на дорослу особину гермафродита — сисуна. Людина може заразитися, випивши сиру воду з дрібних водоймищ.

У циклі розвитку печінкового сисуна спостерігається зміна хазяїв. В остаточному хазяїні відбувається статеве розмноження, у проміжному — партеногенетичне.

Котячий сисун має подібний життєвий цикл, але у нього два проміжні хазяї. Перший — молюск. Личинки, що залишають молюска, прикріплюються до другого проміжного хазяїна — риб (плотва, лящ). З'їдаючи рибу, кішки, собаки й інші рибоїдні ссавці заражуються паразитом. Людина може заразитися внаслідок вживання мороженої або недостатньо просоленої риби.

Клас Стьожкові черви (Цестоди)

Зовнішня будова. Тіло стьожкових червів стрічкоподібне, поділене на членики — від декількох члеників в ехінокока до декількох тисяч у бичачого ціп'яка. На передньому кінці тіла розташована голівка (сколекс), яка має органи прикріплення — присоски та гачечки. На голівці є безліч чутливих волосків — органів дотику.

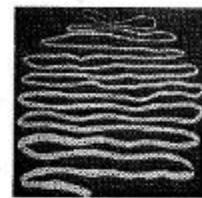
Травна система. Стьожкові черви повністю втратили травну систему. Вони всмоктують поживні речовини поверхне тіла. Покриви тіла мають безліч виростів — *ворсинок*, які значно збільшують їхню поверхню та полегшують всмоктування.

Статева система. У кожному членику в більшості видів містяться чоловічі та жіночі статеві

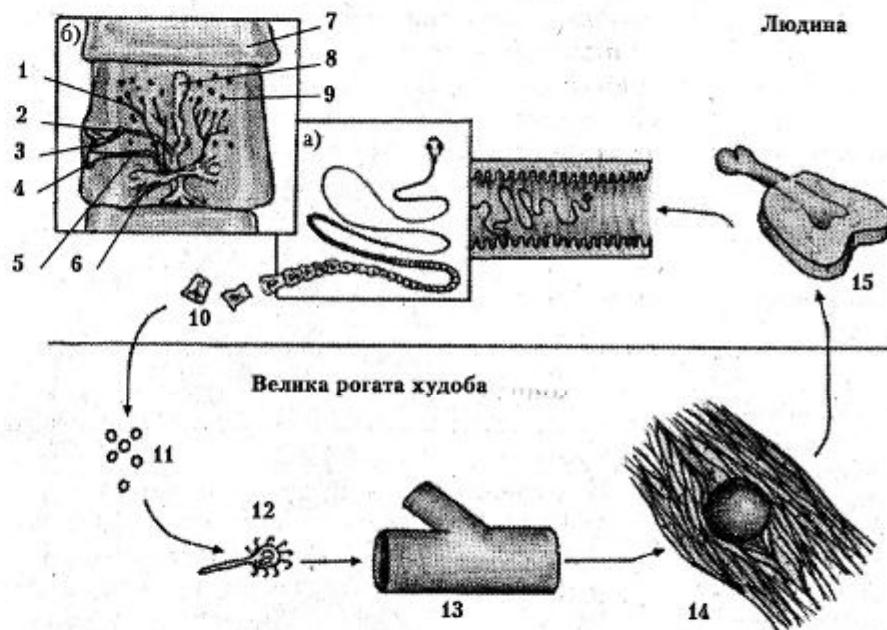
Клас Стьожкові черви включає близько 3 тис. видів, довжина яких становить від частки міліметра до 30 м. Найбільше медико-ветеринарне значення мають бичачий і свинячий ціп'яки, ехінокок, стьожак широкий

органи. *Запліднення* часто *перехресне*, але можливий *самозапліднення* — у такому випадку сперматозоїди одного членика потрапляють у жіночі статеві шляхи іншого. У життєвому циклі відбувається зміна хазяїв.

Різноманітність. Бичачий ціп'як може досягти 10 м завдовжки, маючи ширину кінцевих члеників 7 мм. У кишечнику людини ціп'як піордично відокремлює зрілі членики, виводячи за добу близько 5 млн яєць. Із випорожненнями яйця потрапляють на траву й разом із нею можуть заковтуватися великою рогатою худобою —



Бичачий ціп'як

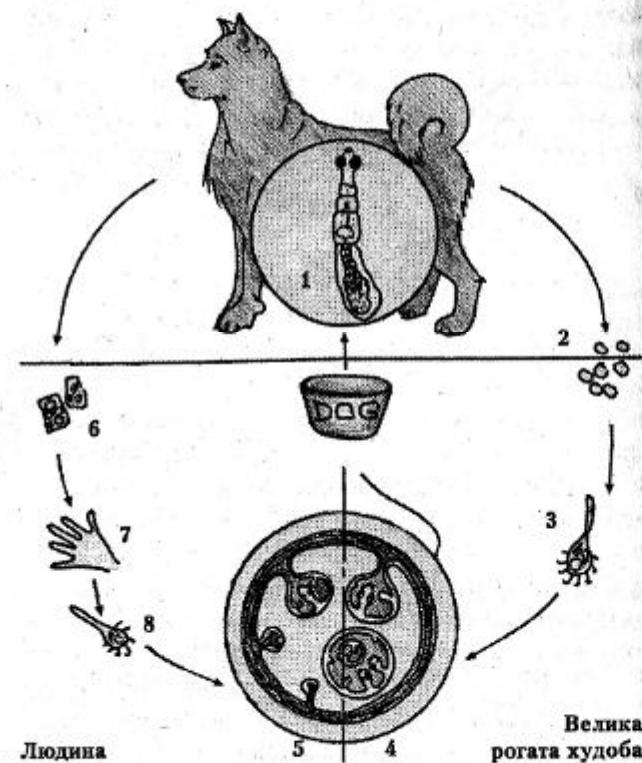


Життєвий цикл бичачого ціп'яка: а) статевозріла особина в кишечнику людини; б) зрілий членик і будова гермафродитної статевої системи; 1 — сім'явивідні протоки, 2 — сім'япровід, 3 — копулятивний орган, 4, 5 — жіночі статеві шляхи, 6 — яєчник, 7 — видільні канали, 8 — матка, 9 — сім'янки, 10 — зрілі членики з яйцями, що відокремилися від тіла ціп'яка, 11 — яйця, 12 — личинка, 13 — кровоносна судина, 14 — м'язи з фінкою, 15 — м'ясо, що пройшло недостатню термічну обробку

проміжним хазяїном. У кишечнику тварин з яєць виходять личинки, які проникають у кровоносні судини й розносяться по тілу. Найчастіше вони укорінюються в м'язах, де перетворюються на *фіни* — міхурці розміром із горошину, в порожнині яких міститься одна або декілька сформованих голівок червів. Людина — остаточний хазяїн — заражається ціп'яком, коли споживає недостатньо просмажену або проварену яловичину. З фін виходить молодий паразит, який прикріплюється до кишечнику і живиться в основному вуглеводами, всмоктуючи їх усією поверхнею тіла.

Свинячий ціп'як небезпечніший для людини. Його життєвий цикл подібний до циклу бичачого ціп'яка, але проміжним хазяїном є свині.

Життєвий цикл ехінококса: 1 — доросла особина в кишечнику собаки, 2 — яйця, що потрапили з випорожненнями на траву, 3 — личинка в тілі великої рогатої худоби (ВРХ), 4, 5 — ехінококсовий міхур у печінці ВРХ і людини відповідно (всередині є вже вторинні міхури, на внутрішніх стінках яких формуються численні головки), 6 — зрілі членики, набиті яйцями, потрапили з шерсті собаки на руки людини (7), 8 — рухома личинка в тілі людини



Крім того, фіни можуть утворюватися не тільки в тілі свині, але й в організмі людини, якщо яйця ціп'яка потраплять у кишечник. Фіни локалізуються в м'язах, головному мозку, очних яблуках.

Ехінокок паразитує в кишечнику хижих ссавців, наприклад вовків, собак. Членики, наповнені яйцями, потрапляють з випорожненнями на траву і далі в травний тракт проміжних хазяїв — овець, кіз, корів. З яєць виходять личинки, проникають у печінку, легені й інші внутрішні органи, де перетворюються на наступну стадію — *ехінококсовий міхур* (різновид фіни), діаметр якого варіє від декількох міліметрів до метра. Свійські собаки (остаточні хазяї) заражуються міхурами внаслідок поїдання нутрощів тварин. Люди можуть заразитися яйцями ехінокока від своїх домашніх улюблениць. Членики, що відокремилися, здатні активно пересуватися і «розповзаються» по шерсті собак. Ехінококові міхури в тілі людини поволі розвиваються, стискаючи й руйнуючи внутрішні органи. Розриви міхуру можуть призводити до смерті. Лікування здійснюється хірургічним шляхом.

ТИП КРУГЛІ ЧЕРВИ

Тип налічує близько 20 тис. вільноживучих і паразитичних видів, що включають морські, прісноводні та ґрутові форми. Круглі черви походять, імовірно, від примітивних плоских червів, подібних до сучасних турбеллярій.

Еволюційні особливості будови:

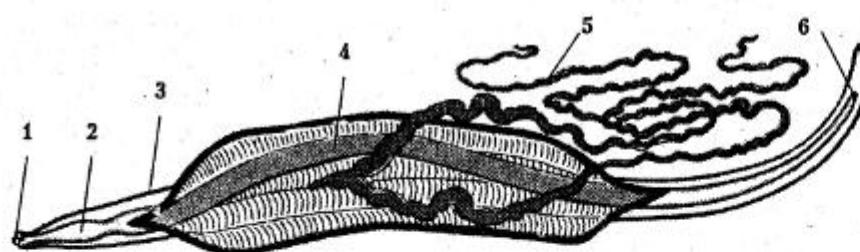
- 1) втрата паренхіми та поява *первинної порожнини тіла* — щілини між внутрішніми органами та стінкою тіла, заповненою рідиною;
- 2) подальше диференціювання м'язової тканини на окремі тяжі поздовжніх м'язів;

- 3) появу **задньої кишки**, що відкривається на зовні задньопрохідним (анальним) отвором.

Зовнішня будова. Тіло кругле в поперечному зрізі. Стінка тіла складається з: 1) еластичної та щільної **кутикули**, яка виділяється клітинами епітелію; 2) епітеліального покриву; 3) м'язів, які являють собою чотири поздовжні м'язові тяжі.

Нервова система розвинена більше, ніж у плоских червів. Спостерігається концентрація нервових вузлів біля переднього кінця тіла й утворення **навколошлункового нервового кільця**. Від нього відходять **поздовжні нервові стовбури**, сполучені перетинками. У багатьох круглих червів розвинені органи **дотику, хімічного чуття**.

Травна система наскрізна і ділиться на три відділи: *передню*, *середню* та *задню кишку*. Поява задньої кишкі дуже вигідна в еволюційному плані, оскільки це дозволило перетворити процес травлення з циклічного на безперервний. У деяких паразитичних нематод з'являється **позакишкове травлення**, за якого ферменти виводяться в зовнішнє середовище, а напіврідка харчова кашка поглинається за допомогою спеціально пристосованого ротового апарату.



Внутрішня будова людської аскариди: 1 – ротовий отвір, 2 – глотка, 3 – покривний епітелій, 4 – кишка, 5 – яєчник, 6 – анальний отвір

Система виділення двох типів: 1) канали виділення, що тягнуться уздовж усього тіла, і 2) особ-

ливі клітини, що виділяють розчинні продукти обміну на поверхню тіла.

Статева система і розмноження. Круглі черви роздільностатеві. Самці мають **сім'янки**, **сім'явидільні протоки** і **копулятивний орган**; самки – **яєчники** та **яйцепроводи**. Чоловічі гамети не мають джгутиків, пересуваються амебоїдними рухами, тому дістали назву спермії.

Різноманітність. Серед круглих червів немало вільноживучих видів, що заселили дно морів, прісні води, ґрунт. Багато нематод перейшли до паразитичного способу існування. Список видів, на яких паразитують нематоди, величезний: рослини (наприклад, стеблова нематода картоплі, що викликає суху гниливину бульб), черви, членистоногі, птахи, ссавці та людина. Розглянемо цикл розвитку представників, що мають найбільше медичне значення.

Людська аскарида паразитує в тонкому кишечнику людини. Довжина тіла самих досягає 40 см, самців – 25 см. Запліднені яйця виводяться назовні з калом – для їхнього розвитку обов'язково потрібен кисень. На повітрі розвивається личинка, яка не розриває оболонки яйця і повинна потрапити в організм людини. Зараження відбувається через іжу, на яку яйця паразита можуть бути занесені мухами, тарганами. У тонкому кишечнику людини личинки звільняються від оболонки яйця, проникають у кровоносну систему, по ній – у капіляри легень, далі – в альвеоли, бронхи, глотку. Потім повторно заковтуються і знову потрапляють у тонкий кишечник, де перетворюються на дорослих аскарид. Таким чином, у життєвому циклі аскариди, як і більшості нематод, є тільки один хазяїн.

Гострик паразитує в прямій кишці людини, головним чином у дітей. Він живиться вмістом кишки та бактерійною флорою. Для дозрівання запліднених яєць необхідний кисень, тому

Найчисленніший і найрізноманітніший клас круглих червів – Нематоди



Людська аскарида: самка (ліворуч), самець (праворуч)

самка ночами виповзає крізь анальний отвір назовні, відкладає яйця, що викликає свербіж у ділянці промежини. Яйця з личинками, що розвиваються в них, залишаються під нігтями дитини і легко потрапляють до рота, досягають товсто-го кишечнику і перетворюються на дорослі особини.

В Азії значно пошиrena риша (*«вогнена змія»*). Довжина самки — 120 см, ширина — 1—2 мм. Личинка потрапляє в організм людини з водою із забруднених водоймищ, проникає в підшкірну жирову клітковину ніг, де досягає статевої зрілості. Потім розвивається нарив, через який висувається назовні задній кінець тіла нематоди. Вона виділяє масу личинок; останні повинні потрапити у воду й далі — в організм рака-циклони. Людина заражається, якщо з водою проковтне вра-женого циклопа. Єдиний засіб лікування — посту-пове намотування черва на паличку. Цей процес триває декілька днів і супроводжується нестерп-ними пекучими болями в кінцівці. Розрив тіла па-разита (наприклад у разі різкого руху) може при-звести до зараження крові.

ТИП КІЛЬЧАСТІ ЧЕРВИ, або КІЛЬЧАКИ

Описано близько 8 тис. видів кільчастих чер-вів, що відрізняються різноманітністю внутрішньої організації. У типі виділяють три класи: *Багатощетинкові*, *Малощетинкові*, *П'явки*. Кільчасті черви, ймовірно, походять від турбеллярій.

Еволюційні особливості будови:

- 1) поява *вторинної порожнини тіла (целому)*, яка відрізняється від первинної тим, що має власну стінку, утворену епітелієм;
- 2) виникнення кровоносної системи;

- 3) організація нервової системи за типом *че-ревного нервового ланцюжка*;
- 4) поява нового типу системи виділення — *ме-тамефридіальної*;
- 5) розчленування тіла на *сегменти (мета-мерія)*.

Сегментація тіла — основна ознака кільча-стичних червів. *Метамерія* виникає в процесі еволю-ції внаслідок подовження тіла. Число сегментів різне — від 5—6 до 500—600.

У кільчастих червів формуються *параподії* — органи руху у вигляді виростів тіла кожного сег-мента, з яких назовні направлені війки. Параподії добре розвинені у багатощетинкових, а в мало-щетинкових від них залишаються лише щетинки; п'явки позбавлені навіть щетинок.

У багатьох представників типу (наприклад до-щового черв'яка) дихальна система відсутня. Про-те деякі багатощетинкові мають «зябра»* — ви-rosti шкірного покриву, розташовані на голові або параподіях.



a)



б)



в)

Кільчасті черви: а) нереїс, б) спіробранхус, в) п'явка

Дощовий черв'як — характерний пред-ставник класу Малощетинкові.

Зовнішня будова. У тілі дощового черв'яка виді-ляють голову і тулуб, який поділений на окремі

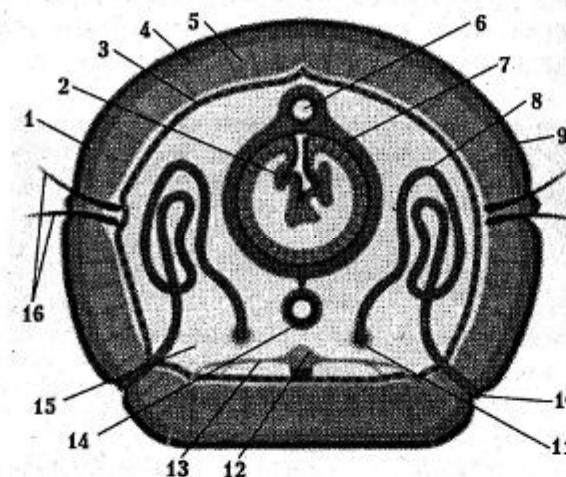
* Терміни «зябра» та «легені» у разі опису дихальної системи безхребетних бе-рутуться у лапки, оскільки вони не гомологічні таким у хордових, а становлять со-бою вирости стінки тіла, кінцівок тощо.

кільця — *сегменти*. Кожний сегмент (за винятком першого) несе чотири пучки *війок* — органи руху. Стінка тіла складається з декількох шарів: 1) тонкої неклітинної *кутикули*, що виділяється епітеліальними клітинами; 2) *шкірного епітелію* з одного шару клітин; 3) двох шарів *мускулатури* — зовнішнього кільцевого і внутрішнього поздовжнього; 4) *епітелію*, що обмежує целом.

Целом заповнений рідиною і розділений тонкими перегородками на окремі відсіки, які відповідають зовнішній сегментації. Завдяки такому пристрою пошкодження одного або декількох кілець черв'яка не призводить до витікання всієї рідини та загибелі тварини. Целомічна рідина виконує такі функції: 1) через нестискуваність є гідралічним скелетом; 2) перебуває в русі й переносить по тілу кисень, вуглекислий газ, харчові частинки та продукти виділення.

Поперечний зріз тіла дощового черв'яка:

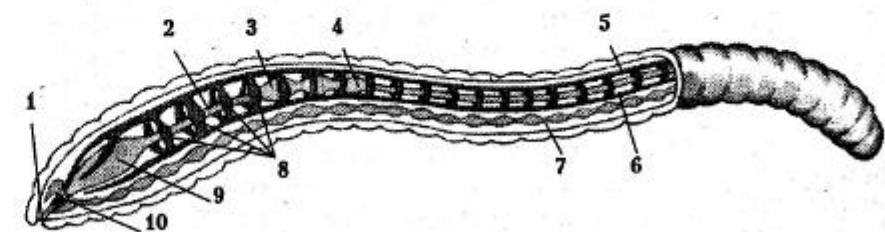
- 1 — шкірний епітелій,
- 2 — кишечник, 3 — епітелій, що обмежує целом,
- 4 — кільцеві м'язи,
- 5 — поздовжні м'язи,
- 6 — спинна кровоносна судина, 7 — м'язиста стінка кишечнику, 8 — метанефридій, 9 — кутикула,
- 10 — протока виділення метанефридія, 11 — лійка метанефридія, 12 — передвійний вузол, 13 — нерв,
- 14 — черевна кровоносна судина, 15 — целом,
- 16 — щетинки



Нервова система характеризується подальшою концентрацією нервових клітин біля переднього краю тіла. *Надглотковий нервовий вузол* великий (його іноді називають головним мозком). Нижче розташований *підглотковий вузол*. Вузли сполучені

чені двома тяжами, що охоплюють глотку з утворенням *навколошноткового нервового кільця*. На черевному боці тіла утворюється єдиний нервовий стовбур — *черевний нервовий ланцюжок*, що починається від підглоткового нервового вузла. У кожному сегменті він утворює *нервовий вузол*, від якого відходять *нерви*. З органів чуття розвинений дотик. Очі у більшості кільчастих червів відсутні, але вони є у багатощетинкових.

Травний канал проходить уздовж усього тіла від ротового отвору до анального. Він підрозділяється на відділи: *рот, глотку, стравохід, воло, шлунок, середню та задню кишку*.



Система виділення складається з метанефридіїв — по два в кожному сегменті. Метанефридій становить собою канал, що відкривається лійкою в целом, а протилежним боком — назові. Він відрізняється від протонефридію багатоклітинністю. Рух рідини забезпечується рухом джгутиків багатьох війчастих клітин, які вистеляють лійку.

Статева система, розмноження та розвиток. Кільчасті черви, на відміну від круглих — *гермафродити*. Чоловіча статева система представлена сім'янниками та сім'явидінними протоками (10–11-й сегменти), жіноча — яєчниками та яйцепроводами (13-й сегмент). Запліднення *перехресне*. Під час злиття двох особин сперматозоїди потрапляють у сім'яприймачі, де можуть зберігатися якийсь час. На поясочку дощового черв'яка — залозистому потовщенні шкірного епітелію певних сегментів — виділяється слизовий кокон, що має форму барильця. Скороченнями мускулатури тіла кокон зсувається вперед і скидається. Він містить яйцеклітини, які під час проходження кокона крізь сегменти з сім'яприймачами запліднилися сперматозоїдами. У дощового черв'яка розвиток прямий, але у багатьох морських багатощетинкових є стадія личинки.

Багатощетинкові здатні до *нестатевого (вегетативного) розмноження*. Тіло черв'яка розпадається на декілька фрагментів, у кожного з яких розвиваються ті частини тіла, яких бракує. Така здатність вказує на високий ступінь *регенерації*.

Екологія. Величезна кількість видів (в основному багатощетинкові) живе в морях і океанах, як тропічних, так і помірних, навіть полярних широт, у прибережних районах або біля дна; деякі пристосувалися до існування в солонуватих водоймищах. Малощетинкові нерідко зустрічаються в прісних водах (річках, озерах, болотах), проте більша частина видів заселила ґрунт.

Медичні п'явки ведуть особливий спосіб життя — відшукують хребетних, прикріплюються до них і смокчуть кров. Тіло сплющене й має два присоски, що забезпечує прикріплення до жертви. Травна система дуже складна, особливо ротовий апарат. У глотку п'явок виділяється сік слінних залоз, що містить особливий блок — ґрудину, який перешкоджає згортанню крові

Практичне значення. До щові черви приносять величезну користь людині. У пошуках поживних речовин (бактерій, найпростіших) черв'яки пропускають через себе величезну кількість ґрунту, розпушуючи його й беручи участь у формуванні перегною. П'ятоок здавна використовують у медицині для лікування гіпертонічних захворювань, тромбозів, набряків, крововиливів. У наш час їх розводять для отримання біологічно активних речовин (ґрудину тощо).

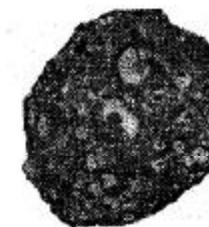
ТИП МОЛЮСКИ

Тип включає понад 130 тис. видів, згрупованих у декілька класів, з яких ми розглянемо три: *Черевоногі*, *Двостулкові*, *Головоногі*. Багато даних указує на спорідненість молюсків із стародавніми кільчастими або плоскими червами.

Еволюційні особливості будови:

- 1) поява дихальної системи;
- 2) поява серця.

Зовнішня будова. Тіло молюсків складається з *голови*, *тулуба* та *ноги*. Нога являє собою виріст черевної стінки тулуба і слугує для пересування, захоплення здобичі, прикріплення, закопування в ґрунт. У деяких видів нога редукується. Характерна особливість *молюсків* — наявність *черепашки*. Черепашки мають різні форми та розміри, вони закрученні у вигляді спіралі (черевоногі) або складаються з двох стулок (двостулкові). Основою черепашки є пластина з вапняку, а внутрішня поверхня буває вкрита дуже тоненьким перламутровим шаром (перлівниці, беззубка). У більшості видів черепашка виконує захисну функцію й вкриває все тіло, проте у деяких вона в дорослом стані дуже зменшується в розмірах (слизуни, головоногі)



Скам'янілі залишки викопних молюсків



Будова тертки
молюсків

або зникає. Із внутрішнього боку до черепашки прилягає шкірна складка — *мантія*. Простір між мантією і тілом називається *мантійною порожнінною*. У порожнині у багатьох видів містяться «зябра», в ній відкриваються отвори органів виділення та анальний отвір. Залозисті клітини мантії виділяють речовини, які утворюють черепашку.

Цікавою особливістю молюсків є порушення у багатьох видів двобічної симетрії. Це зумовлено спіральним закручуванням черепашки та зміщенням органів тіла. Проте таке порушення є вторинним, оскільки ці молюски проходять у своєму розвитку стадію двобічносиметричної личинки.

Вторинна порожніна (целом) у більшості молюсків редукується і зберігається у дорослих форм лише у двох ділянках — перикарді та порожнині статевої залози.

Нервова система складається із сукупності *нервових вузлів*, розташованих у відділі голови, у нозі та деяких ділянках тіла. Вузли зв'язані між собою *нервовими стовбурами*. Такий тип нервової системи дістав назву *розкидано-вузлової*. Органи чуттів розвинені неоднаково у різних видів. Деякі молюски мають очі (наприклад виноградний слімак), в інших основну роль виконують *органи хімічного чуття, рівноваги*.

Органи дихання у морських видів представлені «зябрами», а в наземних і прісноводних — «легенями» (виноградний слімак, ставковик). «Легені» розташовані в мантійній порожнині й оповиті густою сіткою капілярів.

Травна система починається *ротовим отвором*, який веде до м'язистої глотки. Для ротового апарату характерна наявність особливого органа — *тертки (радули)*, яка має хітинові зубчики. З її допомогою молюски зіскоблюють водорості з каміння, захоплюють здобич. У ротову порожнину відкриваються *слинні залози*. Далі йде *стравохід*,

шлунок, у який відкривається протока *травної залози («печінки»)*. Із шлунка бере початок кишечник, часто звитий. *Аналічний отвір* відкривається в мантійну порожнину.

Кровоносна система незамкнена. У деяких ділянках тіла кров тече не по кровоносних судинах, а по порожнинах між внутрішніми органами. *Серце* складається зі шлуночка й одного або декількох передсердь. Воно розташоване в навколосерцевій сумці — *перикарді*, заповненій рідиною. У багатьох видів кров безбарвна, оскільки не має дихальних пігментів. У цьому випадку її називають *гемолімфою*. Гемолімфа виконує в основному транспортну функцію — переносить поживні речовини і в меншій мірі кисень.

Видільна система представлена однією, рідше кількома нирками. *Нирка молюсків* — це канал, який одним кінцем сполучається з порожниною перикарду, а іншим відкривається в мантійну порожнину.

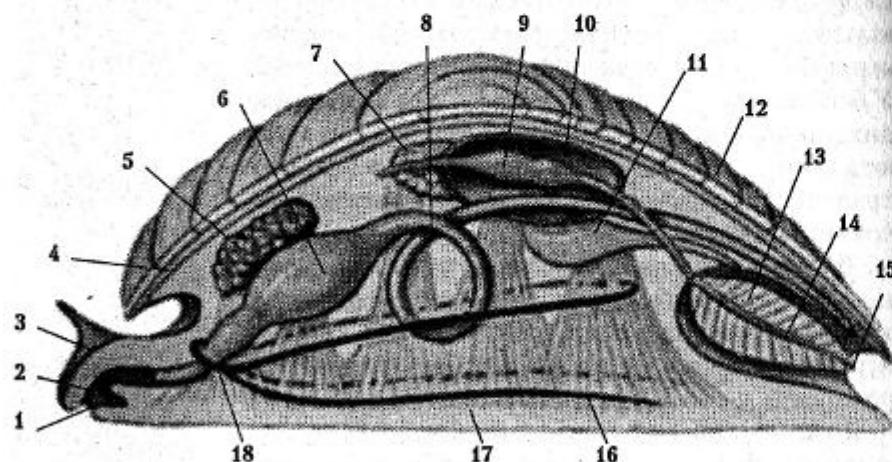
Статева система. Багато молюсків — *гермафродити*, хоча деякі примітивні види роздільно-статеві. У своєму розвитку молюски часто проходять стадію *личинки*, яка дуже подібна до такої у багатощетинкових червів. Ця стадія рухома і слугує для розселення виду.

Клас Черевоногі, або Слимаки

Клас включає близько 85 тис. видів, розміром від декількох міліметрів до 7–15 см. У більшості видів черепашка закручена в спіраль і вкриває все тіло. У слімаків вона маленька й частково або повністю накрита виступаючою мантією. У деяких видів черепашка повністю редукується. Нога, як правило, розвинена добре і слугує органом пересування. У багатьох

слимаків задня частина ноги має рогову *кришечку*, яка щільно закриває *устя* черепашки у разі небезпеки.

Серед черевоногих є як роздільностатеві, так і види гермафродитів. Запліднення в більшості випадків внутрішнє. Розвиток може відбуватися з утворенням личинки або без неї.



Будова черевоногого молюска: 1 – рот, 2 – терпта, 3 – голова, 4 – мантія, 5 – травна залоза, 6 – шлунок, 7 – статева залоза, 8 – кишечник, 9 – серце, 10 – перикард, 11 – нирка, 12 – черепашка, 13 – «легеня», 14 – кровоносна судина, 15 – анальний отвір, 16 – нерв, 17 – нога, 18 – навколошлункове первове кільце

Черевоногі пристосувалися до найрізноманітніших умов існування. Вони заселили прибережні зони океанів, морів та їхні глибини (рапани), прісноводні водойми (ставковики), частина видів пристосувалася до життя на суходолі (виноградний слизак, слизуни), заселивши навіть пустелі та вершини гір. У наземних форм захистом від несприятливих умов середовища (посухи, холоду) слугує затягування отвору черепашки плівкою слизу, який твердне на повітрі. Органами дихання прісноводних і наземних видів є «легені». Наземні молюски мають на голові дві пари щу-

палець (органи дотику); на кінцях однієї з них розташовані очі (виноградний слизак). У прісноводних форм очі розташовані біля основи єдиної пари щупалець. Іжа черевоногих надзвичайно різноманітна: планктон, водяні та наземні рослини, черви, ракоподібні, інші молюски.



Черевоногі молюски: а) виноградний слизак, б) голий слизун, в) текстильний конус

Клас Двостулкові

Клас включає близько 20 тис. видів, більшість з яких живуть у морях, і лише деякі заселили прісні води. Черепашка двостулкових складається з двох стулок, сполучених *еластичною зв'язкою*. Кожна стулка вкрита зсередини мантією. У разі небезпеки молюск закриває черепашку. Це здійснюється завдяки роботі *м'язів-замикачів*. Для підвищення сили скріплення стулок на кожній з них часто є безліч зубчиків – *замок*. Голова і пов'язані з нею органи чуттів зредуковані. Відсутня також глотка, слинні залози, терпта.

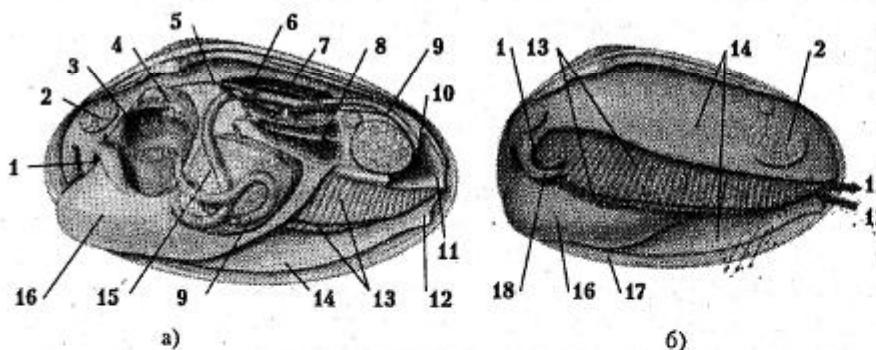
У мантійній порожнині двостулкових містяться *зяброві листки*, які постійно омиваються потоком води. Вода надходить у порожнину крізь трубкоподібний виріст мантії – *дихальний сифон*, а видаляється крізь *вивідний сифон*.

Циркуляція води всередині мантійної порожнини забезпечує молюсків не тільки киснем,

але й іжею. Завислі у воді частинки (органічні залишки, планктон) завдяки роботі особливих війкових клітин прямують до *ротового отвору* та заковтуються. З ротового отвору іжа потрапляє до короткого *стравоходу*, *шлунка* й далі – до *кишечнику*. Травний тракт двостулкових не має м'язових волокон, і пересування їжі здійснюється роботою війкового епітелію, який вистеляє його. Частка внутрішньоклітинного травлення, яке здійснюється амебоцитами печінки, шлунка і кишечнику, є великою. У більшості молюсків цього класу (наприклад у беззубки, перлові скойки) кишка пронизує шлунчик серця, хоча його порожнина залишається при цьому замкненою. Непридатні для їжі частинки видаляються через вивідний сифон. Двостулкові профільтрівують значні об'єми води – 5–10 л за годину (устриці, мідії).

Серед двостулкових є *роздільностатеві* види та *гермафродити*. Розвиток може включати личинкову стадію або відбуватися без неї.

Двостулкові молюски надзвичайно поширені у всіх кліматичних зонах і на різних глибинах Сві-



Будова двостулкового молюска: а) внутрішня будова, б) частини тіла: 1 – рот, 2 – м'яз-замикач, 3 – шлунок, 4 – травна залоза, 5 – кровоносна судина, 6 – серце, 7 – перикард, 8 – нирка, 9 – кишки, 10 – анальний отвір, 11 – вивідний сифон, 12 – вивідний сифон, 13 – «зябра», 14 – мантія, 15 – статева залоза, 16 – нога, 17 – черепашка, 18 – щупальця

тового океану (від мілководдя до глибини 10 км). Розміри глибоководних молюсків не перевищують 2–3 мм, а мешканець прибережних вод тропічних морів *тридакна* важить до 200 кг, маючи черепашку завдовжки 1,4 м.



Двостулкові молюски: а) скалоп, б) мідії, в) устриця з перлиною

У багатьох країнах світу молюски вважаються делікатесом. М'ясо двостулкових смачне, калорійне, легко засвоюється, містить вітаміни, йод, кальцій. У промислових масштабах видобуваються устриці, мідії, гребінці тощо. Двостулкові видобуваються й заради їхніх черепашок, які дають сировину для перламутрових виробів і перлів (перлівниці, перлові скойки). У деяких країнах, що розвиваються, з черепашок двостулкових виробляють вапно.

Клас Головоногі

Описано понад 700 видів головоногих. Головоногі маютьrudimentарну черепашку. Ротовий отвір оточений щупальцями (вісім у восьми ног, десять у каракатиць і кальмарів). На щупальцах у декілька рядів розташовані присоски. Голова велика.

Головний мозок головоногих дуже великий, вкритий зачатковою корою, зверху захищений хрящовою пластинкою. Орган зору – очі, акомодація досягається віддаленням або наближенням кришталіка до сітківки. Смакові рецептори

Найдавнішими та найпримітивнішими з них існуючими головоногими є наутилуси; вони мають спіральну закручену черепашку, розділену на перегородки. Вік цих молюсків — близько 500 млн років. Ще стародавніші представники класу — амоніти і белемніти — вимерли 80 млн. років тому. Діаметр черепашок деяких амонітів сягав 3 м.



Скам'янілій амоніт

розташовані на язиці та присосках щупалець. Органи рівноваги представлені статоцистами.

Кров має блакитний колір, що пов'язано з присутністю пігменту, що містить Купрум, — *гемоціаніну*, який бере участь у транспорті кисню. Головоногі мають три серця: головне складається з передсердя та шлуночка і забезпечує потік крові по тілу, а інші два (зяброві серця) проштовхують її крізь зябра.

Рот невеликий, м'язиста глотка має роговий дзьоб. Головоногі — хижаки. Вони харчуються рибою, крабами, черепашками, нерідко зустрічається канібалізм.

Головоногі *роздільностатеві*. Запліднення внутрішнє: самець щупальцем переносить сперматозоїди у статевий отвір самки. Розвиток пряний, без личинкової стадії.

Рух здійснюється за принципом *реактивного двигуна*. Через мантійний отвір вода засмоктується в мантійну порожнину, а потім із силово виштовхується крізь вивідний сифон. У цьому випадку молюск пересувається заднім кінцем тіла вперед. Деякі восьминоги можуть «ходити» по дну, спираючись на щупальця.

Найдивовижнішим захисним пристосуванням головоногих є *чорнильна бомба*. У разі небезпеки молюск випускає з виросту кишки (чорнильного мішка) барвникову речовину, яка забарвлює воду на десятки метрів навколо й паралізує нюхові нерви хижих риб. Це дезорієнтує ворога, а молюск устигає сковатися.

Іншим захисним пристосуванням є зміна забарвлення. У всіх головоногих під шкірою розташовані клітини, що містять різні пігменти. Під дією сигналу нервової системи пігментні клітини розтягаються, збільшуючи свою поверхню в десятки разів. Заразом змінюється інтенсивність забарвлення тварини — від темних тонів до попелясто-сірого. Сигналом для зміни забарв-

лення є інформація, яка надходить від зорового аналізатора.

Сучасні головоногі — виключно морські тварини. Особливо численні вони в тропічних і субтропічних широтах (*звичайний восьминіг*). *Карнакати* відрізняються від восьминогів кількістю щупалець (10), а від *кальмарів* — сплощеною формою тіла. У кальмарів тіло циліндричне, має ромбоподібні плавники.



а)



б)



в)

Головоногі молюски: а) восьминіг, б) кальмар, в) наутилус

З найдавніших часів безліч міфів присвячено морському чудовиську — *гіганському кальмарові*. Найбільший спійманий кальмар був 18 м завдовжки й важив близько 8 тонн. Вважається, що молюски такого розміру можуть нападати навіть на кашалотів — своїх найлютіших ворогів. Нерідко на тілі спійманих китів можна було побачити глибокі рани від щупалець. Кальмар, якого навіть проковтнули, продовжує якийсь час боротьбу — на стінках шлунків убитих кашалотів знаходили відбитки присосків.

ТИП ЧЛЕНІСТОНОГІ

На сьогодні описано понад 1 млн видів членістоногих, згрупованих у декілька класів, з яких ми розглянемо три: *Ракоподібні*, *Павукоподібні*, *Комахи*. Вважається, що членістоногі виникли в протерозойську еру від стародавніх кільчастих червів, оскільки мають багато спільних рис будови: сегментоване тіло, черевний нервовий ланцюжок, незамкнена кровоносна система. У процесі



Схема походження членистоногих від кільчастих червів

еволюції членистоногі набули принципово нових особливостей, які дозволили їм розселитися по всій Землі.

Еволюційні особливості будови:

- 1) поява досконалих органів пересування — кінцівок;
- 2) виникнення поперечносмугастої мускулатури;
- 3) розвиток міцного зовнішнього скелета;
- 4) високий рівень розвитку дихальної системи;
- 5) членистоногі — *вториннороті* тварини.

Зовнішня будова. У тілі членистоногих виділяють такі відділи: *голова*, на якій розташовані органи чуттів і органи захоплення іжі; *груди*, на яких розташовані органи пересування (кінцівки, крила); *черевце*. У деяких членистоногих голова та груди утворюють єдиний відділ тіла — головогруди. Усі відділи тіла складаються із сегментів, кількість яких є важливою систематичною ознакою. Кінцівки складаються з декількох *членіків* і утворюють систему важелів, які приводяться в рух роботою м'язів. У різних сегментах вони виконують рухову, захисну, статеву та дихальну функції. Деякі кінцівки на голові перетворюються на *ротові придатки* — органи захоплення, утримання та подрібнення здобичі.

Покриви. Тіло вкрите твердою оболонкою — *кутикулою*, основним компонентом якої є полісахарид *хітин*. Кутікула виділяється залозистими клітинами покривного епітелію. Вона утворює так званий *зовнішній скелет*. Міцність і твердість кутікули такі значні, що в місцях, де вона сягає великої товщини, покриви втрачають гнучкість. Тому в рухомих ділянках тіла членистоногих є складчасті перетинки з дуже тонкою кутікули. Хітиновий панцирь нерозтяжний, і ріст організму можливий тільки в період лініяння.

Зовнішній скелет виконує такі функції:

- 1) захисну, перешкоджає механічним пошкодженням;
- 2) слугує місцем прикріplення м'язів;
- 3) запобігає випаровуванню води з поверхні тіла (ця властивість дозволила членистоногим освоїти суходіл).

М'язова система членистоногих досягла значного розвитку. *Поперечносмугасті м'язи* дуже сильні й здатні скорочуватися з величезною швидкістю.

Нервова система організована за принципом *черевного нервового ланцюжка*. Кожний сегмент тіла несе нервовий вузол. Унаслідок злиття сегментів вузли також зливаються. Концентрація нервових вузлів у головному відділі приводить до утворення *головного мозку*, який сягає великих розмірів у вищих комах. З органів чуттів найбільшого розвитку у багатьох членистоногих набули *нох* і *зір*. Очі можуть бути прості або складні — *фасеткові*. Кожна фасетка сприймає тільки одну частину предмета, а зображення, яке отримується, складається з великої кількості окремих крапок.

Дихальна система у первинноводних членистоногих (ракоподібні) представлена «зябрами» — виростами кінцівок. На відкритій поверхні суходолу дихання за допомогою зябер неможливе, оскільки вони злипаються, висихають і не перешкоджають випаровуванню води. Деякі дрібні водяні та наземні паразитичні членистоногі поглинають кисень всією поверхнею тіла. У великих наземних видів розвиваються особливі органи дихання — *«легені»*, що становлять собою мішкоподібні впинання кінцівок (пауки, скорпіони). Найдовершеннішими органами дихання є *трахеї* — мережа тонких повітряносних розгалужених трубок (у комах). Трахеї відкриваються на черевці маленькими отворами —

Водонепроникність кутикули у наземних членистоногих зумовлена тим, що ззовні вона вкрита тоненьким шаром воску



Дитинча на спині скорпіона



Скам'янілій трилобіт (кембрійський період)

дихальцями. Найменші з трахей мають діаметр у декілька мікрометрів і підходять практично до кожної клітини тіла.

Система виділення водяних членистоногих представлена **метанефридіями**. У наземних видів з'являються додаткові пристосування, спрямовані на зменшення втрат води.

Кровоносна система незамкнена. З появою трахей вона частково або повністю перестає виконувати функцію транспорту дихальних газів.

Статева система та розвиток. Більшість членистоногих **роздільностатеві**, але є також види **гермафродитів** (деякі ракоподібні). **Запліднення** може бути **зовнішнім** (у водяних) — злиття чоловічих і жіночих статевих клітин відбувається в зовнішньому середовищі, внутрішнім — процес здійснюється в статевих шляхах самки, і **зовнішньо-внутрішнім** — самці виділяють сперматозоїди у зовнішнє середовище, а самки підбирають їх своїми статевими отворами (більшість кліщів). Є види (дафнії, стоноги), яйця яких розвиваються **партеногенетично**.

Більшість видів відкладають яйця у зовнішнє середовище. Дуже рідко спостерігається **живородіння** (деякі скорпіони, кліщі), іноді — **яйцеподібність** (тля). Якщо особина, що вийшла з яйця, різко відрізняється від дорослої, її називають **личинкою**. У цьому випадку говорять про **розвиток з перетворенням** (див. с. 131). Якщо молодий організм подібний за будовою і зовнішнім виглядом до дорослого, говорять, що розвиток прямий. Ріст більшості членистоногих носить ступінчастий характер — розміри тіла збільшуються стрибкоподібно, відразу після линяння.

Екологія. Членистоногі — дуже давні тварини. Уже 600 млн років тому простори океану борознили **трилобіти**, які мали розвинений зовнішній скелет, членисті кінцівки, фасеткові очі; ці членистоногі повністю вимерли наприкінці палео-

войської ери. Близько 90 % сучасних видів членистоногих пристосувалися до життя на суходолі, що стало можливим завдяки появлі механізмів, які дозволяють зберегти воду всередині організму — водонепроникного зовнішнього скелета, специфічних органів дихання та виділення. Ще одна умова, необхідна для життя на суходолі, — внутрішнє запліднення.

Клас Ракоподібні

Клас включає 30—35 тис. видів розміром від частки міліметра до 80 см. З-поміж них найвищу організацію мають представники ряду **Десміногі раки** (річкові раки, краби, омарі, лангусти, креветки).



а)



б)



в)

Ракоподібні: а) анізогамарус, б) краб, в) кріль

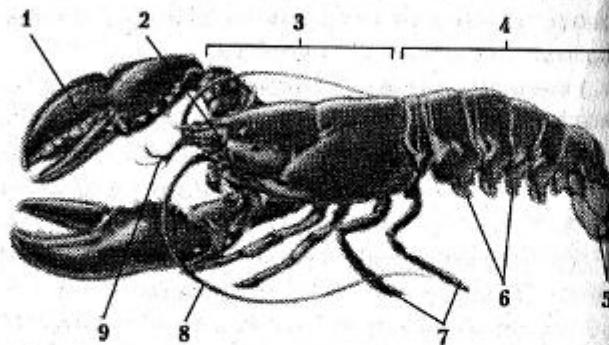
Організацію ракоподібних розглянемо на прикладі річкового рака.

Зовнішня будова. Тіло річкового рака складається з **голови**, **грудей**, **черевця**, **анальної (хвостової) лопаті**, яка утворює **хвостовий плавник**. **Голова*** утворюється внаслідок злиття п'яти сегментів і, отже, несе п'ять пар придатків (видозмінених кінцівок): передні та задні **антени (усики)**,

* У більшості ракоподібних голова та груди вкриті єдиною хітиновою складкою — **карапаксом**, яка має форму щита, через що ці відділи тіла часто об'єднують терміном **головогруди**.

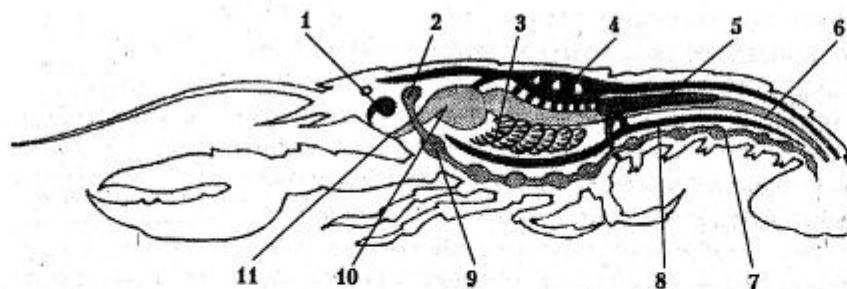
три пари щелеп. Обидві пари антен є органами нюху, дотику та хімічного чуття. На голові розташовані фасеткові очі.

Зовнішня будова річкового рака:
 1 — клішня, 2 — око, 3 — головогруди (карапакс), 4 — черевце, 5 — хвостовий плавець, 6 — черевні кінцівки, 7 — ходильні кінцівки, 8 — довгий вусик, 9 — короткий вусик



Груди складаються з восьми сегментів. Перші три несуть три пари кінцівок — ногощелеп; їхня основна функція — подавання їжі до ротового отвору. Інші п'ять сегментів утворюють п'ять пар ходильних кінцівок, які слугують для пересування. Перша пара — клішні — наймасивніша й бере участь у захопленні жертви. На грудних кінцівках розташовуються органи дихання — «зябра».

Черевце сегментоване. П'ять пар черевних кінцівок слугують для утримання яєць, що роз-



Внутрішня будова річкового рака: 1 — орган виділення, 2 — надглотковий нервовий вузол, 3 — «зябра», 4 — серце, 5 — статева залоза, 6 — кишка, 7 — черевний нервовий ланцюжок, 8 — кровоносна судина, 9 — підглотковий нервовий вузол, 10 — шлунок, 11 — рот

иваються. Шоста пара разом з останнім сегментом черевця утворюють *анальну лопать* (*хвостовий плавник*), що бере участь у пересуванні.

Кровоносна система незамкнена. Серце має форму п'ятикутника, розташоване на спинному боці тіла й оточене *перикардом*.

Травна система починається *ротовим отвором*, який оточений трьома парами щелеп. Рот веде до короткого *стравоходу*, який переходить в об'ємистий *шлунок*, що складається з двох відділів. У *жуvalному віddіlі* шлунка відбувається перетирання їжі за допомогою *хітинових зубців*, у *цидильному віddіlі* — її фільтрація. Далі їжа потрапляє в кишечник, де вона перетравлюється (у просвіт кишки відкривається вивідна протока *печінки*) і всмоктується. Неперетравлені залишки видаляються через *анальний отвір* у ділянці анальної лопаті.

Система виділення. Органи виділення — парні зелені залози, подібні до метанефридій кільчастих червів і розташовані в передній частині тіла. *Вивідні протоки* зелених залоз відкриваються біля основи антен.

Статева система та розвиток. Річкові раки *роздільностатеві*. Запліднені яйця утримуються черевними кінцівками самки. Розвиток *прямий*.

Екологія та різноманітність. Ракоподібні заселили морські та прісні води всіх кліматичних зон. Багато з них пристосувалися до життя на суходолі.

У прісноводних водоймищах численні дрібні ракчи *дафнії* — представники ряду Гіллястовусі. Дуже поширені в прісних водоймах і *циклопи* — маленькі, до 2 мм ракчи з ряду *Веслоногі*. Більшість циклопів хижаки, але є також і рослиноїдні види.

Багато ракоподібних пристосувалося до паразитичного способу життя. Представники ряду *Картоподі* присмоктуються до зябер риб і живляться



Дафнія

Тіло дафнії поміщене в прозорий хітиновий панцир, черевце позбавлене кінцівок. Органи пересування слугують задні антени. Є єдине фасеткове око та просте очко.

Як у всіх нижчих ракоподібних, у дафнії немає кровоносних судин. Кров із серця потрапляє в порожнину тіла й циркулює в ній, омиваючи внутрішні органи та «зябра». Літом дафнії розмножуються шляхом партеногенезу, а восени, коли температура води знижується, яйцеклітини запліднюються чоловічими гаметами та зимують

кров'ю. *Сакуліна* з ряду *Вусоногі* паразитує на крабах, раках-самітниках, деяких креветках.

Стоноги з ряду *Рівнопогі* перейшли до життя на суходолі. Вони використовують для дихання кисень, розчинений у тонкому шарі вологи, яка вкриває «зябра». Проте є види, здатні під час дихання засвоювати атмосферний кисень завдяки особливій системі канальців у черевних ніжках, куди заходить повітря.

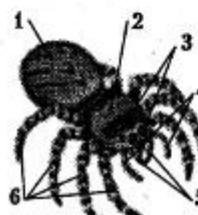
Практичне значення ракоподібних пов'язане з їхньою харчовою цінністю. У багатьох країнах видобування омарів, крабів, раків, лангустів, креветок має промислові масштаби.

Клас Павукоподібні

Сучасні павукоподібні представлені наземними формами, які походять від водяних членистононогих, які спочатку заселяли моря. Щоб пристосуватися до наземного способу існування, павукоподібні повинні були: 1) здійснити зміну органів дихання, 2) максимально зменшити випаровування води з поверхні тіла, 3) перейти на нові об'єкти живлення. Основні особливості організації, що забезпечили пристосування павукоподібних до життя на суходолі:

- 1) поява «легенів» і трахей – органів дихання атмосферним киснем;
- 2) воскові виділення кутикули, які перешкоджають випаровуванню води;
- 3) зменшення розмірів тіла для обмеження числа линьок;
- 4) розвиток копулятивних органів і внутрішнього запліднення.

Зовнішня будова. Тіло павукоподібних складається з **головогрудей** і **черевця**. Головогруди вкриті щільною кутикулою і включають шість сег-



Зовнішня будова павукоподібних: 1 – черевце, 2 – головогруди, 3 – очі, 4 – педипальпи, 5 – хеліциери, 6 – ноги

ментів. Кінцівки первого сегмента – **хеліциери** – є органами захоплення і подрібнення їжі. У павуків на кінчиках хеліцер відкриваються протоки **отруйних залоз**. Кінцівки другого сегмента – **педипальпи** – виконують функцію утримання здобичі, беруть участь у перенесенні сперми в статеві шляхи самки, слугують органами дотику. Кінцівки наступних чотирьох сегментів – **ноги** – беруть участь у пересуванні, плетінні **павутини** (павуки), викопуванні нірок, утриманні яєчного кокона, здобичі. Вони мають нюхові та дотикові рецептори. На відміну від ракоподібних обидві антени у павуків редукуються, фасеткові очі відсутні.

Черевце з'єднується з головогрудьми за допомогою сьомого сегмента, який не несе кінцівок. У багатьох кліщів головогруди та черевце зливаються в єдине ціле і втрачають сегментацію. Кінцівки черевця, які несуть «зябра», перетворюються на «легені». Кінцівки десятого й одинадцятого сегментів утворюють у павуків **павутинні бородавки**.

Нервова система характеризується подальшою концентрацією нервових вузлів. У павуків у передньому відділі головогрудей виникає єдине скupчення нейронів – **головогрудна нервова маса**. З органів чуттів розвинені **дотик** (чутливі волоски на тілі та кінцівках) і **нюх**. Зір дуже слабкий, є декілька пар простих очок.

Травни система. Більшість павукоподібних – хижаки, пристосовані до живлення напіврідкою їжею. Травлення у багатьох павукоподібних відбувається в два етапи: 1) зовнішнє, 2) внутрішнє (кишкове). Спіймана здобич убивається отрутою, покриви жертви розриваються і всередину вводяться травні соки. Потім розріджений вміст жертви всмоктується. Для цього слугує забезпечені м'язами **глотка**, яка переходить у тонкий стравохід і далі, – у **сисний шлунок**. Вирости



Утворення ниток павутинними бородавками



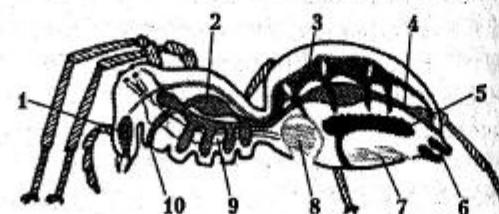
Павутина – ловильна сітка

кишечнику утворюють печінку, клітини якої виделяють травні ферменти.

Дихальна система представлена «легенями» або трахеями. «Легені» павукоподібних недосконалі, випаровують багато води, тому легеневі форми (деякі павуки, скорпіони) змушені жити в місцях, насичених вологою,— у підстилці тропічного лісу, ґрунті, норах. У вищих павуків виникають трахеї (за ступенем розвитку вони примітивніше за трахеї комах). Деякі павуки мають і «легені», і трахеї. Кліщі завдяки малим розмірам пристосувалися до поглинання кисню всією поверхнею тіла.

Кровоносна система добре розвинена у видів, які дихають «легенями». На спинному боці головогрудей розташоване серце, від якого відходять великі кровоносні судини.

Внутрішня будова павукоподібних (на прикладі павука-хрестовика): 1 — отруйна залоза, 2 — шлунок, 3 — серце, 4 — кишечник, 5 — статева залоза, 6 — павутинні бородавки, 7 — трахеї, 8 — «легені», 9 — первовий стовбур, 10 — ротовий отвір



Система виділення представлена маліткієвими судинами — сліпими виростами кишечнику. У їхніх клітинах накопичуються екскрети. Речовини, що виділяються, заздалегідь зневоднюються, щоб уникнути втрати води. У деяких примітивних павукоподібних як органи виділення збереглися рудименти метанефридіїв.

Статева система. Павукоподібні роздільностатеві. Запліднення в більшості випадків внутрішнє. Сперма виробляється в сім'янниках самців і доставляється в статеві шляхи самки за допомогою педіпальп, які утворюють копулятивний орган.

Яйця містять багато жовтка, розвиток прямий. Виняток становлять кліщи, у яких є личинкова стадія.

Систематика. Різноманітність. Клас об'єднує 60 тис. видів, згрупованих у декілька рядів, найчисленніші з яких Павуки (27 тис.) і Кліщи (25 тис.). Скорпіони (близько 700 видів) — найдавніший ряд серед наземних членистоногих, що зберіг безліч примітивних рис, властивих водним предкам.

Ряд Павуки. Павуки мають розміри від 0,8 мм до 15 см. Поширені повсюдно. Вирішальне значення в еволюції павуків відіграла павутина (тенета). Вона є притулком, пасткою, місцем спаровування, механізмом поширення. Нитка павутини утворюється на повітрі із секрету павутинних залоз, розташованих у порожніні чревця. Павутинні залози відкриваються назовні павутинними бородавками. У типовому випадку павутина складається з опорної рами, натягненої між гілками або іншими предметами, радіальних ниток, сполучених із центральним сплетенням, і накладеної на них ловильної спіралі. Павуки, що живуть у норах, плетуть дещо інші сітки. Нарешті, є види, які взагалі не плетуть ловильних сіток, секрет павутинних залоз вони використовують тільки для створення кокона.

Зір у павуків дуже слабкий. Виняток становлять павуки-стрибуни: їхні прості очки влаштовані за типом телеоб'єктивів і здатні обертатися.

У павуків виражений статевий диморфізм. Зазвичай самець менший за самку (іноді в тисячу разів), і часто після запліднення пойдається нею. Запліднення внутрішнє. Яйця відкладаються в кокон, зроблений з павутини. Багато видів піклуються про потомство — охороняють кокон, доділяють за ним. Розселення молоді у ряду видів відбувається на павутинках, які підхоплюються повітрям і переносяться на значні відстані.

Важливим захисним пристосуванням павуків є отруйні залози. У місці укусу *тарантула* виникає болюче відчуття (зберігається протягом доби), набрякість, почервоїння. Дуже небезпечні для людини самки звичного в Криму павука *каракурта* (чорної вдови). У момент укусу відчувається пекучий біль, що поширюється в ділянку живота, крижів, грудні клітини. З'являються задишка, запаморочення, блювота, марення. Відомі смертельні випадки. У разі укусу лікарі рекомендують припекти це місце запаленою головкою сірника, щоб зруйнувати білковий компонент отрути. Зробити це необхідно не пізніше ніж за 2–3 хв після укусу.



а)



б)

Кліщі: а) коростяний свербун, б) іксодовий кліщ

Ряд Кліщі. Вирішальне значення в еволюції кліщів відіграли мікроскопічні розміри. Це дозволило їм заселити ґрунт і рослинну підстилку, яка гніє (*цибулинний кліщ*, *червонотілка*, *панцирний кліщ*), повітря яких насычене водяними парами, тож багато кліщів пристосувалося до дихання всією поверхнею тіла. Одні види перейшли до паразитування на рослинах (*виноградний*, *грушевий*, *смородиновий кліщ*) і тваринах (*волосяний* (*пір'яний*) кліщ, *коростяний свербун*), інші заселили прісні води. Ще одне важливе пристосування – розвиток із метаморфозом, завдяки якому з'явилися стадії розселення та переживання неблагоприятливих умов. Маленькі розміри дозволили кліщам дуже швидко завершувати життєвий цикл і досягати за короткі терміни величезної чисельності.

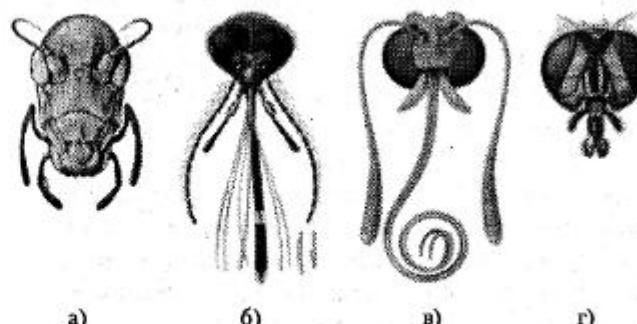
Багато кліщів паразитують на тілі людини. Самка *коростяного свербуга* прогризає в шкірі довгі ходи, спричинюючи болісний алергічний свербіж. *Іксодові кліщі* живляться кров'ю хребетних. Вони підстерігають жертву на гілках дерев, присмоктуються на декілька днів і висмоктують за цей час дуже багато крові, збільшуючи свою масу в сотні разів. Більшість іксодових – переносники небезпечних захворювань людини: висипного тифу, енцефаліту, різних видів лихоманки.

Клас Комахи

Клас Комахи включає понад 1 млн видів.

Зовнішня будова. Тіло комах розділене на три відділи: *голову*, *груди* та *черевце*. Голова утворюється з шести сегментів, що повністю зливаються у дорослої комахи. Перший і третій сегменти не мають придатків, другий несе пару *усиків* (*антен*); на четвертому, п'ятому та шостому сегментах розвиваються парні частини ротового апарату – верхні щелепи (*мандибули*), нижні щелепи (*максили*) і нижня губа. Усики за будовою і розміром дуже варіюють і є важливою систематичною ознакою. Вони можуть мати ниткоподібну, пластинчасту, булавоподібну та інші форми. Розвиток і форма щелеп і нижньої губи залежать від характеру живлення. Виділяють такі основні типи ротового апарату:

- 1) *гризучий* (таргани, жуки, мурахи, личинки метеликів);
- 2) *гризучо-лижучий* (бджоли, джмелі);
- 3) *колючо-сисний* – нижня губа утворює довгий хоботок, а щелепи перетворюються на колючі щетини (комарі, тля);
- 4) *сисний* – хоботок розвивається з нижніх щелеп, а верхні повністю редукуються (метелики);
- 5) *лижучий* – утворений нижньою губою (мухи).



Типи ротових апаратів комах:
а) гризучий (ко-ник), б) колючо-сисний (комар), в) сисний (мете-лик), г) лижучий (муха)

Невелика кількість видів комах, що належать до групи *первиннобезкрилих*, абсолютно позбавлені крил та їх зачатків. Очевидно, вони є найпримітивнішими з існуючих видів комах

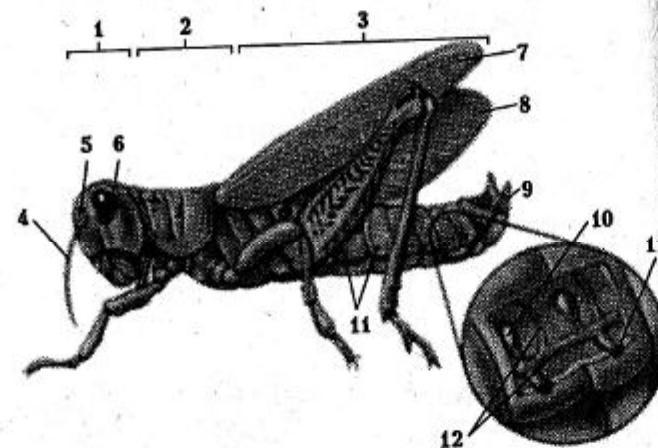
У багатьох дорослих комах, які не живляться, ротові органи взагалі не розвинені (одноденки).

Комахи здатні рухати головою. Рухи ці в більшості випадків обмежені однією площиною (вертикальною або горизонтальною), і лише богомоли можуть повертати голову в декількох площинах.

Груди складаються з трьох сегментів, які несуть три пари членистих кінцівок. Залежно від способу пересування комахи кінцівки за будовою можуть бути:

- 1) ходильні або бігальні (паличники, багатожуків);
- 2) стрибальні (саранові, коники, блохи);
- 3) риочі (капустянки, жуки-карапузи);
- 4) хапальні (богомоли);
- 5) плавальні (жуки-плавунці).

Зовнішня будова комах: 1 — голова, 2 — груди, 3 — черевце, 4 — вусик, 6 — фасеткове око, 7 — переднє крило, 8 — заднє крило, 9 — яйцеклад, 10 — повітряні мішки, 11 — дихальця, 12 — трахеї



У більшості комах до другого і третього сегментів грудей прикріплюються органи польоту — крила. Вони утворюються як вирости покривного епітелію і змінюються жилками. У примітивніших видів передні та задні крила одинакові за

будовою і функцією, яку вони виконують (бабки). У мух і комарів розвивається лише передня пара крил, у віялохвостіх — задня. Нерідко передні крила виконують захисну функцію, перетворюючись на надкрилля (клопи, жуки). Багато видів комах повторно втратили крила (блохи, воши), що пов'язано з особливостями їхньої життєдіяльності. Крила приводяться в рух літальними м'язами, що займають значний обсяг грудного відділу.

Черевце комах утворене різною кількістю сегментів (не більше дванадцяти). Воно майже завжди позбавлене кінцівок.

Покриви. Хітинова кутикула в усіх наземних видів укрита тоненьким шаром воскоподібної речовини, яка перешкоджає випаровуванню води. На тілі комах є численні волоски, що виконують функцію органів дотику або слуху.

Нервова система побудована за принципом че́ревного нервового ланцюжка. Головний мозок досягає великого розвитку, особливо у суспільних комах.

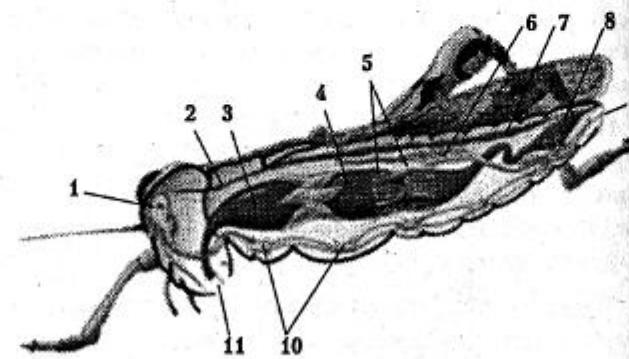
Органи чуття. Фасеткові очі комах розташовані на першому сегменті голови. Нерідко є ще декілька простих очок (наприклад у медоносної бджоли). Багато видів мають гарний зір. Так, бджоли можуть розрізняти форму предметів і деякі коліори (червоний, жовтий, зелений, синьо-фіолетовий, ультрафіолетовий). На відміну від людських, очі бджіл чутливі до поляризованого світла. Усі комахи здатні сприймати коливання температури. Терморецептори локалізовані у них в особливих волосках на члениках ніг. У багатьох комах розвинені органи слуху, утворені волосками на ногах і черевці. Дуже добре розвинені органи хімічного чуття і нюху. Смакові рецептори містяться на ротових частинах і на лапках. Комахи чутливі до рівня вологості повітря та магнітних полів.



Фасеткові очі

Травна система. У ротову порожнину впадають протоки слинних залоз. У личинок метеликів на нижній губі є шовковичні залози, секрет яких швидко застигає на повітрі і використовується для плетіння коконів. Ротова порожнina веде до *стравоходу* й далі до шлунка. Залозисті клітини кишечнику виробляють травні ферменти, склад яких визначається характером їжі комахи.

Внутрішня будова комах: 1 — головний мозок, 2 — кровоносна судина, 3 — стравохід, 4 — шлунок, 5 — мальпігієві судини, 6 — яєчник, 7 — серце, 8 — кишка, 9 — анальний отвір, 10 — черевний нервовий ланцюжок, 11 — рот

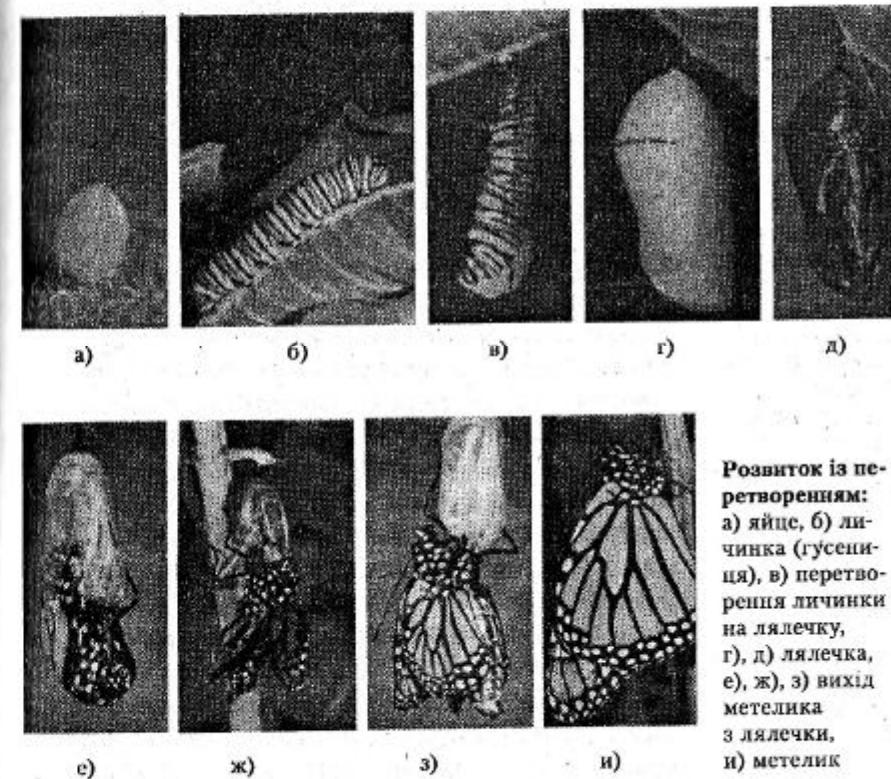


Дихальна система представлена добре розвиненою мережею повітродносних трубок — *трахей*. Трахеї відкриваються на поверхню тіла невеликими отворами — *дихальцями*. Вентиляція трахеї у багатьох видів здійснюється рухом черевця. Деякі комахи (жуки водолюби, клоп гладун), що живуть під водою, періодично піднімаються на поверхню і запасають повітря під надкрилами, де воно утримується волосками з незмочуваною поверхнею.

Кровоносна система незамкнена. Безбарвна *гемолімфа*, яка циркулює в порожнині тіла комах, слугує для транспортування поживних речовин, продуктів обміну, гормонів. Рух гемолімфи забезпечується скороченнями спинної судини — *серця*.

Система виділення утворена *мальпігієвими судинами* — тонкими трубкоподібними виростами кишечнику. Їхні вільні кінці лежать у порожнині тіла. Розчинні продукти обміну поглинаються клітинами стінок мальпігієвих судин і просвітами проходять у кишку. Пристосуванням для акумуляції води у комах є *жирове тіло*. Внаслідок окиснення жирової тканини виділяється велика кількість води.

Статева система та розвиток. Майже всі комахи *роздільностатеві*. Чоловічі статеві органи у багатьох комах представлені парними сім'янниками, сім'явивідними протоками і ко-пулятивним органом, а жіночі — двома яєч-



Розвиток із перетворенням:
а) яйце, б) личинка (гусениця), в) перетворення личинки на лялечку, г), д) лялечка, е), ж), з) вихід метелика з лялечки, и) метелик



Богомол

Представники ряду Богомоли (звичайний, земляний, деревний богомол) — пеперхливі хижаки, які живляться безхребетними. Два членики передніх кінцівок мають гострі шпильки і, складаючись разом, утворюють сильний хапальний апарат, подібний до складного ножа. Богомол чатує на здобич у засідці, склавши лапки, немов у молитві, а потім блискавичним рухом захоплює жертву. Самка богомола поїдає самця під час спаровування! Така кровожерливість пояснюється нестачею білка в її організмі через швидкий розвиток яєць.

никами та жіночими статевими шляхами. У багатьох видів добре виражений статевий диморфізм: самці та самки відрізняються за розмірами, забарвленням, розвитком крил, будовою ротового апарату. У більшості метеликів і жуків запліднення зовнішньо-внутрішнє. У цьому випадку сперматозоїди виводяться в навколоишне середовище й вкриваються захисною оболонкою, що запобігає їхньому висиханню. Самка підбирає їх за допомогою статевих придатків. Часто зустрічається внутрішнє запліднення, коли сім'яна рідина вводиться безпосередньо в статеві шляхи самки. Іноді яйця розвиваються шляхом партеногенезу (тля, паличники).

Практично в усіх комах у життєвому циклі присутня стадія личинки — їм властивий розвиток із перетворенням. У разі розвитку з неповним перетворенням личинка веде такий самий спосіб життя, як і доросла особина — *імаго*. У разі розвитку з повним перетворенням личинка виходить з яйця на ранніх етапах розвитку. На стадії лялечки відбувається руйнування личинкових органів і формування органів імаго. Ріст комах супроводжується линянням. Доросла комаха не линяє.

Екологія та різноманітність. Комахи освоїли земну поверхню, ґрунт, повітря. Деякі види повторно заселили прісні водойми (*клопи-водоміри*, деякі іздци), меншість проникла в моря (деякі двокрилі). Розміри комах варіюють у дуже широких межах. Тропічний жук-геркулес досягає 15 см завдовжки, деякі види паличників — до 30 см. Розмах крил метелика совки *агріппи* — 28 см. Найменші комахи — до 0,3 мм завдовжки.

До комах з неповним перетворенням належать ряди *Таргани*, *Терміти*, *Прямокрилі*, *Воши*, *Клопи*, *Богомоли* та інші. До комах з повним перетворенням — ряди *Твердокрилі*, *Лускокрилі*, *Перетинчастокрилі*, *Двокрилі*, *Блохи* та інші.

Ряд Таргани. Таргани — дуже давні комахи. Ряд включає близько 4 тис. сучасних видів. Більшість літає погано; у багатьох крила зредуковані. Вусики дуже довгі й слугують органами дотику. Таргани забарвлена в основному в чорний та коричневий кольори, хоча є і яскраві тропічні види. *Рудий тарган* розселився разом із людиною по всьому світу. Він витіснив з людських осель *чорного таргана*.

Ряд Терміти. Відомо близько 25 тис. видів, в основному тропічних. Характерна особливість цих комах — будівництво гнізд. Висота термітників може становити 10 м, деякі ходи розташовуються на глибині 35 м.

Покриви термітів дуже тонкі, іноді навіть прозорі. Вони абсолютно не пристосовані до життя на відкритій місцевості, тому й ховаються в заплутаних лабіринтах гнізд, де повітря завжди насичене водяними парами. Представники: *африканський*, *середземноморський*, *туркестанський терміти*.

Ряд Прямокрилі. Близько 20 тис. видів — коники (зелений, співучий, хвостатий), дібки, цвіркуни, капустянки, сарана.

У самців коників і цвіркунів на передніх крилах є спеціальні пристосування — так зване дзеркальце (тонка перетинка) і смичок (жилка із зубчиками). Підвішивши крила, коник швидко вібрує ними. Внаслідок цього зубчики смичка трутуться об поверхню дзеркальця, що й спричиняє стрекотіння.

Капустянка може літати, плавати та пересуватися під землею. Цьому сприяють дуже змінені передні кінцівки. Повзаючи в ґрунті, капустянки поїдають підземні частини рослин і завдають великої шкоди сільськогосподарським культурам.

Сараною називають ряд близьких видів прямокрилих, які здатні збиратися у великі зграї



«Цариця» термітів

Засновників колонії термітів називають «царем» і «царицею». У міру росту гнізда у «цариці» атрофується багато органів, а переповнені яйцями черевце виростає до неймовірних розмірів. Плодючість самки від 1000 до 100 тис. яєць на день. Основні жителі термітника — робітники — недорозвинені в статевому відношенні самці та самки. Солдати мають велику голову й такі щелепи, що не можуть харчуватися самостійно (їх годують робочі особини). Основна функція солдатів — захист термітника від численних ворогів.



Платяна воша



Клоп-водомір

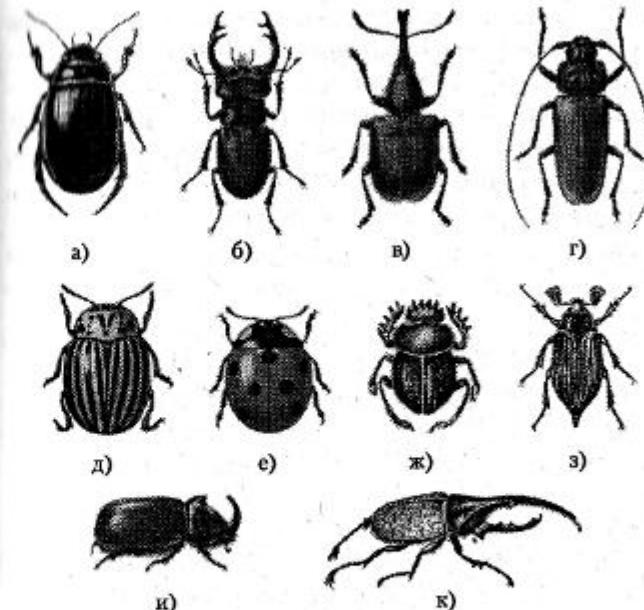
Дивовижну здатність до свічення (біolumінесценції) мають жуки-світляки. Самки цих жуків втратили здатність до польоту і перетворилися на малорухливі червонодібні істоти. З настанням темряви вони починають яскраво світитися, приваблюючи самців. Природа світла — фотохімічні реакції, які йдуть в особливому органі — фотофорі

для міграції (*перелітна, марокканська, пустельна сарана*). Зграї сарані сягають іноді неймовірних розмірів, покриваючи площину в десятки та сотні квадратних кілометрів. Комахи, що летять у такій кількості, блокують рух транспорту, обривають телефонні й електричні кабелі, знищують на своєму шляху всю рослинність.

Ряд Воші. Паразитують на шкірі ссавців. Повністю втратили крила. У процесі еволюції кожний вид пристосувався до дуже вузького кола хазяїв. Є воші, що паразитують на зайцях (*заяча воша*), оленях (*оленяча воша*), слонах (*слоняча воша*). Лобкова воша оселяється у волоссі геніталійної та пахової ділянки людини, а головна (вона ж *платяна*) — у волоссі голови. Ці паразити переносять збудників небезпечних захворювань, наприклад висипного тифу. Зараження може здійснюватися як дорослими особинами, так і яйцями.

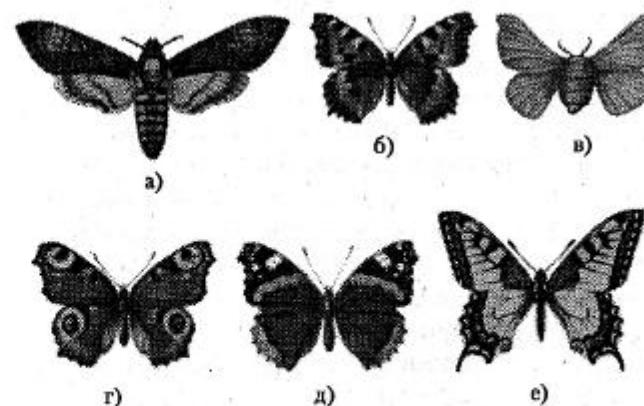
Ряд Клопи, або Натів твердокрилі. Близько 30 тис. видів. Форма тіла різноманітна, від кулястої (*земляний щитник*) до паличикоподібної (*паличковий хищник*). У паразитичних видів (*постільний клоп*) тіло сплющене, а крила відсутні. Багато клопів пристосувалися до проживання у воді (гладун, ранатра). Водоміри заселили поверхневу плівку прісних і морських водоймищ.

Ряд Жуки, або Твердокрилі. Понад 300 тис. видів. Надкрила тверді, прикривають чеврце та крила. Довжина деяких жуків може дістати 18 см (*жука-голіаф, геркулес*). Поширені повсюдно; є види, що освоїли водне середовище (*плавунці, водолюби, вертячки*). Багато з них живе в пустелях, наприклад *жука-скарабей*. Багато жуків завдають відчутної шкоди сільському господарству. Особливе місце посідає *колорадський жук*, який завезений до Європи із США наприкінці XIX ст. і дотепер поширився за Урал.



Жуки: а) жук-плавунець, б) жук-рогач, в) жук-слоник, г) вусань, д) колорадський жук, е) сонечко, ж) скарабей, з) травневий хрущ, и) жук-носоріг, к) жук-геркулес

Ряд Лусокрилі, або Метелики. Близько 140 тис. видів. Крила метеликів вкриті видозміненими волосками — *лусками*, що несуть пігментні зерна, які зумовлюють забарвлення. Ротовий апарат — *хоботок* — дозволяє метеликам пристосуватися до видобування нектару з віночків



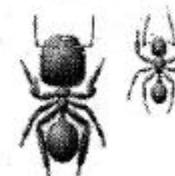
Метелики:
а) бражник мертвоголова, б) кропив'янка, в) тутовий пшеникопряд, г) павине око, д) адмірал, е) звичайний махаон



а)



б)



в)



г)

Мурашки: а) самка, б) самець, в), г) робочі особини, д) солдат

найрізноманітніших квітів. Тривалість життя імаго — від кількох днів і навіть годин до кількох місяців. Личинки метеликів — *гусеници* — стадія, яка живиться. Вони мають гризучий ротовий апарат. В Україні поширені *адмірал*, *білан*, (*капустяний білан*, або *капустянка*, *глідівниця*), *бражники* (у Криму зустрічається *бражник мертвого голова* і *олеандровий бражник*, занесені до Червоної книги), *махаон* (також червонокнижний вид).

Основним виробником натурального шовку в багатьох країнах світу є *тутовий шовкопряд* — метелик з м'ясистим тілом і крилами розмахом 40–60 мм. Гусінь шовкопряда (*шовковичний черв'як*) живиться листям тутового дерева. Під час заляльковування вона виділяє цілісну нитку завдовжки до 1500 м, яку обмотує навколо себе у вигляді шовковистого кокона. У промисловості яйця тутового шовкопряда (*грени*) зберігають в особливих апаратах за сталої температури, а гусінь протягом 40–80 днів вигдововують листям шовковиці. Після заляльковування готові кокони збирають, обробляють гарячою парою, а потім розмотують у спеціальних машинах. Один кілограм коконів може дати до 90 г шовку. Нині в результаті селекції створено багато порід тутового шовкопряда, що відрізняються продуктивністю, якістю шовкової нитки та кольором коконів.

Ряд Перетинчастокрилі. Об'єднує за різними даними від 150 до 300 тис. видів. Комахи цього ряду мають дві пари перетинчастих крил, які зчеплюються одне з одним за допомогою гачків і працюють як одна площина. Деякі перетинчастокрилі (робочі мурахи) не мають крил. Представники: *пильщики*, *іздці*, *джмелі*, *оси*, *бджоли*, *мурашки*. Останні три групи мають найбільш високоорганізовану нервову систему серед комах і здатні до дуже складних поведінкових реакцій (*інстинкти*). Яйцеклади бджіл, ос, джмелів є ор-

ганами нападу та захисту. Так, у робочих особин медоносної бджоли яйцеклад перетворюється на жало, яке має на кінці зубчики. Якщо бджола ужалить велику тварину, воно залишається в тілі жертви. Бджола у цьому випадку гине.

Угруповання *мурашок* і *бджіл* влаштовані дуже складно. окремі особини гнізда спілкуються між собою хімічною мовою, за допомогою особливих речовин — *феромонів*. У мурашок важливу роль у поширенні інформації відіграє ще *трофолаксис* — обмін іжевою між окремими особинами угруповання. У мурашиній сім'ї виділяють «царицю», яка у величезній кількості відкладає яйця, робітників, які виконують різноманітні роботи в мурашнику і збирають іжу, та *солдатів*. На відміну від термітів, робітники у всіх перетинчастокрилих — бесплідні самки.

Структура сім'ї медоносної бджоли дещо інша. У вулику є *матка*, *робочі бджоли* (бесплідні самки) і *трутні* (самці, що розвинулися з незапліднених яєць). Трутні слугують лише для запліднення самок і після цього виганяються з гнізда. Тривалість життя робочої бджоли становить близько шести тижнів. У перші дні життя вона вичищає комірки стільників, щоб матка могла відкладти туди яйця, потім займається годуванням личинок, після чого в її обов'язки входить чищення інших бджіл, охорона вулика. І лише в останні дні життя робочі бджоли починають літати, збираючи пилок або нектар. Переробляючи нектар, бджоли отримують мед, використовують його для власного живлення, а з пилку виготовляють пергу, якою годують личинок.

Бджоли підтримують у вулику сталу температуру, регулюючи інтенсивність роботи своїх м'язів, і вологость (деякі робочі особини носять у волах воду, змочуючи стільники у разі потреби), створюють крилами безперервний потік повітря.



а)



б)



в)

Медоносна бджола: а) матка, б) робоча бджола, в) трутень



a)



b)

Плодова мушка:
а) самка, б) са-
мець

ТИП ХОРДОВІ

Хордові виникли, ймовірно, в палеозойську еру. Їхніми предками були безхребетні, сегментовані, двобічносиметричні тварини.

Еволюційні особливості будови:

- 1) виникнення внутрішнього скелета — **хорди**, пружного хряща, заміщеного надалі кістковими елементами;
- 2) організація нервової системи за типом *нервової трубки* ектодермального походження (див. с. 122);
- 3) поєднання дихальної та травної систем: **зябра** (у водних хордових) і **легені** (у назем-

Ряд Двокрилі. Близько 80 тис. видів. У дорослих комах зберігається лише передня пара крил. Личинки втратили кінцівки, а у вищих мух пристосувалися до зовнішнього (позакишкового) травлення. Представники: *мухи (кімнатна, м'ясна, падальна), комарі (піскун, дергун), сліпні, оводи.*

Ряд Блохи. Паразити: живуть на шкірі тварин і людини. Позбавлені крил. Хітиновий панцир дуже товстий. Живляться кров'ю.

Практичне значення комах дуже велике. Багато комах — запилювачі цінних сільськогосподарських культур (гречки, соняшника), фруктових дерев. Однак безліч видів завдає колосальної шкоди сільському господарству (*сарапові, колорадський жук, гусінь капустяник тощо*). Серед комах багато переносників і поширювачів тяжких захворювань людини та тварин (*муха цеце, малярійний комар*). *Медоносна бджола* — джерело меду, тутовий і дубовий шовкопряди виробляють шовкові нитки.

них) утворюються як вирости глотки, а не як похідні кінцівок (у безхребетних).

Усі представники типу — *вториннороті* тварини. На певному етапі ембріонального розвитку *первинний рот (гастропор)* заростає ектодермою (див. с.121), а на протилежному кінці зародка утворюється *вторинний рот*, який і буде ротовим отвором у дорослого організму. У зоні гастропору розташовуватиметься *анальний отвір*.

Тип Хордові включає три підтипи: *Безчерепні; Личинковохордові*, або *Покривники; Черепні*, або *Хребетні*.

ПІДТИП БЕЗЧЕРЕПНІ

Клас Ланцетники

Клас включає близько 30 сучасних видів. *Ланцетники* — малорухливі водяні тварини, які проводять більшість часу, занурившись у пісок.

Зовнішня будова. Покриви. Тіло видовжене, рибоподібне. На спинному боці вздовж усього тіла проходить *спинний плавець*, що переходить у хвостовий плавець, який має форму ланцета. Шкіра ланцетника складається з двох шарів: зовнішнього — *епідермісу*, та внутрішнього — *дерма*. Епідерміс, на відміну від решти хордових, представлений одним шаром клітин, які виділяють тонку *кутикулу*.

Скелет безчерепних утворений *хордою* — еластичним пружним хрящем. Хорда слугує опорою для внутрішніх органів і місцем прикріплення м'язів. *Поперечносмугасті м'язи* складаються з окремих сегментів, розділених сполучнотканими перегородками. Поєднання пружної хорди та сегментованої мускулатури дозволяє

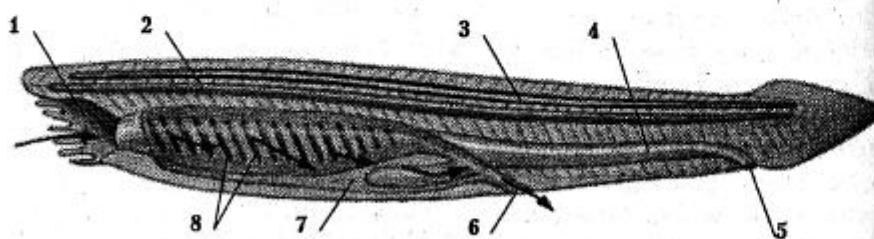


Ланцетник

ланцетнику пересуватися в товщі води хвиле подібними рухами тіла.

Нервова система представлена *нервовою трубкою*, що тягнеться уздовж тіла над хордою. Поділ на мозковий і спинний відділи відсутній. У кожному сегменті від нервової трубки відходять по дві пари нервів.

Органи чуттів. На передньому кінці тіла розташована *нюхова ямка*, в якій локалізовані нюхові клітини. Уздовж усієї нервової трубки зосереджені органи зору — очки, здатні відрізняти світло від темряви через прозорі покриви тіла.



Внутрішня будова ланцетника: 1 — рот, 2 — хорда, 3 — нервова трубка, 4 — кишка, 5 — анальний отвір, 6 — вивідний отвір атріальної порожнини, 7 — атріальна порожнина, 8 — зяброві щілини. Стрілками показаний потік води через дихальну систему

Травна система. Живлення пасивне. Харчові частинки потрапляють до рота завдяки руху *щупальця*, що оточують *ротову лійку*. Рот переходить у *глотку*, стінки якої пронизані значною кількістю *зябрових щілин*. Придатні для живлення частинки обволікаються слизом і надходять до *кишечнику* — короткої прямої трубки. У початковому її відділі є *печінковий виріст*. У кишечнику та печінковому вирості відбувається травлення.

Дихальна система тісно пов'язана з травною. *Зяброві щілини*, пронизані капілярами, постійно омиваються водою. Щілини відкриваються в *атріальну порожнину*, яка має один *вивідний от-*

вір на нижній поверхні тіла. Вода, потрапляючи в ротовий отвір і далі в глотку, профільтрується крізь зяброві щілини в атріальну порожнину, а звідти крізь вивідний отвір викидається назовні. Така організація дихальної системи оберігає ланцетника від засмічення мулом і піском.

Кровоносна система замкнена. Серця немає; його роль виконують пульсуючі *кровоносні судини*. Цими судинами кров іде до зябер, а далі — до всіх органів тіла. Кров не містить дихальних пігментів, що пов'язано з малоактивним способом життя ланцетника.

Система виділення ланцетника подібна до метанефридій кільчастих червів. Одним кінцем звиті трубки відкриваються в целом, а другим — в атріальну порожнину, звідки розчинні продукти виділення видаляються з організму.

Статева система та розвиток. Ланцетники *роздільностатеві*. Статеві залози не мають власних вивідних протоків, гамети виділяються в атріальну порожнину, а звідти — у воду. Запліднення зовнішнє. Унаслідок дроблення заплідненого яйця утворюється *личинка*. Вона дуже рухлива, активно живиться і слугує для розселення. Наявність личинкової стадії — характерна особливість розвитку ланцетника.

ПІДТИП ЛИЧИНКОХОРДОВІ, або ПОКРИВНИКИ

Клас Асцидії

Асцидії — найчисленніша група покривників, що включає понад 1300 видів. *Личинка асцидій* має всі основні ознаки хордових: хорду, нервову трубку, замкнену кровоносну систему. Вона активно плаває і живиться, але невдовзі осідає на дно та починає вести прикріплений спосіб життя.



Асцидія

Дорослі асцидії втрачають хорду, нервова трубка перетворюється на єдиний **надглотковий первинний вузол**. Кровоносна система **незамкнена**. Усі асцидії — **гермафродити**; вони здатні розмножуватися не тільки **статевим**, але й **нестатевим шляхом**. Епідерміс личинкохордових виділяє оболонку — **туніку**, завтовшки до 2–3 см. Живлення пасивне: харчові частинки з потоком води потрапляють у велику глотку, пронизану безліччю зябрових щілин.

Вважається, що покривники походять від давніх безчерепних, а спрощення організації дорослих особин пов'язане з прикріпленим способом життя.

ПІДТИП ЧЕРЕПНІ, або ХРЕБЕТНІ

Поширенню хордових сприяв активно-рухливий спосіб життя. Сегментована мускулатура та хорда виявилися дуже вигідними в цьому відношенні. Для підвищення швидкості та маневреності рухів у водяних видів у процесі еволюції з'явилися **парні плавники**, це дало можливість активно переслідувати здобич, проте для її захоплення й утримування необхідні були особливі органи — **щелепи**. Крім того, швидке пересування в товщі води вимагало розвитку та концентрації на передньому кінці тіла **органів чуття**. Сигнали від рецепторів повинні оброблятися нервовою системою, щоб відповідь організму була найвигідніша для нього самого. Це привело до концентрації нервових елементів у безпосередній близькості від органів чуття — на передньому кінці тіла, і до розвитку **головного мозку** як інтеграційного центру сигналів, що надходять з навколошнього середовища. І, нарешті, активне пересування, мож-

ливість тривалого переслідування здобичі або пошуку сприятливих умов існування вимагало підвищення інтенсивності обміну речовин, що привело до вдосконалення кровоносної, дихальної, травної та інших систем.

Таким шляхом розвитку пішла більшість хребетних. Виняток становили **круглороті**. Представники цього класу (**міноги та міксини**) пристосувалися до напівпаразитичного способу життя — вони живляться кров'ю та м'якими тканинами, присмоктувшись до водяних тварин. Тому щелепи у круглоротих відсутні, у зв'язку з чим їх виділяють в особливу групу **безщелепних**. Усі інші хребетні належать до **щелепортів**.

Клас Круглороті

Зовнішня будова. Покриви. Круглороті мають видовжену вугроподібну форму тіла. Парних плавців немає. Шкіра, як і в усіх хребетних, складається з багатошарового *епідермісу* та *дерми*. Шкірні залози виділяють велику кількість слизу, який оберігає від пошкоджень, полегшує пересування у воді.

Скелет представлений **хордою** та **хрящовим черепом**. Череп складається з пластинки, яка є опорою для головного мозку і захищає його з боків (зверху мозок вкритий тільки сполучною тканиною). Хрящи черепа утворюють також **зяброві гратки** — опорний елемент для зябер.

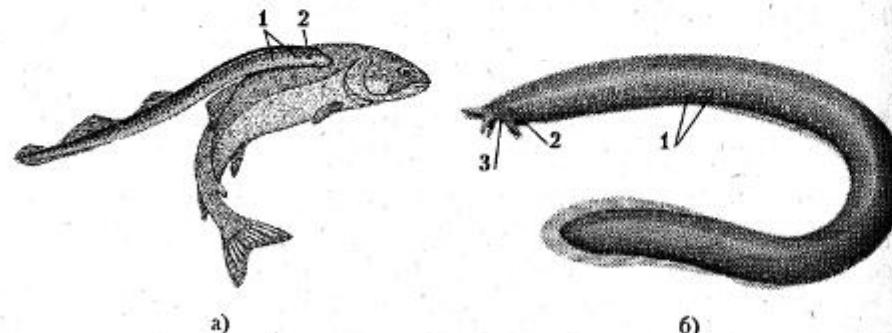
Нервова система. У круглоротих, на відміну від ланцетників, нервова трубка розділяється на **спинний і головний мозок**. У головному мозку виділяють такі відділи: **передній, проміжний, середній, довгастий мозок і мозочок**. З органів чуття розвинені нюх, зір (очі розташовані з боків голови під шкірою), орган слуху (внутрішнє вухо),



Мінога, що присмокталася до стінки акваріума

рівноваги (два півкруглі канали) й *бічна лінія* – орган сприйняття руху й орієнтації у просторі.

Травна система та живлення. Круглороті – напівпаразити. Для присмоктування до жертви слугує *присмоктувальна лійка*, надлена роговими зубчиками. У глибині лійки розташований *ротовий отвір*, що веде до *глотки*. Звідти їжа потрапляє в *кишечник*, який не утворює петель. У круглоротих печінка відокремлена від кишки й відкривається в ній вивідною протокою. Живляться міноги та міксини кров'ю і м'якими тканинами. *Слинні залози* виділяють травні ферменти та речовини, що перешкоджають згортанню крові.



Мінога (а) і міксина (б): 1 – отвори зябрових мішків, 2 – око, 3 – присисна лійка

Дихальна система. Оскільки круглороті присмоктуються ротовим отвором до жертви, у них виробилися механізми, що дозволяють дихати під час живлення. *Зяброві мішки* круглоротих розташовані всередині скелета зябрового апарату – *зябрових граток*. Кожний зябровий мішок має зовнішній і *внутрішній отвори* (останній відкривається в глотку). Коли тварина вільно плаває, вода надходить у зяброві мішки через рот і внутрішні отвори, а після газообміну виходить через зовнішні отвори. Якщо мінога або міксина присмоктується до риби, вода циркулює тільки через зовнішні отвори.

Кровоносна система замкнена. З'являється серце, що складається з *передсердя* та *шлуночка*. Насичена вуглекислим газом венозна кров надходить у передсердя, далі в шлуночок, а звідти – до зябер. Оксинена *артеріальна кров* збирається в непарну *спинну аорту*, яка лежить під хордою, і розноситься по всьому тілу.

Система виділення. У круглоротих вперше з'являються *тулубні (первинні) нирки* – орган виділення й осморегуляції. Нирка має вигляд стрічки, від якої відходить сечовід, що відкривається назовні *сечостатевим отвором*.

Статева система та розвиток. Круглороті *роздільностатеві*. Чоловічі статеві залози представлені непарним *сім'янником*, жіночі – *яєчником*. Як і в ланцетника, вони не мають власних вивідних проток. *Запліднення зовнішнє*. Міноги *розвиваються з перетворенням*, проходячи личинкову стадію; у міксин *розвиток прямий*.

Екологія. Багато міног (*каспійська, невська*) живуть у прибережних районах моря, а на нерест заходять у річки. Такі види розмножуються один раз за життя і після ікрометання гинуть. Личинки живуть у прісних водах 4–5 років, занурившись у мулистий ґрунт, а потім виносяться течією в море. У них виникає присмоктувальна лійка, і вони ведуть напівпаразитичний спосіб життя.

Міксини живуть у помірних і субтропічних солоних водах. Поїдаючи риби, що потрапили в сіті, вони завдають великої шкоди рибництву.

Клас Хрящові риби

Хрящові риби (акули та скати) мають ряд прогресивних ознак порівняно з круглоротими та безчерепними:

- 1) парні грудні та черевні плавці;
- 2) хрящовий внутрішній скелет;

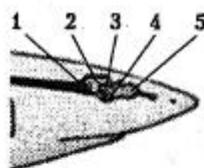
- 3) щелепи;
- 4) внутрішнє запліднення.

Форма тіла. Покриви. Форма тіла в акул торпедоподібна, у скатів — сплющена в спинно-чревному напрямі. Є *плавці*: парні *черевні* та *грудні*, непарні *спинний* і *хвостовий*. Для хрящових риб характерна луска, що складається з *дентинової пластиинки*, розташованої в дермі, та вкритого тонким шаром емалі *зубця*, який пронизує епідерміс. Шкіра хрящових риб виділяє слиз, який запобігає проникненню крізь покриви бактерій і зменшує тертя під час руху.

Скелет утворений хрящовою тканиною, часто наасиченою солями Кальцію, що надає їй міцності. Скелет підрозділяється на *хребет*, *череп*, *скелет плавців* (*кінцівок*) та *іхніх поясів*. Хребет складається з хребців, має два відділи: *тулубний* і *хвостовий*. Хорда зберігається протягом усього життя у вигляді тонкого тяжа в центрі тіл хребців і заповнює простір між ними. *Тіла хребців* тулуубного відділу утворюють *верхні дуги*, через які проходить *спинний мозок*. У хвостовому відділі хребці мають ще нижні дуги, через які проходять *хвостова артерія* та *вена*. *Хвіст* — найрухливіша частина тіла риб, тому його судини потребують захисту від здавлювання.

Череп складається з двох відділів — *мозкового* та *вісцерального*. Мозковий череп майже повністю прикриває головний мозок. Вісцеральний череп утворений *зябровими дугами* — опорою для дихального апарату, і *щелепами* — зябровими дугами, видозміненими у зв'язку з активним способом життя.

Пояс передніх кінцівок (*плечовий*) представлений *хрящовою дугою*, пояс задніх кінцівок (*тазовий*) — *непарною хрящовою пластиинкою*. Вільні плавці утворюються з рядів хрящів.



Головний мозок риб: 1 — довгастий мозок, 2 — мозочок, 3 — середній мозок, 4 — проміжний мозок, 5 — передній мозок

Мускулатура хрящових риб складається з окремих поперечносмугастих м'язових сегментів.

Нервова система й органи чуттів. Головний мозок хрящових риб має ті самі п'ять відділів, що й круглороті, проте кількість нервових клітин у кожному з них істотно зростає. Великого розвитку досягають *передній мозок* і *мозочок*. З органів чуттів провідним є *орган нюху*. Він складається з парних *нюхових мішків*, що відкриваються назовні *ніздрями*. У мішки надходить вода, і розчинені в ній молекули речовин подразнюють чутливі клітини. Очі в акул розвинені добре, дозволяють розрізняти контури предметів на відстані 10–15 м. *Орган слуху* представлений внутрішнім вухом, *орган рівноваги* — трьома напівкруглими каналами. *Бічна лінія* складається зі скучення чутливих клітин на тулубі та голові. Кожна така клітина має виріст, який сприймає рух води.

Травна система. Більшість акул — хижаки. Органом захоплення й утримання здобичі є *щелепи*. Вони наділені кількома рядами гострих зубів різноманітної форми. Якщо один зуб зламається, він замінюється іншим. За своюю природою зуби є збільшеними лусками. З *ротової порожнини* їжа потрапляє до глотки, яка має зяброві щілини. З глотки харчові частинки рухаються в короткий *стравохід* і далі в об'ємний *шлунок*. Тут їжа поволі (до 5 діб) перетравлюється. Далі йде кишечник (*тонка, товста та пряма кишка*), де відбуваються завершальні етапи травлення і процес всмоктування. Товста кишка має внутрішній виріст — *спіральний клапан*, що значно збільшує всмоктувальну поверхню. У просвіт кишки відкриваються протоки *печінки* та *підшлункової залози*. Неперетравлені залишки через пряму кишку потрапляють у клоаку та виводяться назовні.

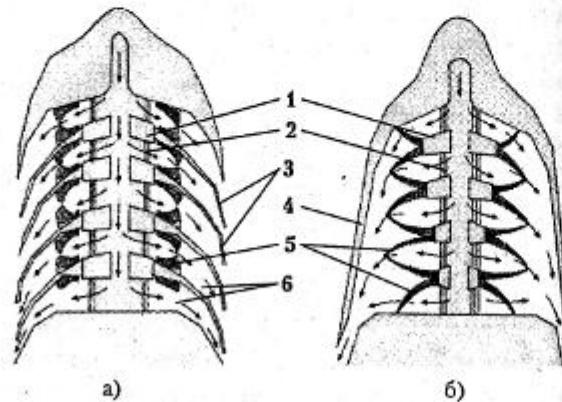


Зуби акул

Акули можуть відчути краплю крові за декілька сотень метрів, що відповідає вмісту декількох молекул в 1 м³ води

Дихальна система. Органами дихання є зябра. У більшості акул і скатів глотка пронизана п'ятьма парами зябрових щілин. Кожна щілина утворена зябровою перегородкою, прикріпленою до відповідної хрящової зябрової дуги. Зябра являють собою зяброві пелюстки, розташовані по обидва боки від зябрової перегородки. Вода постійно омиває зяброві пелюстки, густо обплетені капілярами.

Пристрій зябрового апарату хрящових (а) і кісткових (б) риб: 1 – зяброві дуги (елемент вісцерального черепа), 2 – зяброві тичинки – надійний фільтр, що запобігає виходу їжі через зяброві щілини, 3 – зяброві перегородки, 4 – зяброва кришка, 5 – зяброві пелюстки, 6 – зяброві щілини. Стрілками показаний напрям руху води



Кровоносна система замкнена. Серце велике, складається з одного передсердя та шлуночка з товстими м'язовими стінками. До передсердя примикає венозний синус (у круглоротих відсутній), куди збирається венозна кров із усього організму. Як і в круглоротих, через серце хрящових риб проходить тільки венозна кров. Скороченнями шлуночка вона просувається до капілярів зябер, де збагачується киснем. Далі кров збирається в спинну аорту й розноситься нею по всьому тілу. У хвостовому відділі вона входить у канал, утворений нижніми дугами хребців, і називається хвостовою артерією.

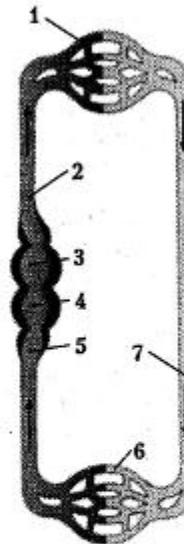
Система виділення хрящових представлена парою тулубних нирок. Кожна нирка містить безліч

нефронів, що складаються з капсули та канальців. У нефроні відбувається фільтрація та реабсорбція потрібних організму речовин. Канальці зливаються з утворенням сечоводу, який відкривається в клоаку.

Статева система та розвиток. Статеві залози парні. У самців сім'янки мають власні вивідні протоки – сім'япроводи, які відкриваються в клоаку. Черевні плавці у самців акул виконують функцію купулятивного органа. У самок яйцеклітини з яєчника потрапляють в яйцепроводи, де й відбувається внутрішнє запліднення. Яйця відкладаються на різні субстрати; у більшості видів вони добре захищені: проходячи яйцепроводами, запліднена яйцеклітина одягається шкаралупою. Це дає можливість хрящовим відкладати невелику кількість яєць (1–10), забагачених жовтком.

Розвиток прямий. Іноді спостерігається яйцеживородіння (у катрана), коли ембріон розвивається за рахунок запасів яєчного жовтка, але в яйцепроводах матері. Деякі види (скат-хвостокол, акула-молот) є живородящі. У них утворюються вирости яйцепроводу, через які зародок одержує поживні речовини з організму матері.

Екологія та різноманітність. Описано близько 350 видів акул, розміром від 15 см (плоскохвоста акула) до 15–20 м (китова акула). Акули значно поширені в морях і океанах, зустрічаються навіть у прісній воді. Більшість – хижаки, але китова та гіантська акули живляться тільки планктоном. Акули не мають плавального міхура і повинні весь час плисти, щоб не потонути. Крім того, тільки за досить великої швидкості їхні зябра омиваються необхідною для дихання кількістю води.

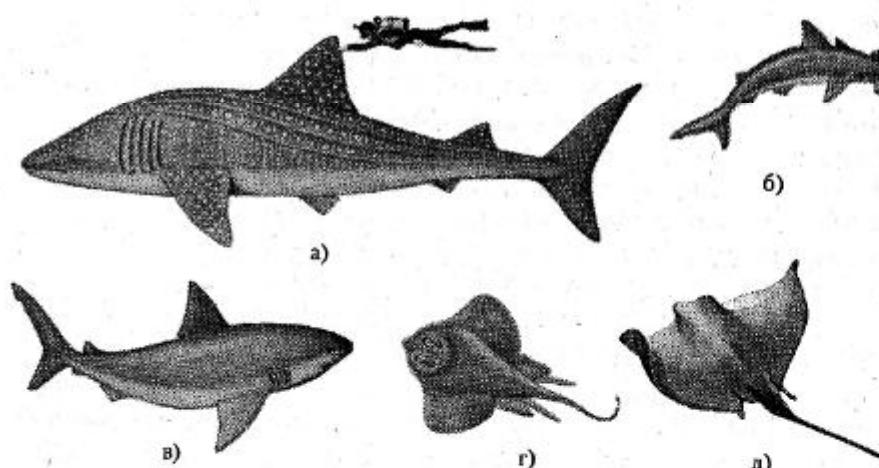


Кровоносна система риб: 1 – зяброві капіляри, 2 – черевна аорта, 3 – шлуночок, 4 – передсердя, 5 – венозний синус, 6 – капіляри тіла, 7 – спинна аорта

У сучасних дослідженнях називається 50 видів акул, потенційно небезпечних для людини. Перші місця в цьому списку посідають кархародон (біла акула), мако, тигрова і тупорила акули. Кархародон

нерідко досягає розмірів 7–8 м (іноді 13) і маси 3 т. Акула нападає як на човни, так і на плавців, часто на мілководі. Мако досягає довжини 4 м і маси 500 кг. Він плаває зі швидкістю 50–60 км/год і іноді високо вистрибує з води. Довжина тигрової акули — до 5 м. Дуже ненажерлива. Не рідко в шлуках цих акул, спійманих біля берегів Австралії та Флориди знаходять людські рештки. Тупорилі акули (2 м) мешкають в озері Нікарагуа, де завдають страху місцевим рибалкам. Небезпеку для людини являє також молотоголова акула, названа так через характерну форму голови. Деякі особини можуть досягати 5 м завдовжки.

Скати, що налічують близько 340 видів, відрізняються від акул сплющеною формою тіла. Зяброві щілини розташовані на черевному боці, хвостовий плавець тонкий. Розміри скатів — від декількох сантиметрів до 7 м у діаметрі. Більшість веде придонний спосіб життя. Скати-хвостоколи мають на хвості одну або декілька голок, біля основи яких містяться отруйні залози. Хвостоколи неагресивні, вони використовують голку як засіддя захисту, наприклад у випадку, якщо людина наступить на ската, що відпочиває на дні.



Акули: а) китова, б) молотоголова, в) велика біла; скати: г) скат-хвостокол, д) манта

У великих видів сила удару така, що може пробити обшивку човнів. Якщо укол трапиться в груди або живіт, можлива смерть від зупинки серця. Електричні скати мають особливі електричні органи — видозмінені поперечносмугасті м'язи, які створюють різницю потенціалів до 200–300 В. Цього достатньо, щоб убити рибу, яка пропливає поблизу ската.

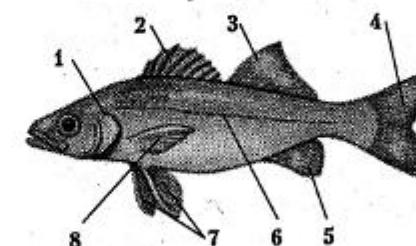
Клас Кісткові риби

У кісткових риб з'являється ряд прогресивних ознак:

- 1) у скелеті хрящова тканина частково або повністю замінюється кістковою;
- 2) виникає зяброва кришка, що прикриває ззовні зяброву порожнину;
- 3) розвивається плавальний міхур, який дозволяє утримувати тіло риби в товщі води без додаткових енергетичних витрат.

Покриви. Шкіра складається з багатошарового епідермісу та дерми, виділяє багато слизу. Захисні утворення — луски — є кістковими пластинками, хоча відомий і ряд перехідних варіантів.

Скелет у кісткових риб має ті ж відділи, що й у хрящових. Хребет складається з безлічі хребців, що формують тулубний і хвостовий відділи; у деяких примітивних видів хорда зберігається, а тіла хребців не формуються (двоздишні, осетрові). Від тіл тулубних хребців відходять поперечні відростки, до яких кріпляться тонкі

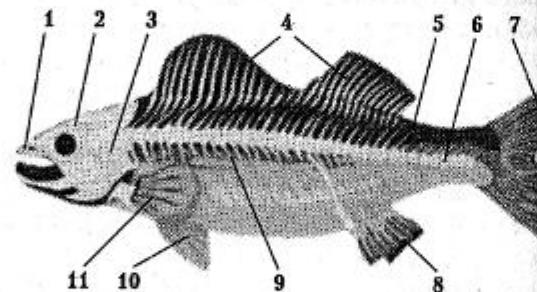


Зовнішня будова риб: 1 — зяброва кришка, 2, 3 — спинні плавці, 4 — хвостовий плавець, 5 — анальний плавець, 6 — бічна лінія, 7 — черевні плавці, 8 — грудний плавець

Кісткові риби походять, імовірно, від стародавніх водних організмів, близьких до хрящових риб. Кісткові та хрящові відокремилися як дві незалежні еволюційні гілки. Можливо, що вони населяли прісні води, а потім пристосувалися до життя в морі

ребра. Мозковий череп повністю закриває головний мозок. Вісцеральний череп складається із зябрових дуг і щелеп. Пояс грудних плавців з'єднується із черепом. Плавці утворені радіальними променями (кістковими або хрящовими).

Скелет риб: 1 — щелепа, 2 — череп, 3 — зяброва кришка, 4 — скелет спинних плавців, 5 — верхні дуги хребців, 6 — хребет, 7 — скелет хвостового плавця, 8 — скелет анального плавця, 9 — ребра, 10 — скелет черевного плавця, 11 — скелет грудного плавця

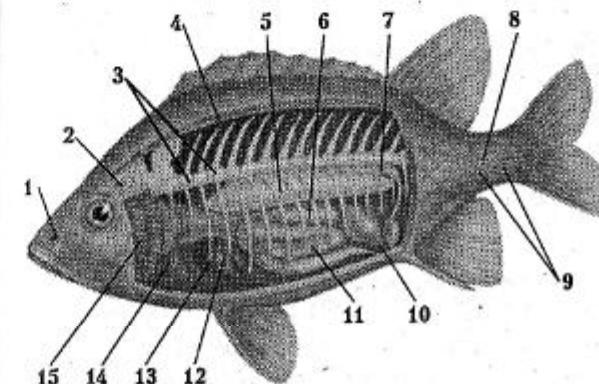


Нервова система й органи чуттів. Головний мозок складається з п'яти відділів. Мозочок і передній мозок добре розвинені. Органи чуттів організовані за подібним до хрящових риб принципом. Бічна лінія має складнішу будову.

Травна система. Об'єкти живлення украй різноманітні. Видом іжі визначаються особливості будови травної системи, але в цілому у кісткових риб є тенденція до збільшення довжини травного тракту. Зуби розташовані на щелепах, можуть бути різного розміру та форми, можуть бути відсутніми (багато коропових). З ротової порожнини їжа потрапляє в глотку, стравохід і далі — у шлунок. Залози шлунку секретують хлоридну кислоту та деякі ферменти. Кишечник диференціований на тонку, товсту та пряму кишку. У першу відкриваються протоки печінки й підшлункової залози. У тонкій кишці відбувається перетравлення харчових частинок; її поверхня збільшується за рахунок утворення петель (у рослиноїдних довжина кишкі перевищує довжину тіла у декілька разів), а спіральний клапан у переважної більшості

видів зредукований. У товстій кишці поживні речовини всмоктуються; пряма кишка закінчується анальним отвором.

Дихальна система. У кісткових риб з'являються зяброві кришки (див. малюнок на с. 336), які захищають зябра і беруть участь у диханні. Зяброві пелюстки вільно звисають у зяброву порожнину, що значно збільшує поверхню, яка омивається водою. Зябра кісткових риб беруть участь також у виділенні продуктів метаболізму. У багатьох представників класу є додаткові органи дихання. До них належать плавальний міхур і легені — вирости черевного боку стравоходу (двудишні). Види, що живуть у воді з низьким вмістом кисню, заковтують повітря ротом.



Внутрішня будова риб: 1 — ніздри, 2 — мозок, 3 — тіла хребців, 4 — м'язи, 5 — плавальний міхур, 6 — шлунок, 7 — пирка, 8 — бічна лінія, 9 — луски, 10 — статева залоза, 11 — кишечник, 12 — жовчний міхур, 13 — печінка, 14 — серце, 15 — зябра

Кровоносна система влаштована так само, як і у хрящових риб (див. с. 336—337). У двудишних у зв'язку з утворенням легенів з'являється друге коло кровообігу.

Система виділення представлена тулубними нирками. Основний продукт виділення — аміак, мінорний — сечовина.

Статева система та розмноження. Чоловічі та жіночі статеві органи парні. **Запліднення зовнішнє.** Самець виділяє в зовнішнє середовище

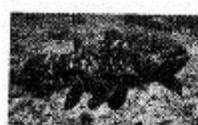


а)



б)

Розмноження:
а) живородіння, б) самець виношує ікринки в роті



Латимерія



Дводишний лепідосирен

сперму, яка запліднює ікуру. У зв'язку з цим для більшості кісткових риб характерна дуже висока плодючість: білуга викидає 8 млн ікринок, риба-меч — 15 млн, риба-місяць — до 300 млн. І лише у видів, які дбають про своє потомство, число ікринок різко зменшується. Так, самець триголкової колючки будує гніздо з водяних рослин, куди самка поміщає десяток ікринок, і охороняє їх до народження мальків. Самка гірчака за допомогою довгого яйцепроводу відкладає ікуру в мантійну порожнину двостулкових молюсків. Самці деяких видів виношують ікуру в роті (тіляпія).

Екологія та систематика. Клас Кісткові риби включає до 20 тис. видів, що освоїли різні місця існування. Найдрібніші з них не більші за 15 мм (*філіппінські бички*), а найбільші досягають завдовжки 4–6 м і маси 2 т (*білуга*). До найдавніших і найпримітивніших належать *Кистепері*, *Дводишні* та *Осетрові*. Решту риб виділяють у групу *костистих* (95 % видів), оскільки в них елементи скелета більшою чи меншою мірою скостеніли.

Ряд Кистепері. Включає єдиний вид — *целакант*, або *латимерія*. Викопні залишки целакантів знаходять у пластиах віком 380 млн років. Вважалося, що ці риби вимерли 50 млн років тому, проте в 1938 р. біля берегів Південної Африки був спійманий живий екземпляр. Целакант має ряд примітивних ознак: хребців немає, головний мозок дуже малий. Нині вважається, що предки целакантів, стародавні кистепері риби, дали початок наземним хребетним.

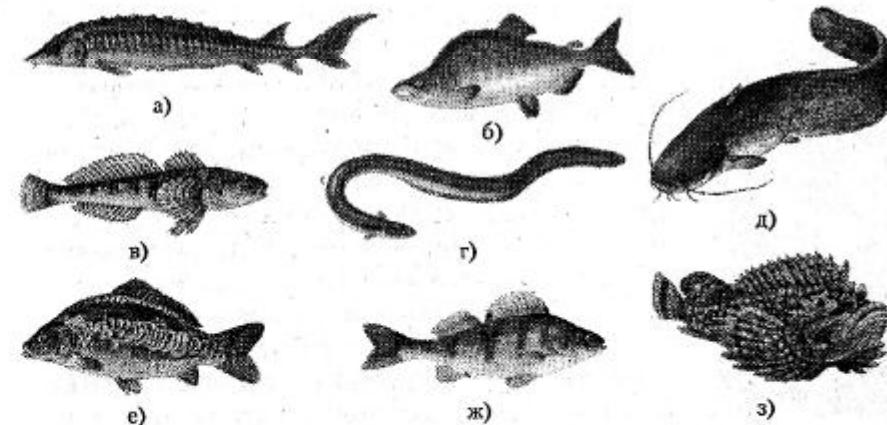
Ряд Дводишні. Реліктові види. Мають одну або дві легені, друге коло кровообігу. Живуть у прісних пересихаючих водоймах Південної Америки, Африки та Австралії. Деякі види закопуються на період посухи у вологу глину, мул, оточують себе слизовим коконом і ціпенють (див. малюнок на с. 522). У сезон дощів дводишні вибираються із своїх нір.

Ряд Осетрові. Характеризуються давніми рисами будови: хорда зберігається все життя, тіл хребців немає, скелет хрящовий, зуби часто відсутні. Багато видів — об'єкти промислу (*російський осетер*, *стерлядь*, *білуга*).

Ряд Оселецеподібні. Цінні промислові риби: *атлантичний оселедець*, *балтійський шпрот* (*кілька*), *садини*, *анчоуси*.

Ряд Лососеподібні. Дорослі лососі живуть у солоній океанічній воді. На нерест вони виrushaють у верхів'я річок. Рухаючись проти течії, лососі проходять сотні кілометрів, доляючи безліч перешкод. Після нересту риби гинуть. Молоді лососі спускаються за течією і живуть у морській воді, поки не настане час нересту. Представники: *тихоокеанський лосось*, *кета*, *горбуша*, *благородний лосось*, або *сьомга*, *форель*, *щука*.

Ряд Вугреподібні. *Європейський вугор* живе в річках Європи, а на нерест мігрує в Саргасове море (за 7 тис. км); після нересту риби гинуть. Мальки течіями приносяться до берегів Західної Європи, заходять у річки та живуть 5–6 років, перетворюючись на статевозрілі



Риби: а) осетер російський; б) горбуша (самець); в) бичок; г) європейський вугор; д) європейський сом; е) дзеркальний короп; ж) окунь звичайний; з) бородавочка

Пірані здавна відомі своїм хижим апетитом, проте, не зважаючи на їхню погану славу, офіційно не зареєстровано жодного випадку загибелі людини внаслідок нападу «зуб-риби».

особини. До цього ряду належать також *мурени*. Потривожена мурена нападає на людину і переслідує її. Укус дуже болючий, особливо у великих видів.

Ряд Коропоподібні. До ряду належать цінні промислові риби: *сазан*, *плітка*, *краснопірка*, *лящ*. Сазан живе в прісних водоймах України, досягає 60 см завдовжки і маси 5 кг. Одомашнена форма сазана — *короп* — найважливіший об'єкт ставкового рибництва в багатьох країнах світу. До цього ряду належать електричний *угор* і *піраны*.

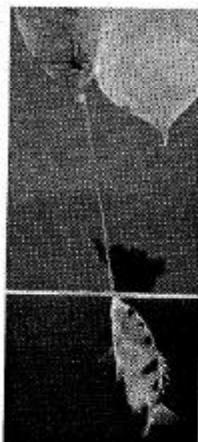
Ряд Скорпеноподібні. Представники ряду (*морський йорж*, *смугаста крилатка*, *бородавчатка*) озброєні гострими отруйними голками на плавниках. Голки легко пробивають одяг і взуття, а їх отруйний вміст впорскується у рану. Отрута бородавчатки може вбити людину протягом години.

Ряд Окунеподібні. Багато з окунеподібних — промислові види (звичайний *окунь*, *судак*, середземноморська *ставрида*, *бички*, *скумбрія*, *тунець*).

Звичайний судак — найбільший представник ряду й досягає маси 20 кг, хоча такі екземпляри сьогодні зустрічаються рідко. В Україні поширені у басейнах Чорного й Азовського морів, зустрічається в гирлі Дніпра.

Звичайна скумбрія пошиrena в Атлантичному океані, від берегів Північної Америки до узбережжя Європи. У літній час косяки скумбрії заходять у Чорне море. Атлантичні риби досягають 60 см завдовжки і маси 1,6 кг, тоді як у Чорному морі довжина скумбрії не перевищує 30 см.

Риби-брізкуни відомі своїм чудовим способом полювання. На піднебінні брізкунів є вузький жолобок, який прикривається знизу довгим язиком, так що утворюється трубка. У разі різкого закривання зябрових кришок вода тонкою ців-



Риба-брізкун на полюванні

кою викидається з трубки на відстань до 2,5 м. Підпливаючи до поверхні, брізкун націлює своє «знаряддя» на жертву (комахи, павуки), потім іде серія точних залпів і здобич опиняється у воді.

Риби-прилипали цікаві тим, що їхній спинний плавець змістився на голову і перетворився на присосок. Прилипали присмоктуються до акул, китів, черепах, навіть до днища кораблів.

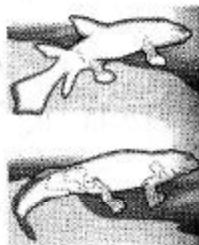
Клас Земноводні, або Амфібії

Земноводні виникли в девоні. Переходною формою від риб до амфібій вважають *лабірінтодонтів* — стародавніх тварин, які вели переважно водний спосіб життя і зберегли риб'ячий хвіст, плавці, залишки зябрових кришок. Земноводні були першими хребетними, які підкорили суходіл. Що змусило їхніх предків вийти з води? Ймовірно, риби, що живуть у пересихаючих струмках, переміщалися суходолом на своїх м'ястих плавцях з водойми у водойму. Наземне середовище приваблювало великою кількістю їжі, відсутністю конкурентів і ворогів, що, можливо, й стало вирішальним поштовхом до виходу на суходіл. Для цього повинні були виникнути спеціальні пристосування, що дозволяють засвоювати атмосферний кисень і пірешкоджають утрати води крізь покриви.

Еволюційні особливості будови:

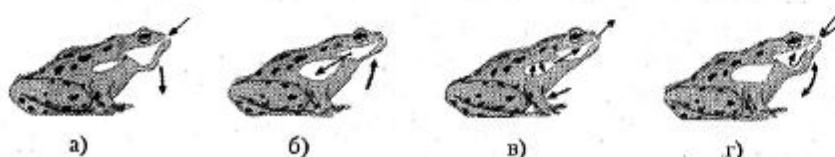
- 1) поява парних важільних суглобових кінцівок є добре розвиненою мускулатурою, що в значній мірі втратила сегментацію;
- 2) розвиток комірчастих *легенів*, два кола кровообігу;
- 3) серце *трикамерне*, часткове розділення артеріальної та венозної крові;
- 4) поява *середнього вуха*.

Амфібії — перші наземні хребетні. Проте їх не можна вважати повністю наземними, тому що



Іхтіостега — представник перших земноводних (блізько 350 млн років тому)

в них (окрім деяких винятків) розвиток личинки відбувається у водному середовищі. Будова легенів і механізм їх вентиляції у земноводних недостатній для того, щоб забезпечити поглинання потрібної кількості кисню. У зв'язку з цим частину дихальної функції бере на себе шкіра, що перешкоджає розвитку місцевих покривів, які б не допускали випаровування, і робить неможливим повне розділення артеріальної та венозної крові. У свою чергу ці обставини обмежують поширення амфібій вологими біотопами. Участь глотки в нагнітанні повітря в легені перешкоджає розвитку ротового апарату, пристосованого для пережовування рослинної їжі, тому всі земноводні живляться лише безхребетними, заковтуючи їх цілими.

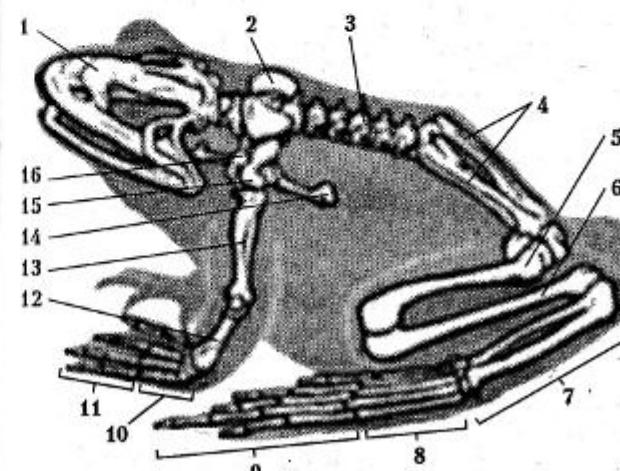


Дихання амфібій: а) рухом дна ротової порожнини повітря засмоктується в ротову порожнину; б) рухом дна ротової порожнини із закритими піздрами та ротом повітря з ротової порожнини перекачується в легені; в) мускулатура стінок тіла виштовхує повітря з легенів; г) повітря виштовхується з глотки

Покриви. Шкіра. На поверхні епідермісу відкривається безліч залоз, що продукують слиз, який частково оберігає шкіру від висихання. Покриви земноводних проникні для води. Лише у деяких жаб і чесночниць верхні шари епідермісу частково роговіють, що сприяє збереженню вологи.

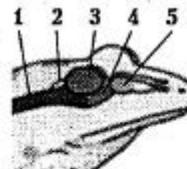
Скелет. У хребті більшості амфібій виділяють такі відділи: *шийний* (один хребець), *тулубний* (від семи до ста), *крижовий* (один), *хвостовий* (до ста). Шийний хребець забезпечує обмежену рухомість голови. З тулубинними хребцями хвостатих

земноводних (наприклад тритонів) зчленовуються короткі *ребра*, які, проте, не сполучені з *грудиною*, тож грудна клітка у всіх амфібій відсутня. Крижовий хребець є опорою для задніх кінцівок. У безхвостих земноводних (ропухи, жаби) усі хвостові хребці зростаються. Верхні дуги всіх хребців утворюють *спинномозковий канал*. Хорда в більшості випадків редукується. У черепі є тенденція до зрошення кісток і зменшення їхньої кількості.



Скелет жаби: 1 – череп, 2 – лопатка, 3 – хребет, 4 – клубова кістка, 5 – стегно, 6 – кістки гомілки (зрослі велика і мала гомілкові кістки), 7 – предплесна, 8 – пілесна, 9, 11 – фаланги пальців, 10 – п'ясток, 12 – передпліччя (зрослі ліктівова і променева кістки), 13 – плече, 14 – груднина, 15 – коракоїд, 16 – ключиця

Пояс передніх кінцівок (коракоїд, ключиця і лопатка) лежить у товщі мускулатури і не прикріплюється ні до черепа, ні до хребта. Тазовий пояс (клубова та сіднична кістки, лобковий хрящ) з'єднується з крижовим хребцем. Передні кінцівки представлені *плечем* (складається з плечової кістки), *передпліччям* (складається з ліктівової та променевої кісток, які у безхвостих часто зростаються), *кистю* (кістки зап'ястка, п'ястка та фаланги пальців). Задні кінцівки представлені стегном (складається зі стегнової кістки), *гомілкою* (складається з великої та малої гомілкових кісток, які також можуть



Головний мозок земноводних:
1 – довгастий мозок, 2 – мозочок, 3 – середній мозок, 4 – проміжний мозок, 5 – передній мозок



Резонатори

зростатися), стопою (кістки передплесна, плесна, фаланги пальців).

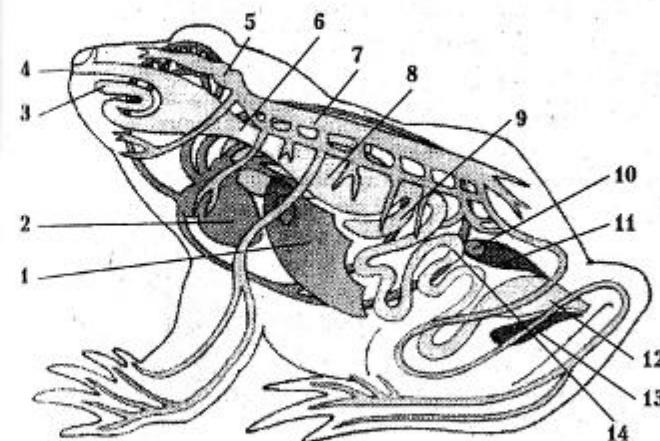
Мускулатура. Сегментарна будова м'язів зберігається в деякій мірі тільки в тулубному відділі. М'язи кінцівок у зв'язку з їх сильним диференціюванням втрачають метамерію.

Нервова система й органи чуттів. *Передній мозок* складається з двох *півкуль*, вкритих *первинною корою*. У *спинному мозку* є два потовщення, які відповідають переднім і заднім кінцівкам. *Зір* у амфібій не дуже гарний, що пов'язано з переходом у нове середовище існування. Є рухомі повіки, які захищають очі від пилу. Оскільки в повітрі звук проводиться гірше, ніж у воді, у земноводних з'являється порожнина *середнього вуха*, відокремлена від зовнішнього середовища барабанною перетинкою. Органи *бічної лінії* є тільки у личинок і деяких безхвостих, які повернулися до водного способу життя.

Травна система. Дорослі амфібії живляться дрібними безхребетними, яких захоплюють у багатьох випадках за допомогою довгого язика. У захопленні здобичі можуть брати участь *зуби* (у жаб вони відсутні). У *ротову (ротоглоткову) порожнину* відкриваються протоки *слинних залоз*. Їх секрет змочує їжу, але не містить травних ферментів. Їжа надходить у короткий *стравохід*, далі до *шлунка*, *тонкого та товстого кишечнику*. *Пряма кишка* відкривається в *колоаку*. *Печінка* та *підшлунккова залоза* розвинені добре.

Дихальна система. *Легені* амфібій мають комірчасту структуру. Оскільки грудна клітка відсутня, дихання здійснюється роботою *ротоглоткового насоса*: повітря через *холани* проходить у ротову порожнину, а скороченнями м'язів дна ротової порожнини нагнітається в легені (див. малюнок на с. 346). Такий спосіб не дуже ефективний, тому у більшості земноводних істотну роль відіграє шкірне дихання.

У багатьох безхвостих є голосові зв'язки, що беруть участь у відтворенні звуків, які можуть носилюватися *резонаторами* (у самців), здатними роздуватися.

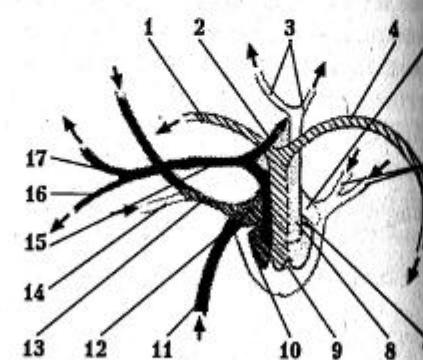


Внутрішня будова земноводних: 1 – печінка, 2 – серце, 3 – язик, 4 – рот, 5 – головний мозок, 6 – стравохід, 7 – спинний мозок, 8 – шлунок, 9 – підшлунккова залоза, 10 – сім'янки, 11 – нирки, 12 – клоака, 13 – сечовий міхур, 14 – кишечник

Кровоносна система. Особливістю кровоносної системи амфібій є *трикамерне серце* і *два кола кровообігу* – велике (системне) і мале (легеневе). Серце складається з двох *передсердь* (правого та лівого) і *шлуночком*. На межі між передсердям і шлуночком є *клапани*. У праве передсердя надходить насищена вуглекислим газом (венозна) кров із *порожністих вен*, а в ліве – збагачена киснем (артеріальна) кров з *легеневих вен*. Унаслідок скорочення передсердя кров проходить в *шлуночок*, де частково змішується, проте завдяки наявності особливих м'язових складок, повного перемішування артеріальної та венозної крові не відбувається. Під час скорочення шлуночка кров надходить у велику кровоносну судину, яка розділяється на три пари артерій. Першими відгалужуються так звані *шкірно-легеневі артерії*, потім – дві дуги *аорти* (права та ліва). Востанню чергу відгалужуються *сонні*

артерії, що несуть кров до голови. Шлуночок скорочується трьома імпульсами. З першим імпульсом у судину викидається кров із правої частини (найбільш венозна). Вона потрапляє в шкірно-легеневі артерії, які розгалужуються на шкірні артерії, що несуть кров до капілярів шкіри, і легеневі артерії, що несуть кров до легенів. З другим імпульсом у судину видавлюється змішана кров із середньою частини шлуночка.

Кровоносна система земноводних:
 1 – права дуга аорти, 2 – ліва шкірно-легенева артерія, 3 – права та ліва сонні артерії, 4 – ліва дуга аорти, 5 – ліве передсердя, 6 – легеневі вени, 7 – передсердно-шлуночковий клапан, 8 – велика судина, яка виходить із шлуночка, 9 – м'язові складки шлуночка, 10 – порожнина шлуночка, 11 – задня порожниста вена, 12 – праве передсердя, 13 – передня порожниста вена, 14 – шкірна вена, 15 – права шкірно-легенева артерія, 16 – праві шкірна та легенева артерії, 17 – праві шкірна та легенева артерії. Темний колір – венозна кров, білий – артеріальна, штрихування – змішана



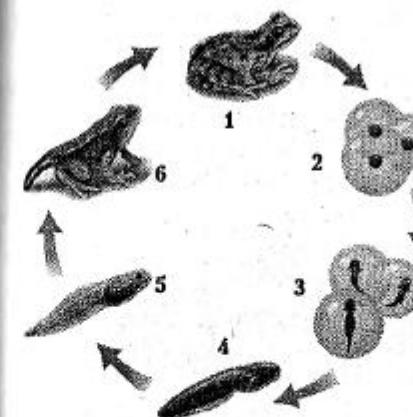
Вона надходить у праву та ліву дуги аорти, що зливаються, потім у загальну спинну аорту, яка кровопостачає кінцівки й органи тіла. Нарешті, з третім імпульсом артеріальна кров із лівої частини шлуночка потрапляє в сонні артерії та рухається до голови. Таким чином, велике коло кровообігу починається в лівій і серединній частині шлуночка. Артеріальна кров надходить до голови, а змішана по спинній аорті – до всіх органів. Венозна кров із заднього відділу тіла збиряється в задню порожнисту вену; кров від голови та передніх кінцівок потрапляє в передню порожнисту вену. Порожністі вени відкриваються в праве передсердя. Мале коло кровообігу починається в правій частині шлуночка,

звідки венозна кров потрапляє в легеневі артерії. У легенях відбувається її насищення киснем, і артеріальна кров повертається до серця легеневими венами, які впадають у ліве передсердя.

Як уже згадувалося, велику роль у газообміні амфібій відіграє шкіра. Вона не роговіє і проникна для газів. У капілярах шкіри, разом із легенями, відбувається насищення крові киснем. Частина венозної крові з правої частини шлуночка надходить не в легеневі, а в шкірні артерії, які розгалужуються на безліч капілярів. Артеріальна кров від шкірних капілярів надходить у шкірні вени, які впадають у передню порожнисту вену. Отже, венозна кров, що потрапляє в правий шлуночок, частково розвівляється артеріальною кров'ю зі шкірних вен. Участь шкіри в газообміні необхідна у зв'язку з недосконалістю легеней амфібій, проте це робить її проникною для води і сприяє змішуванню артеріальної та венозної крові. Втрата води через шкіру не дозволила земноводним повністю залишити водне середовище (або вологі житла), а змішаність артеріальної та венозної крові – інтенсифікувати метаболізм для підтримки сталої температури тіла.

Система виділення. Виділення продуктів метаболізму (сечовини) здійснюється *тульбінами нирками*. По сечоводах сеча потрапляє в сечовий міхур, де відбувається часткове всмоктування води, а далі – у клоаку.

Статева система та розвиток. Чоловічі статеві органи (*сім'янки*), відкриваються в клоаку *сечостатевим отвором*, а жіночі (*яєчники*) –



Метаморфоз у жаби: 1 – доросла особина, 2 – ікринки, 3 – личинки, 4 – пуголовок із зовнішніми зябрами, 5 – пуголовок із внутрішніми зябрами, 6 – молода жаба

яйцепроводами. Запліднення у більшості безхвостих зовнішнє, а у хвостатих і безногих переважне внутрішнє. Личинки (пуголовки), що виходять з яєць безхвостих, мають зябра, хвіст як орган руху та дихання, бічу лінію — ознаки, характерні для риб. Далі відбувається метаморфоз — розвиваються кінцівки, легені, у передсерді утворюється перегородка, розсмоктується хвіст, і пуголовок перетворюється на маленьку жабу. В інших амфібій метаморфоз може відбуватися просто в яйці. У більшості безногих спостерігається живородіння.

Систематика. Клас Земноводні включає близько 4 тис. видів, об'єднаних у три ряди: *Безногі*, *Хвостаті* та *Безхвості*.

Ряд Безногі. Ці амфібії заселили ґрунт і повторно втратили кінцівки. Середнього вуха немає. Права легеня дуже зменшена. Запліднення внутрішнє, багато видів живородящі. Представники — *черв'яги* та *рибозмії*.

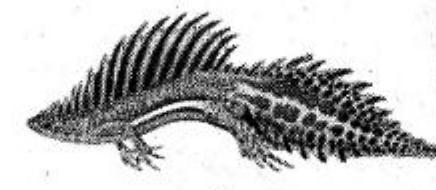
Ряд Хвостаті. Тіло видовжене, кінцівки розвинені слабко, багато з них перейшли до водного способу життя.

Тритони (звичайний, гребінчастий) — нічні тварини. Значно поширені в Європі, зустрічаються в Україні. Літо проводять у дрібних водоймах, а зимують на суходолі, під опалим листям, корчами.

Вогненні саламандри поширені в Європі й Азії. Мають яскраве забарвлення. Живуть на суходолі; до водойм виrushaють тільки для того, щоб відкласти яйця. *Альпійські саламандри* з водою



Хвостаті земноводні:
а) саламандра,
б) тритон



б)

практично не пов'язані: живородящі — самки народжують двох дитинчат, які вже пройшли метаморфоз. Японська *велетенська саламандра* — найбільша амфібія світу: її довжина перевищує 1,5 м, а маса — до 10 кг. Безногі саламандри втратили легені й мають одне коло кровообігу.

Європейський протей — мешканець печерних вод. Повністю втратив зір, шкіра позбавлена пігменту. Кінцівки розвинені дуже слабко.

Ряд Безхвості. Об'єднує близько 3 тис. видів. Тіло укорочене, хвіст зредукований (вініток — *новозеландські хвостаті жаби*). Поширені на суходолі й у прісних водах.

У родині *Жаби* налічується понад 300 видів. В Україні зустрічаються звичайна *сіра* (до 10 см) і менша *зелена жаба*. Деякі тропічні види жаб дуже отруйні.

Серед родини *Справжні жаби* в нашій країні мешкають *озерна*, *ставкова*, *істівна*, *гостроморда*, *трав'яна*. У жаб шкіра гладенька, на щелепах розташовані зуби. Африканська *жаба-голіаф* — найбільший представник безхвостих: має довжину до 27 см, масу — до 3 кг. У жаби *ринодерми Дарвіна*, що мешкає в Чилі, самець виношує потомство в резонаторах. Пуголовки виходять з ікринок і, приростаючи спиною до внутрішньої стінки мішка резонатора, поглинають поживні речовини з крові самця.

Багато *Квакш* з одноіменної родини мають на спині сумку, утворену шкірними складками. У цю сумку поміщаються яйця, з сумки виходять уже зрілі пуголовки.

Представники родини *Пілових* поширені в озерах Південної Америки й Африки — вони цілковито перейшли до водного способу життя. У них є бічна лінія. Дивовижну турботу про потомство виявляє *сурінамська піна*. Мальки розвиваються під шкірою на спині самки, там же проходять метаморфоз, залишаючи матір через 10 тижнів.



а)



б)

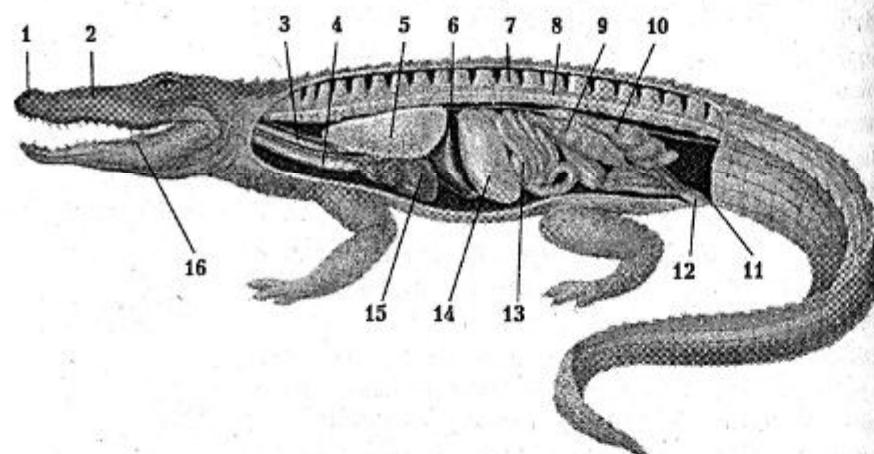
Безхвості земноводні: а) американська жаба,
б) жаба-голіаф

Клас Плазуни, або Рептилії

Рептилії, як вважають, виникли в карбоні (300 млн років тому) від примітивної групи стегозефалів.

Еволюційні особливості будови:

- 1) збільшується поверхня легенів, з'являються повітроносні шляхи, тож шкіра перестає виконувати дихальну функцію; дихання відбувається за рахунок рухів грудної клітки;
- 2) більша рухливість голови забезпечується появою другого шийного хребця;
- 3) розвивається *вторинна (тазова) нирка*, яка забезпечує ефективнішу реабсорбцію води;
- 4) шлуночок серця має неповну перегородку;
- 5) виникають зародкові оболонки, які забезпечують розвиток ембріона в наземних умовах.



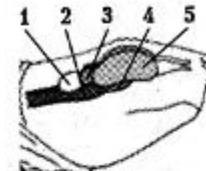
Внутрішня будова плазунів: 1 – ніздрі, 2 – зуби, 3 – стравохід, 4 – трахея, 5 – легеня, 6 – печінка, 7 – хребет, 8 – спинний мозок, 9 – сім'янник і його придаток, 10 – нирка, 11 – анальний отвір, 12 – клоака, 13 – кишечник, 14 – шлунок, 15 – серце, 16 – язик

Розвиток легенів, ороговіння шкіри, поява зародкових оболонок дозволили багатьом рептиліям розвиватися без води, у посушливих районах, що було дуже важливо для їх розселення на суходолі та конкуренції з амфібіями та ссавцями.

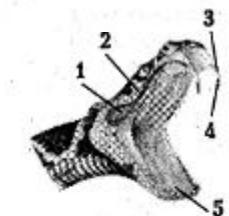
Покриви. Верхні шари епідермісу роговіють, що перешкоджає випаровуванню води та проникненню мікроорганізмів. Шкіра практично позбавлена залоз.

Скелет. Хребет складається з п'яти відділів: шийного, грудного, поперекового, крижового та хвостового. *Шийний відділ* хребта складається з двох хребців – *атланта* та *епістрофея*, що забезпечує значну рухливість голови. До грудних хребців прикріплюються ребра, які з'єднуються нижніми кінцями з *грудиною*, так що утворюється *грудна клітка* (у змій і безногих ящірок грудина відсутня). Ребра, що відходять від хребців поперекового відділу, вільно лежать у товщі мускулатури. *Крижовий відділ* складається з двох хребців, до яких кріпиться тазовий пояс. Череп практично повністю костеніє. Він складається з невеликої кількості кісток, що полегшує його вагу. Пояс передніх кінцівок (*лопатка, коракоїд, ключиця*) кріпиться до грудини і через неї з'єднується з хребтом. Тазовий пояс складається з трьох пар зрослих кісток (*клубової, сідничної та лобкової*). План будови вільних кінцівок у рептилій подібний до амфібій.

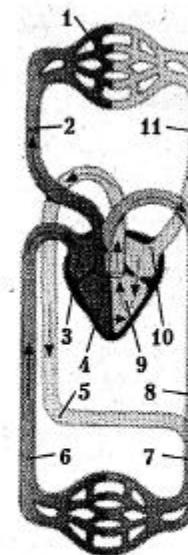
Нервова система й органи чуттів. Передній мозок значно більший за всі інші відділи. Півкулі вкриті *корою*. Добре розвинений мозочок. Очі захищені повіками та *мигальною перетинкою* (у змій повіки зростаються в прозору оболонку). *Орган слуху* подібний до такого ж у амфібій. Деякі види мають особливі органи, які сприймають зміни температури.



Головний мозок плазунів: 1 – мозочок, 2 – довгастий мозок, 3 – середній мозок, 4 – проміжний мозок, 5 – передній мозок



Отруйний апарат змій: 1 – отруйна залоза, 2 – канал отруйної залози, 3 – отруйний зуб, 4 – протока отруйної залози, 5 – язик



Кровоносна система плаазунів:
1 – легеневі капіляри, 2 – легенева артерія, 3 – праве передсердя, 4 – правий шлуночок, 5 – права дуга аорти, 6 – порожниста вена, 7 – спинна аорта, 8 – ліва дуга аорти, 9 – лівий шлуночок, 10 – ліве передсердя, 11 – легенева вена

Травна система. Зуби не диференційовані. У змії з'являються отруйні зуби, що мають борозни або канали для відтоку отрути з отруйної залози. Язик і його мускулатура розвинені добре. З ротової порожнини їжа потрапляє в стравохід, потім до шлунка й у відносно довгий кишечник, який відкривається в клоаку. Печінка та підшлункова залоза розвинені добре.

Дихальна система. Комірчасті легені мають велику поверхню. Ротоглотковий механізм нагнітання повітря зберігається тільки у черепах. У решти видів вентиляція легенів здійснюється роботою грудної клітки. Повітря надходить у легені по трахеї, що розгалужується на два бронхи.

Кровоносна система. Серце трикамерне, з неповною перегородкою у шлуночку (у крокодилів – чотирикамерне). У праве передсердя надходить венозна кров від усіх органів, у ліве – артеріальна кров із легеневих вен. Від правої частини шлуночка з венозною кров'ю відходить легенева артерія, від середньої – ліва дуга аорти зі змішаною кров'ю, від лівої – права дуга аорти з артеріальною кров'ю (від цієї дуги відходять сонна та підключична артерії, які несуть збагачену киснем кров до голови та передніх кінцівок відповідно). На спинному боці тіла дуги аорти зливаються в непарну спинну аорту, тому решта органів одержує змішану кров. Таким чином, у рептилій ще не відбувається повного розділення артеріальної та венозної крові.

Система виділення. У рептилій з'являється вторинна (тазова) нирка, яка має досконаліший механізм реабсорбції води і розчинених у ній речовин. З нирок сеча по сечоводах надходить у сечовий міхур і клоаку, де також відбувається всмоктування води. Важливі пристосування для утримання рідини в організмі – утворення як продукту виділення сечової кислоти, виведення

якої вимагає значно меншої витрати води, ніж сечовини в амфібії.

Статева система та розвиток. Чоловіча статева система представлена парними сім'янниками, сполученими із сім'япроводами за допомогою придатка (залишок тулубної нирки). Сім'япроводи відкриваються в сечоводі. Самці більшості видів мають купулятивний орган. Жіноча статева система складається з парних яєчників і яйцепроводів, які відкриваються безпосередньо в клоаку.

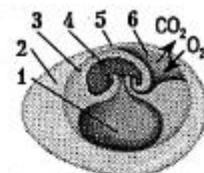
Запліднення внутрішнє, відбувається у верхній третині яйцепроводів. Під час проходження по яйцепроводах запліднене яйце вкривається яйцевими оболонками (шкаралуповою, білковою), які роблять можливим розвиток зародка поза водою. Шкаралупа дозволяє запобігти випаровуванню води та висиханню зародка, а також збільшити розмір яєць і об'єм запасених у ньому поживних речовин. У ящірок і змії шкаралупна оболонка відносно м'яка і пропускає вологу; тому яйца цих рептилій повинні розвиватися у вологому середовищі. У крокодилів і черепах шкаралупа вапніста, водонепроникна. Для розвитку зародка в такій замкненій системі з'являються спеціальні пристосування:

- 1) білкова оболонка, що несе запас води;
- 2) амніотична оболонка (амніон), заповнена рідиною, в яку занурений зародок;
- 3) алантоїс, який накопичує продукти обміну ембріона і доставляє зародку необхідну кількість кисню;
- 4) жовтковий мішок містить достатні запаси поживних речовин, тому розвиток рептилій відбувається без личинкової стадії та метаморфозу.

У рептилій зустрічається також яйцепродіння та живородіння (деякі змії). Скліні ящірки розмножуються шляхом партеногенезу. Самці у цих видів невідомі.



Молоді змії виходять з яєць



Будова яєця:
1 – жовтковий мішок, 2 – білкова оболонка, 3 – амніон, 4 – ембріон, 5 – шкаралупа, 6 – алантоїс

Систематика. Клас Плазуни включає 6 тис. сучасних видів, згрупованих у ряди: *Черепахи*, *Крокодили*, *Дзьобоголові*, *Лускаті*.

Ряд *Черепахи*. Близько 220 видів, серед яких морські, прісноводні, сухопутні. Тіло вкрите панциром — похідною епідермісу та дерми. Панцир зростається з хребтом і ребрами. Галапагоські (слонові) черепахи мають довжину до 2,5 м, масу 300—400 кг, живуть до 200 років. Шкірясті черепахи трохи менші — до 2 м, але важити можуть понад 500 кг. У нашій країні поширені *европейська болотяна черепаха*.

Ряд *Крокодили*. Включає 21 вид. Найбільші (до 9 м, маса понад 1,5 т) і найнебезпечніші для людини — нільські крокодили, що мешкають в Африці. *Гребінчастий крокодил*, поширений в Індії та на Цейлоні, досягає завдовжки 7 м. Із сімейства алігаторів найбільшу небезпеку для людини становить *міссісіпський алігатор* (до 6 м). *Каймани*, близькі родичі алігаторів, мешкають у Південній Америці. *Гавіал*, що живе в Індії, невеликий, живиться рибою і жабами.

Ряд *Дзьобоголові*. Єдиний представник ряду — *гаттерія* — жива викопна. Гаттерії виникли понад 200 млн років тому. Живуть у норах, живляться безхребетними, ящірками. На сьогодні збереглися тільки на островах поблизу Нової Зеландії.

Ряд *Лускаті*. Із 5500 видів близько 3200 припадає на групу *ящірок*. У нашій країні меш-



Галапагоська черепаха



Гаттерія



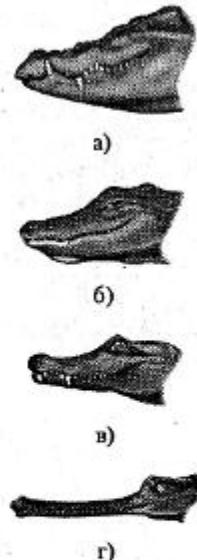
Жовта кобра

кають *живородна* і *прудка ящірка*, безногі ящірки — *веретільниця* і *жовтопуз*. Останній досягає 1,2 м завдовжки і дуже схожий на змію.

До родини ящірок належать *варани* (30 видів), найбільший з яких — комодський — сягає 3 м завдовжки і ваги 160 кг. Варани полюють із засідки, нападаючи навіть на оленів і кабанів. *Хамелеони* пристосувалися до життя на деревах. Їхні очі можуть обертатися незалежно одне від одного, тіло змінює забарвлення під колір навколошнього середовища. Ящірка *літаючий дракон*, що мешкає в Малайзії та на Філіппінах, відома своїм способом пересування. Її ребра під час стрибка з дерева широко розсовуються в боки, розтягуючи складки шкіри на боках. Дракони можуть пролітати повітрям до півсотні метрів. Дивовижна австралійська ящірка молох. Живе в найпосушливіших районах материка, харчується мурашками. Усе тіло складається з виростів і рогових шипів, а шкіра пронизана безліччю трубочок і дуже гігроскопічна. Ящірка здатна вбирати вологу навіть з вологої землі. Вода за рахунок капілярних сил піднімається по мікротрубочках шкіри і, прямуючи до рота, поглинається рептилією.

Представники групи змій мають довгий тулуб, позбавлений кінцівок і їхніх поясів; грудної клітки теж немає. Хребет складається з двох відділів: тулубного і хвостового. Найдовшими і наймасивнішими зміями є *удави* та *пітони*. Удави поширені в Америці, а пітони — мешканці Старого Світу. Удави живородящі; пітони відкладають до 100 яєць. Рекорд довжини тіла серед рептилій належить водяному удаву — *анаконді* — 11,43 м; *сітчастий пітон* з Південно-Східної Азії досягає 10 м.

Серед змій понад 400 видів небезпечні для людини. *Тайпан* (до 4 м) мешкає в Австралії. Внаслідок одного його укусу виділяється кількість отрути, яка вбиває коня за 5 хв. У залозах *тигрової змії*, що мешкає



Крокодили:
а) алігатор,
б) крокодил,
в) кайман,
г) гавіал

в Тасманії, міститься кількість отрути, достатня, щоб убити 400 людей. *Королівська кобра* нерідко сягає 5 м завдовжки; рептилія такого розміру своїм укусом може вбити людину за 15 хв. *Мамба*, що мешкає в Африці, дуже спритна і швидка; без медичної допомоги смерть настає через 30–50 хв після укусу. *Степова гадюка*, що мешкає в степовій зоні України, також отруйна; смертельні випадки від її укусів трапляються рідко, проте рани дуже болючі.

Клас Птахи

Вважається, що *птахи* походять від стародавніх рептилій — *архозаврів*, відокремившись від них у тріасовому періоді.

Еволюційні особливості будови:

- 1) поява чотирикамерного серця і повне розділення артеріального та венозного кровотоків;
- 2) набуття *теплокровності* — здатності підтримувати постійну температуру тіла незалежно від умов навколошнього середовища.

Птахи оволоділи повітряним середовищем, і всі особливості їхньої організації спрямовані на пристосування до польоту. Передні кінцівки перетворені на крила, хребці тулубного віddілу зростаються в єдину кістку — опору для плечового пояса, а грудина утворює виріст — кіль, який слугує місцем прикріплення сильної грудної мускулатури. Кістки черепа тонкі та легкі — це необхідно для переміщення центру ваги до центру тіла. *Подвійне дихання* (див. с. 364) і підвищена активність травних ферментів забезпечують збереження високої температури тіла та високої швидкості роботи м'язів. Вузька спеціалізація птахів до польоту, проте, обмежує їхні розміри, не дає можливості переднім кінцівкам брати участь у захопленні їжі. Це у свою чергу приводить до перетворень деяких віddілів тіла та змін у будові внутрішніх органів.



Крило птаха:
1 — покривні пера, 2 — махові пера першого порядку, 3 — махові пера другого порядку

Покривні. Шкіра позбавлена залоз. Виняток становить *куприкова залоза*, жироподібний секрет якої, особливо у водоплавних, призначений для змазування пір'я, надання йому еластичності та незмочуваності. *Пір'я* — похідне шкіри; воно вкриває більшу частину тіла птахів і поділяється на *контурне, пухове та ниткоподібне*.

Контурні пера представлені 1) *маховими перами* першого, другого та третього порядків — вони розташовані на крилі і забезпечують політ; 2) *покривними* — вкривають крило зверху та знизу; 3) *рульовими* — локалізовані на хвості, беруть участь у маневрах. Основою контурного пера є *роговий стрижень*, оточений *опахалом*, і очин, зашурений у дерму. Опахало складається з *борідок першого порядку*, розташованих паралельно одна одній, від яких відходять *борідки другого порядку з гачечками*.

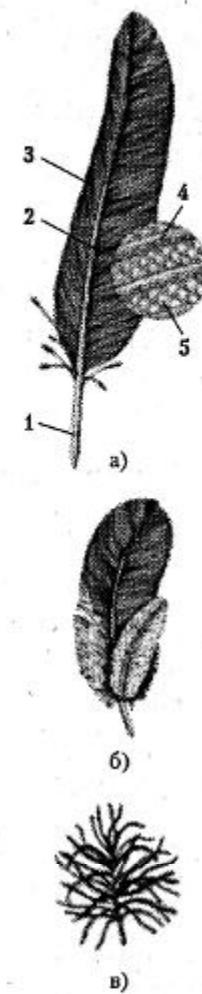
Пухові пера розташовані під контурними. Вони не мають суцільного опахала і виконують теплоізоляційну функцію.

Ниткоподібні пера розташовані в куточках рота багатьох комахоїдних птахів (наприклад ластівок) і є органами дотику.

Доглядаючи за своїм пір'ям, птах розгладжує його дзьобом, змащує секретом *куприкової залози*, відновлюючи взаємне розташування борідок першого та другого порядків. Зношене пір'я піородично замінюється новим.

Скелет. Ч ереп птахів легкий, має великі очі ямки. Щелепи значно зредуковані та позбавлені зубів. Верхня щелепа вкрита роговим наддзьобком, а нижня — піддзьобком. Обидві є рухомими щодо мозкового черепа.

Хребет птахів, як і в рептилій, складається з п'яти віddілів: *шийного, грудного, поперекового, крижового та хвостового*. Шийний віddіл дуже рухливий, представлений 11–25 хребцями. Відростки шийних хребців утворюють канал



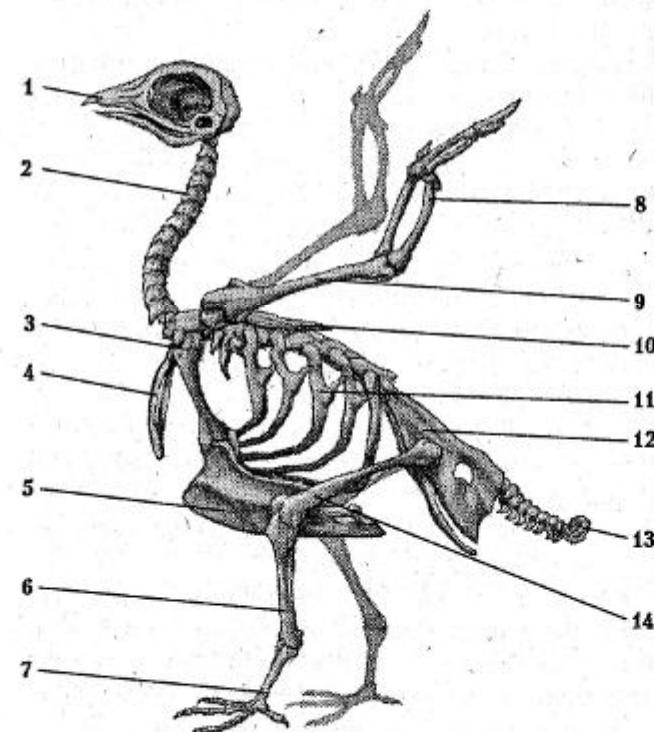
Перо: а) контурне махове: 1 — очин, 2 — роговий стрижень, 3 — опахало, 4 — борідки 1-го порядку, 5 — борідки 2-го порядку; б) контурне покривне; в) пух

Велика рухливість голови необхідна птахам для чищення пір'я і захоплення здобичі

для судин і нервів. Хребці грудного, поперекового, крижового і частково куприкового віddілів зростаються. Від грудних хребців відходять ребра, нижні кінці яких з'єднуються з грудиною. Грудина має виріст — *кіль* (немає у страусоподібних), який є місцем прикріплення сильної грудної мускулатури.

Пояс передніх кінцівок утворений лопатками, коракоїдами та ключицями, що зростаються у вилочку. Передні кінцівки складаються з *плечової*, *ліктьової* та *променевої кісток*; частина *кісток зап'ястка* зливається з *п'ястком*, а *пальці* піддаються редукції. Тазовий пояс утворений трьома парними кістками, які зрослися (сидничною, клубовою, лобковою), і міцно

Скелет птахів:
1 — череп,
2 — шийні хребці, 3 — коракоїд,
4 — вилочка,
5 — кіль, 6 — передплесно,
7 — цівка, 8 — променева кістка,
9 — лечова кістка, 10 — лопатка,
11 — ребра,
12 — кістки тазу,
13 — куприк,
14 — стегнова кістка

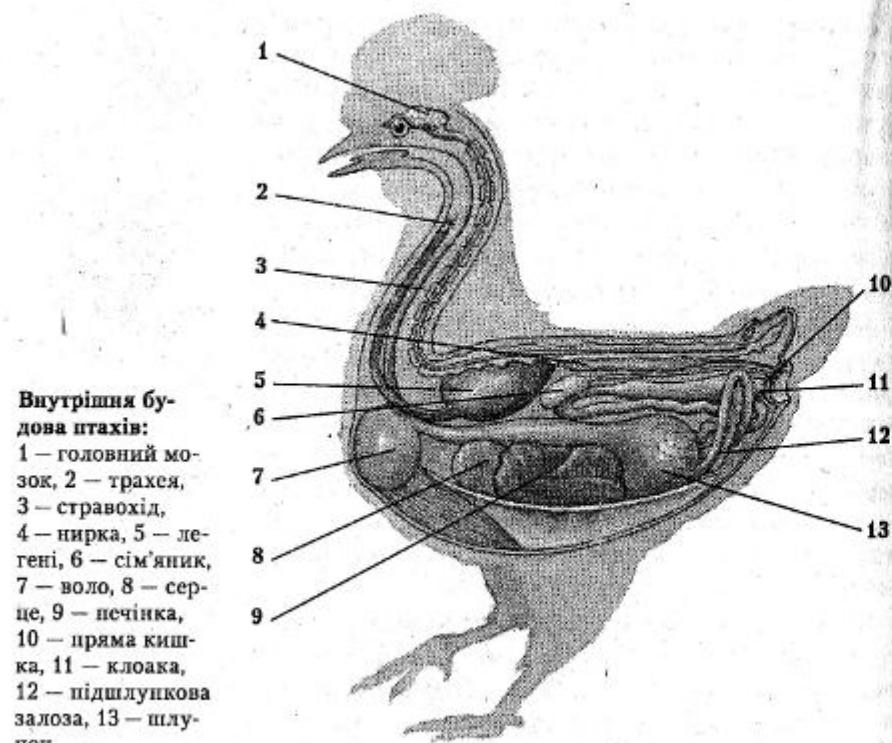


Головний мозок птахів: 1 — мозочок, 2 — зорова частка середнього мозку, 3 — довгастий мозок, 4 — середній мозок, 5 — великий півкулі

з'єднаний з хребтом, є опорою для задніх кінцівок, на які припадає вага тіла під час ходьби. Кістки трубчасті, заповнені повітрям, що полегшує їхню вагу. Задні кінцівки складаються з тих самих кісток, що й у рептилій, проте є декілька особливостей. *Стегнова кістка* велика та довга. *Мала гомілкова кістка* зредукована і зростається з великою гомілковою, утворюючи сильну *гомілку*. *Передплесно* птахів має два віddіли. Один його віddіл зростається з великою гомілковою кісткою, а інший — з кістками *плесна*, утворюючи додатковий важіль — *цівку*. У більшості птахів задні кінцівки мають чотири *пальці* (у страуса два). У водяних видів між пальцями утворюється *плавальна перетинка*.

Нервова система й органи чуття. Головний мозок добре розвинений. Великих розмірів досягає мозочок. Зір виконує важливу роль у житті птахів. *Орган слуху* складається з *внутрішнього* (завитка), *середнього* (порожнина з однією слуховою кісткою, сполученою з барабанною перетинкою) і *зовнішнього* (слуховий прохід зі шкірними складками) віddілів. У птахів добре розвинені органи *дотику* та *смаку*; *нос* слабкий (виняток становлять грифи).

Травна система. Форма та розміри дзьоба визначаються способом живлення. Різноманітні форма та розміри язика. *Секрет слинних залоз* змочує їжу, але не містить травних ферментів. З *ротової порожнини* їжа потрапляє у *стравохід*, який у багатьох птахів (голубів, папуг) розширяється у воло. Далі йде *шлунок*, що зазвичай складається з двох віddілів — *залозистого* та *м'язового*. Стінки залозистого шлунка виділяють травні ферменти. У *м'язовому* шлунку частково перетравлена їжа перетирається, чому сприяють камінчики, які проковтнув птах. *Кишечник* диференційований на віddіли — *тонку*, *товсту* та *пряму кишку*. Підшлункова залоза та печінка добре розвинені.



Дихальна система. Повітря потрапляє в легені через дихальні шляхи – *гортань, трахею, бронхи*. Дихальна поверхня легенів дуже велика. Крім того, від бронхів відходять вирости – *повітряні мішки*. Вони розташовані в грудній, черевній порожнині, заповнюють порожнини кісток. Основна функція – забезпечення *подвійного дихання*. Коли крила підіймаються – грудна клітка розширяється і повітря втягується в легені та повітряні мішки. Опускання крил приводить до стискання грудної клітки, виходу повітря з легенів і надходження в них повітря з повітряних мішків. Подвійне дихання дозволяє інтенсивно забезпечувати працючі грудні м'язи киснем.

Кровоносна система. Серце велике, чотирикамерне. У праве передсердя надходить венозна кров

від усього тіла, а з *правого шлуночка* до легенів ідуть легеневі артерії. У ліве передсердя відкриваються легеневі вени, які несуть насычену киснем кров. У разі скорочення лівого шлуночка артеріальна кров крізь *праву дугу аорти* потрапляє до внутрішніх органів. Редукція лівої дуги аорти дозволила повністю розділити артеріальну та веноznу кров і підвищити кількість кисню, що доставляється до тканин.

Система виділення представлена *тазовими нирками*. Від кожної нирки відходить *сечовід*, який відкривається в *колоаку*. У птахів, як і у більшості рептилій, продуктом виділення є не сечовина, а сечова кислота. Птахи, які п'ють солону воду (пелікан, чайки, буревісник) мають додаткові органи виділення – *носові залози*, крізь які виводиться надлишок солей (див. малюнок на с. 524).

Статева система та розвиток. Статеві органи самця представлені *сім'янниками*; сім'явивідні протоки відкриваються в *колоаку*. Парувальних органів немає – сперма потрапляє в статеві шляхи самки під час дотику клоак птахів. У самок розвиваються лише *лівий яєчник* і *яйцепровід*, що пов'язано, очевидно, з відкладанням великих яєць. Під час проходження заплідненої яйцеклітини по яйцепроводу навколо неї формуються *яйцеві оболонки*. Яйця птахів мають великий запас *жовтка* (джерело поживних речовин для зародка) і *білка* (джерело води). На одному з полюсів яйця є *повітряна камера*, що містить запас повітря.

Самки відкладають різну кількість яєць (у пінгвінів – одне, у куріпки – до двадцяти), з різним інтервалом, у спеціально побудоване гніздо або на землю. Більшість видів висиджують яйця (це може робити як самка, так і самець), підтримуючи оптимальну температуру для розвитку зародка. Для деяких характерний гніздовий паразитизм (зозулі, ткачки) – яйця підкладаються



Кровоносна система птахів:

- 1 – легеневі капіляри
- 2 – легенева артерія
- 3 – праве передсердя
- 4 – правий шлуночок
- 5 – нижня пірожниста вена
- 6 – права дуга аорти
- 7 – лівий шлуночок
- 8 – ліве передсердя
- 9 – легеневі вени

в гнізда інших видів. Після вилуплення пташенят птахи демонструють складні форми турботи про потомство.

Гніздобудування — цікава особливість птахів. За формою, розмірами, складністю і будівельним матеріалом, який використовується, гнізда дуже відрізняються у різних видів. Птахи-носороги гніздяться в дуплах. До того ж самець замуровує самку розчином з глини, залишаючи тільки маленький отвір для подачі корму. Славка-кравчиха, що мешкає в Азії, робить нитку з бавовни або волокон деревної кори, дзьобом проробляє дірки уздовж країв листка, потім ниткою стягує обидва кінці листка докупи. В утвореній лійці славка буде гніздо. Ремез робить гніздо з пуху рослин і травинок. Основу складає каркас із стебел трави, потім у каркас вплітаються коротші травинки та пушинки. Печерні серпокрильці-салангани в Південно-Східній Азії живуть у печерах, але через дефіцит кам'яних виступів вони ліплять полички з власної сlinи, змішаної з пір'ям і шматочками корінців. Рогата лисуха споруджує гніздо на мілководді, притягаючи у вибране місце камені доти, доки не утвориться острів, діаметром до 4 м (маса каменів у такій купі сягає тонни). На цьому штучному острові лисуха буде гніздо. Евкаліптова смітна курка у Східній Австралії відкладає яйця у високу купу компосту, яку споруджує самець.



a)



b)

Нагніздані (а) і виводкові (б) пташенята

За способом розвитку пташенят птахи поділяються на *виводкових* і *нагнізdnих*. Пташенята виводкових птахів (журавлі, гагари, чайки, фламінго) відразу після виходу з яйця можуть самостійно пересуватися, а деякі здатні розшукувати їжу. Молоді нагнізdnі птахи (дятли, пелікані, голуби, зозулі) виходять з яйця із слабкорозвиненою мускулатурою кінцівок, неопушенні, сліпі. Ці пташенята абсолютно безпорадні й перший час життя проводять у гнізді.

Багато птахів здійснюють *сезонні перельоти*. Стимулом до міграції є періодичні зміни зовнішніх умов — температури, освітленості, живлення. Часто перельоти здійснюються на дуже великі відстані. Так, білий лелека, що гніздиться у нашій країні, зимує в Південній Аф-

риці, а полярні крячки мігрують із заполярних областей Євразії до Австралії, пролітаючи до 18 тис. км.

Систематика. Відомо близько 9 тис. видів птахів. Вони поширені на всіх материках земної кулі за винятком внутрішніх районів Антарктиди.

Ряд **Пінгвіни**. Включає 16 видів. Не літають; ходять, плавають і пірнають. Розміри варіюють: *імператорський пінгвін* досягає 117 см завдовжки та маси 30–40 кг, а *малий пінгвін* — не більше 40 см завдовжки. Поширені в Південній півкулі.

Ряд **Страусоподібні**. Включає один вид — *африканський страус* — найбільший із сучасних птахів. Висота дорівнює 270 см, маса — до 80 кг. Не має кіля. Передні кінцівки розвинені погано й непридатні для польоту.

Ряд **Лелекоподібні**. Живуть на мілководді, а тому мають довгі ноги. Серед них є великі птахи, розмах крил яких сягає 3 м (*африканський марабу*). Представники: *чаплі* (велика біла, сіра), *лелеки* (білий, далекосхідний), *ібіси* (священий, яскраво-червоний).

Ряд **Соколоподібні**. Для всіх видів характерний міцний, гачкуватий дзьоб. Ноги помірно довжини, але дуже сильні з гострими кігтями. Більшість веде хижий спосіб життя; грифи та кондори живляться мертвечиною. Зір у 3–8 разів гостріший, ніж у людини. Представники: *кондори* (каліфорнійський, королівський), *птах-секретар*, *шуліки* (димчастий, чорний), *стерв'ятники* (звичайний, бурій), *грифи* (африканський вухатий, чорний), *яструби* (пеперелятник, смугастий), *орли* (степовий, беркут), *соколи* (попелястий, кречет).

Ряд **Куроподібні**. Більшість представників ряду веде наземний спосіб життя. Літають погано. Оперення щільне. Кількість яєць у кладці



Пінгвіни



Африканський страус



Білоголовий орлан



Сова



Дятел



Ластівка

може досягати 25. Представники: *курки, індички, курітки, рябчики, перепели, fazani, павичі.*

Ряд Попугаєподібні. Поширені в основному в тропіках і субтропіках. Більшість видів мають яскраве забарвлення. Дзьоб великий, короткий, зігнутий. Представники: *какаду* (чорний, рожевий), *папужки* (хвильястий, трав'яний, прикрашений), *сірий папуга*, або *жако, ара* (трибарвний, червоний).

Ряд Совооподібні. Включає 134 види. Більшість сов — хижаки, що ведуть нічний спосіб життя. Зір і слух розвинені дуже добре. Ноги з міцними зігнутими кігтями, пристосовані до захоплення живої здобичі (гризуні). Завдяки особливій будові махового пір'я літають безшумно. Представники: *сови* (полярна, яструбина, ретогута, вухата), *пугачі* (звичайний, американський), *сичі, сипухи*.

Ряд Дятлоподібні. Дятлові живляться комахами та їх личинками, яких вони видовбувають з-під кори дерев і корчів. Мають міцний дзьоб і надзвичайно довгий і тонкий язик, який добре змочується секретом слинних залоз. Представники: *тукани* (смарагдовий), *дятли* (великий строкатий, червоноголовий, рудий).

Ряд Горобцеподібні. Найчисленніший ряд: налічує близько 5 тис. видів. Поширені повсюдно, відрізняються великою різноманітністю ознак. Представники: *ластівки* (міська, берегова, скеляста), *жайворонки* (польовий, чубатий, чорний), *трясогузки* (біла, деревна), *дрозди* (чорний, строкатий), *солов'ї* (звичайний, південний), *синици, в'юрки, ткачки, шпаки, жайворонки, іволги*. Значно поширені в Україні *граки* — вугільно чорні з великим міцним дзьобом, особливо численні восени й узимку, *сіра ворона* — сіро-чорна з білими грудьми. У сільській місцевості поблизу лісостежі часто можна бачити *крука* — великого птаха чорного забарвлення.

Клас Ссавці, або Звірі

Ссавці походять, ймовірно, від стародавніх рептилій з групи звіrozубих.

Основні прогресивні ознаки класу:

- 1) **живородіння** з періодом внутрішньоутробного розвитку; взаємодія материнського організму із зародкомздійснюється через *плаценту*;
- 2) вигодовування дитинчат молоком — *секретом* молочних залоз;
- 3) підтримка *постійної температури тіла*, що досягається розділенням артеріальної та венозної крові, високою кисневою ємністю без'ядерних еритроцитів, розвитком теплоізоляючого волосяного покриву та підшкірної жирової клітковини;
- 4) **диференціювання зубів** за функціями — пристосування до живлення різноманітною їжею;
- 5) зміни в скелеті кінцівок і їх поясів, що дають можливість швидко переміщатися, розселятися й активно переслідувати здобичі;
- 6) прогресивний розвиток головного мозку й органів чуття.

Покриви. Шкіра ссавців складається з *епідермісу, дерми* та *підшкірної жирової клітковини*. Епідерміс багатошаровий, верхні шари роговіють. Похідними епідермісу є *волосся, кігті* (нігті), *копита, шкірні залози, рогові луски*. У дермі містяться *потові залози* (вони відсутні у китоподібних, ящерів, нечисленні у собак, кішок, гризунів), *саляні залози, коріння волосся*. Розвиток волосяного покриву визначається місцем існування. У північних видів він густий, з добре вираженим підшерстям, у китоподібних зредукований.



a)



б)

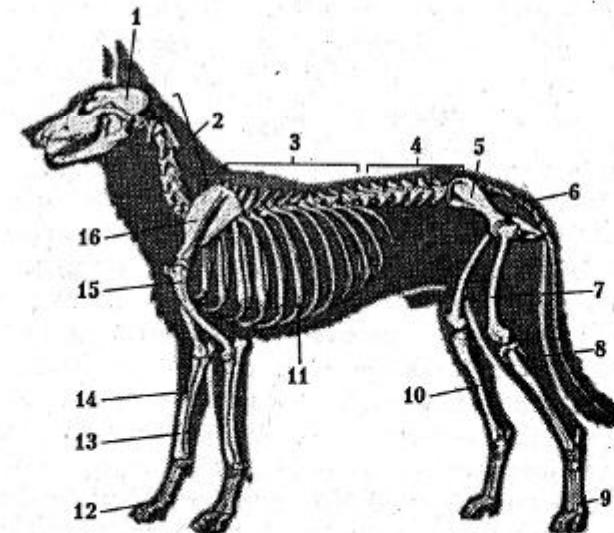
Звіrozубі ящери:

- а) діметродон,
- б) циногнатус (середина триасового періоду)

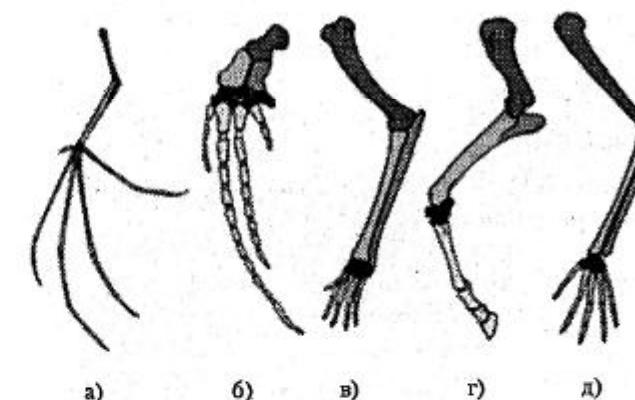
Особливий вид волосся становлять *вібріси*, які розташовані на голові, шиї і виконують дотиково-функцію. Видозмінене волосся — *голки* — властиві деяким видам (іжаки, дикобрази), слугують для захисту. *Підшкірна жирова клітковина* містить запаси жиру — джерела поживних речовин, води, термоізолятора.

Скелет. Скелет представлений *хребтом*, *черепом*, скелетом кінцівок і їх поясів. Мозковий відділ черепа великий, що пов'язано з великими розмірами мозку ссавців. Хребет складається з тих самих відділів, що й у птахів: *шийного*, *грудного*, *поперекового*, *крижового* та *хвостового*. Число хребців у шийному відділі дорівнює 7 (виняток становлять лінівці — 6—9). Рухливість голови забезпечується особливою будовою перших двох шийних хребців — *атланта* та *епістрофея*. Кількість грудних хребців варіє від 9 до 25. З ними зчленовуються ребра, які формують *грудну клітку*.

Скелет ссавців:
 1 — череп, 2 — шийні хребці, 3 — грудні хребці, 4 — крижові хребці,
 5 — тазові кістки, 6 — хвостові хребці,
 7 — стегнова кістка, 8 — мала гомілкова кістка, 9 — кістки плесна, 10 — велика гомілкова кістка, 11 — ребра, 12 — кістки п'ястка, 13 — ліктьова кістка, 14 — променева кістка, 15 — плечова кістка, 16 — лопатка

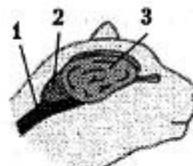


Пояс передніх кінцівок представлений *лопаткою* і *ключицею*. Коракоїди зредуковані. У видів, що швидко пересуваються, кінцівки яких рухаються тільки в одній площині, зникають і ключиці. Передні кінцівки складаються з відділів: *плеча* (плечова кістка), *передпліччя* (ліктьова, променева кістки), *кисті* (кістки зап'ястка, п'ястка, фаланги пальців). У китоподібних передні кінцівки дуже змінюються, перетворюючись на ласти: плечова, ліктьова та променева кістки коротшають, а число фаланг пальців збільшується. Усі пальці кажанів (окрім першого) доводжуються, між ними з'являються перетинки. У кротів кістки кисті міцні, а решта відділів укорочена. Тазовий пояс утворений зрошенням *клубових*, *сидничних* і *лобкових кісток* одна з одною і з *крижовим відділом хребта*. Задні кінцівки складаються з відділів: *стегно* (стегнова кістка), *гомілка* (велика та мала гомілкові кістки), *стопа* (кістки передплесна, плесна, фаланги пальців).

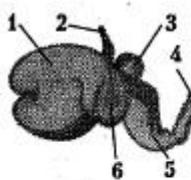


Число пальців на обох кінцівках варіє від п'яти до одного залежно від способу пересування

Скелет кінцівок ссавців, які ведуть різний спосіб життя:
 а) кажан, б) кіт,
 в) кішка, г) кінь,
 д) людина



Головний мозок ссавців:
1 — довгастий мозок,
2 — мозочок,
3 — великі півкулі



Шлунок жуйних: 1 — рубець,
2 — стравохід,
3 — книжка,
4 — тонка кишка,
5 — сичуг,
6 — сітка

та способу життя. Так, ведмеді та мавпи під час ходьби спираються на всю долоню та ступню (*стопоходіння*), собаки — тільки на пальці (*пальцеходіння*), у зв'язку з чим зап'ясток і передплесно у них трохи піdnімається. У копитних спостерігається ще більша спеціалізація: всі пальці, окрім третього та четвертого (у парнокопитних) або одного третього (у непарнокопитних), редують; трохи піdnімається п'ясток, плесно і навіть фаланги (*фалангоходіння*). Природно, що чим менша площа зіtkнення з поверхнею, тим менше тертя і вища швидкість переміщення тварини.

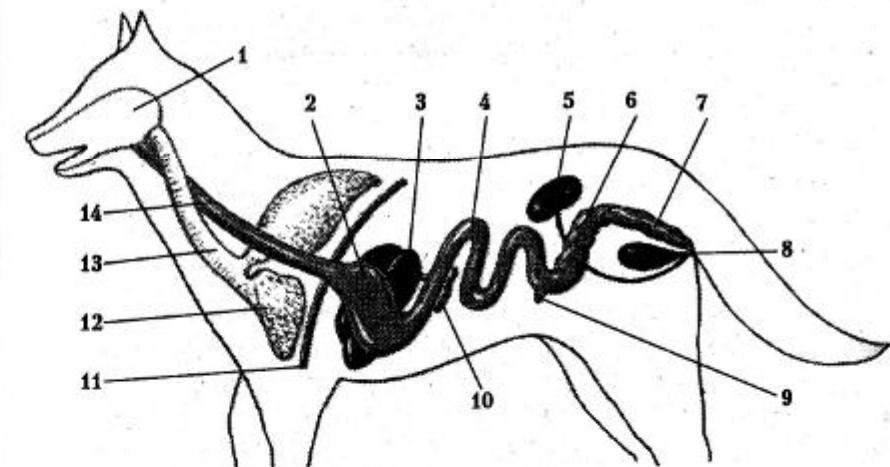
Нервова система й органи чуття. *Передній мозок* ссавців досягає великих розмірів. З'являється *нова кора*; для збільшення поверхні мозку та кількості нервових клітин виникають *борозни* і *звивини*. *Спинний мозок* розташований у *спинномозковому каналі*. Від нього відходять *нерви*, іннервуючи м'язи та внутрішні органи. Добре розвинена *автономна нервова система*. Для багатьох видів основним органом чуття є орган *нюху*. Деякі ссавці добре *бачать*, а у сліпака очі редують. *Орган слуху* представлений *внутрішнім*, *середнім* і *зовнішнім* вухом. З'являється *вушна раковина*, яка виконує роль локатора. У порожнині середнього вуха крім *стремінця* (яке є у амфібій, рептилій і птахів) з'являються *коваделко* і *молоточок*, що значно підсилює чутливість сприйняття звуків. Дельфіни, кажани та деякі інші види мають здатність до *ехолокації* (див. с. 377—378).

Травна система. Травний тракт ссавців характеризується великою довжиною і добре вираженим диференціюванням на відділи. По краях *ротового отвору* утворюються м'язисті складки — *губи* (іх розвиток пов'язаний із живленням дитинчати молоком матері). Ротова порожнина обмежена з боків м'язистими стінками — *щоками*, характерними тільки для ссавців. Язык у різних видів слугує для захоплення їжі, пиття, формування харчової грудки тощо. У ротову *порожнину* відкриваються *протоки* слинних залоз, секрет яких змочує і частково перетравлює їжу. *Зуби* завжди сидять у *лунках* — заглибинах щелепних кісток. Вони більшою чи меншою мірою диференційовані на *різci*, *ікла* і *кутні*. Кількість зубів варіє від декількох до 200 (дельфіни); ехідна, мураходи та деякі кити беззубі. Кількість зубів є важливою систематичною ознакою і описується *зубною формулою*. За ротовою порожнину починаються *глотка*, *стравохід*, *шлунок*. Найскладніша будова шлунка у жуйних: він складається із чотирьох відділів: *рубця*, *сітки*, *книжки* та *сичуга*. Кишечник диференційований на відділи: *тонку*, *товсту* і *пряму кишку*. *Підшлункова залоза* і *печінка*, яка складається із частинок, добре розвинені.

Зубна формула вовка має такий вигляд:
3.1.4.2. — 42
3.1.4.3.

У цій формулі зуби одного боку верхньої щелепи позначені над рискою, а нижньої — під нею. Перша цифра позначає число різців (1), друга — іклів (c), третя — четверта — маліх (pm) і великих (m) корінних зубів відповідно

Дихальна система. Повітря надходить у легені повітроносними шляхами: *носовими раковинами*,

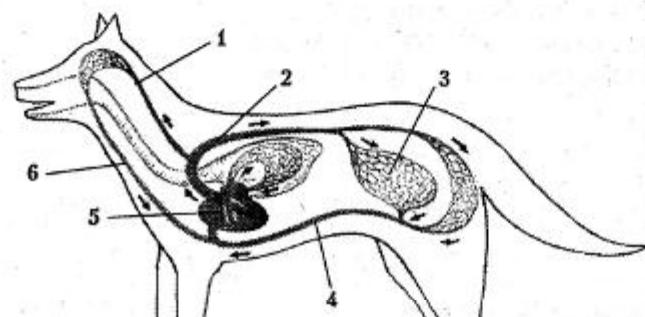


Внутрішня будова ссавців: 1 — ротова порожнина, 2 — шлунок, 3 — печінка, 4 — тонкий кишечник, 5 — нирка, 6 — товстий кишечник, 7 — пряма кишка, 8 — сечовий міхур, 9 — сліпа кишка, 10 — підшлункова залоза, 11 — діафрагма, 12 — легені, 13 — трахея, 14 — стравохід

гортанню, трахею, бронхами. Гортань складається з хрящів; має дві пари голосових з'язок. Бронхи дуже розгалужуються і закінчуються альвеолами, обплутаними кровоносними капілярами. У альвеолах відбувається газообмін. Вентиляція легенів забезпечується рухами грудної клітки й особливого м'яза — **діафрагми**.

Кровоносна система. Серце чотирикамерне; у правому його відділі міститься венозна кров, у лівому — тільки артеріальна. Два кола кровообігу. Від лівого шлуночка відходить ліва (а не права, як у птахів) дуга аорти. Еритроцити ссавців без'ядерні й мають форму двовігнутих дисків.

Кровоносна система ссавців:
 1 — сонна артерія,
 2 — ліва дуга аорти, 3 — капілярна сітка печінки, 4 — нижня порожниста вена, 5 — серце, 6 — верхня порожниста вена



Система виділення. Тазові нирки мають бобоподібну форму. Від кожної нирки відходить сечовід, який зазвичай впадає в сечовий міхур. Від останнього тягнеться сечовивідний канал. Кінцевий продукт білкового обміну — сечовина, а не сечова кислота, як у рептилій і птахів. Сечовина добре розчиняється у воді, тому вона легко проникає крізь плаценту з крові зародка в кров матері, не отруюючи клітини організму, що розвивається.

Статева система та розвиток. Жіночі статеві органи представлені парою яєчників, розташованих у черевній порожнині. У яєчниках дозрівають фолікули, які містять яйцеклітини. Зрілий фолікул лопається, і яйцеклітка потрапляє у лійку яйцепровода. Яйцепроводи утворюють розширення — матку, яка веде в піхву. Чоловічі статеві органи складаються з парних сім'янників, розташованих у більшості випадків у мошонці (виняток становлять кити, слони та деякі інші види, у яких вони розташовані в черевній порожнині), їх придатків, сім'япроводів, статевих залоз і копулятивного органа — **статевого члена**. Сім'япроводи впадають у сечовивідний канал, тож він виконує у самців подвійну функцію — виділення сечі та виведення сперми.

Запліднення відбувається в яйцепроводах, після чого зигота починає інтенсивно ділитися і просувається до матки. У матці з алантойса і серозної оболонки, що вкриває його, формується **плацента** (відсутня у яйцекладних). Її вирости вкорінюються в стінку матки, так що кровоносні судини матері та плоду проходять дуже близько один від одного.

Після народження самка вигодовує дитинчат **молоком**. Молочні залози становлять собою видозмінені потові залози. Їхні протоки відкриваються в більшості випадків на сосках, які можуть розташовуватися на грудях (примати, кажани), на череві (хижаки), у паховій зоні (копитні).

Систематика. Відомо близько 4 тис. видів ссавців. Клас Ссавці поділяється на два підкласи: **Першозвірі**, до якого належить один ряд — **Однопрохідні**, та **Справжні звірі**, в якому виділяють 18—19 рядів.

Ряд Однопрохідні, або Яйцекладні. Найдавніші. Поєднують ознаки рептилій і ссавців: відкладають яйця, мають коракоїди, клоаку, але є хутряний покрив і молочні залози.



Коала

Останні, проте, примітивні й не мають соків. Зуби відсутні. До цього ряду належать два види *схидн* і один вид *качконаса*. Качконіс живе у водоймах Австралії, має «дзьоб» (розширення морди), подібний до качиного, і лапи з перетинками.

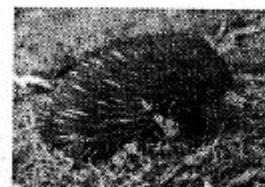
Ряд Сумчасті. У більшості видів є сумка для виношування дітей, в яку відкриваються протоки молочних залоз. Зародок починає розвиватися в матці, але живиться вмістом жовткового мішка. Коли запас поживних речовин закінчується, крихітний зародок залишає статеві шляхи матері й пересувається по її тілу до сумки. Представники: *опосуми* (звичайний, південний), *валабі* (болотний, чагарниковий), *кенгуру* (великий сірий, гірський), *коала*.

Ряд Неповнозубі. Представники: *броненосці*, *мурахоїди*, *лінівці*. У броненосців тіло вкрите кістковим панцирем, на якому лежать рогові пластинки. Зуби (від 8 до 100) диференційовані слабко. Характерні ознаки мурахоїдів — трубкоподібно видовжена морда, відсутність зубів і дуже довгий клейкий язик, ідеально пристосований для живлення термітами та мурахами. Лінівці — малорухливі деревні тварини. Живляться виключно листям і молодими пагонами дерев.

Лінівці з анатомічної точки зору цікаві тим, що мають не 7, а 6—9 шийних хребців. Вони ледачі у всьому, навіть у видаленні неперетравленої їжі з організму. Так, підраховано, що у корови за день відбувається щонайменше 30 актів дефекації, у коня — 10, у слона — кожні 2 години, у лінівців —



Качконас



Схидна



Лінівець

1—3 рази на місяць. Сечовий міхур у цих тварин теж може розтягуватися п'ятьмівірно, і вміщує до 1 л рідини (зам лінівець не більший за кішку). Його випорожнення відбувається 1 раз на декілька днів. Цікаво, що як сечовипускання, так і дефекація у них відбувається не на гілках дерев, а на землі, хоча там лінівці абсолютно беззахисні.

Ряд Комахоїдні. Невеликі звірі масою від 2 г до 2 кг. Головний мозок з відносно великим нюховим відділом, розміри півкуль невеликі, у багатьох без борозен і звивин, не вкривають зверху мозочок. Органи зору майже у всіх сформовані слабко, а у деяких очі приховані під шкірою. Представники: *їжаки* (європейський, вухатий), *вихухолі* (російська, піренейська), *кроти* (європейський, малий), *буrozубки* (мала, звичайна).

Ряд Рукокрилі. Здатні до польоту. Між видовженими пальцями, боками тіла та задніми кінцівками натягнута *літальна перетинка*. Вушні раковини великі. Взимку рукокрилі не живляться й перебувають у стані глибокого заціплення. Дихання й серцевиття дуже понижено, а температура тіла може знижуватися до 2 °С. Представники: *крилани* (коротконосий, карликовий), *свиноносий кажан*, *звичайний вампир*. Багато рукокрилих здатні до ехолокації — спроможності визначати просторове положення предметів, уловлюючи на слух відлуння ультразвукових сигналів, які генеруються гортанню. Тому вдале полювання робить кажана «сліпим», оскільки з повним ротом він не може пищати.



Кріт



Кажан



Білка



Тигр

Багато видів виходять з положення, видаючи звуки носом, для чого він забезпечений безліччю складок і виростів, які слугують для спрямовання звукової хвилі.

Ряд Гризуни. Характерна ознака — наявність двох різців на верхній і нижній щелепах, які не мають коренів і ростуть усе життя. Це пов'язано з вживанням у їжу рослин. Розміри дуже варіюють — від 5 см до 130 см. Представники: *дикобрази* (великохвостий, смугастий), *шиншила, бобер, бабаки* (довгохвостий, лісовий), *ховрахи* (жовтий, крапчастий), *білки* (звичайна, сіра), *соні* (садова, ліщинова), *тушканчики* (великий, малий), *миші* (польова, лісова, хатня), *пацюки* (сірий, або коморний), *хом'яки* (білоногий, карликівський), *полівки* (сіра, звичайна), *ондатра*.

Ряд Хижі. Представники ряду характеризуються різноманітністю розмірів і зовнішнього вигляду. Ікла добре розвинені; є так звані *хижі зуби*, що відрізняються гострими ріжучими горбиками. Аналльні залози виділяють пахучі речовини, які слугують для маркіровки (позначення) території. Хижаки ведуть поодинокий або сімейний спосіб життя. Ряд об'єднує декілька родин: *вовчі* (вовки, койоти, шакали, собака Дінго, свійський собака); *ведмежі; енотові; куницеві* (ласка, горностай, соболь, куница, борсук, скунс, відра); *гієнові; котячі* (пума, ягуар, лев, тигр, леопард, гепард, сніжний барс, або ірбіс).

Ряд Ластоногі. Водні ссавці, які в період розмноження виходять на суходіл. Великі тва-



Білий ведмідь



Морський слон



Дельфін

рини — деякі тюлені сягають довжини 6 м і маси 5 т. Кістки кінцівок за винятком кисті та стопи дуже укорочені. Пальці мають шкірясту перетинку і перетворені на ласти. Волосяний покрив зредукований. Шар підшкірного жиру дуже товстий. Ікла добре розвинені. Представники: *морські котики, морські леви, моржі, тюлені*.

Ряд Китоподібні. Кити та дельфіни спеціалізовані до життя та пересування у воді; деякі види сягають 25—33 м завдовжки та маси 100—150 т. Для скелета характерна втрата задніх кінцівок і тазового пояса. Пальці передніх кінцівок мають збільшене число фаланг. У багатьох китів щелепи видовжені у зв'язку з розвитком цідильного апарату (*китового вуса*) — пристосування для фільтрації планктону з води. Ніздри містять клапани, які закриваються під час пірнання і не пропускають воду в дихальні шляхи. Кашалоти можуть перебувати під водою понад годину. Їхні легені мають великий об'єм, а інтенсивність метаболізму під водою дуже зменшується. Крім того, тканини цих тварин можуть витримувати значне кисневе голодування. Шлунок багатокамерний, здатний розтягуватися. Пологи відбуваються у воді біля поверхні. Самка вигодовує дитинча молоком, яке в 10 разів поживніше за коров'яче. Представники: група *вусатих китів* (синій кит, фінвал, полосатики); група *зубатих китів* (кашалоти, дельфіни, косятки).



Жираф



Слон



Лось



Зебри



Шимпанзе

Систематичне положення людини

Вид — *Людина розумна*

Рід — *Людина*

Родина — *Люди*

Надродина —

Людиноподібні примати

Секція — *Вищі вузьконосі мавпи*

Підряд — *Вищі примати*

Ряд — *Примати*

Інфраклас — *Вищі звірі*

Підклас — *Справжні звірі*

Клас — *Ссавці*

Підтип — *Черепні*

Тип — *Хордові*

Ряд Непарнокопитні. Найбільшого розвитку досягає третій палець обох кінцівок. Ключиця немає. Представники: *тапіри, носороги, зебри, осли, коні*.

Ряд Парнокопитні. Добре розвинені третій і четвертий пальці кінцівок, фаланги яких одягнені копитами. Ключиця немає. Представники: *свині* (дика, або кабан, бабірусс), *гіпопотами, олені, козулі, лосі, окапі, жирафи, антилопи, газелі, козли, барани, буйволи*.

Ряд Примати. Близько 200 видів. Передні кінцівки п'ятипалі, пальці добре розвинені, кінцеві фаланги мають нігти. Головний мозок досягає найвищого розвитку серед хребетних. Два підряди: *нижчі примати* (лемури, довгоп'ятирі); *вищі примати* (мавпи, павіани, макаки, гібони, орангутанги, шимпанзе, горили). До ряду приматів належить вид *Людина розумна*.

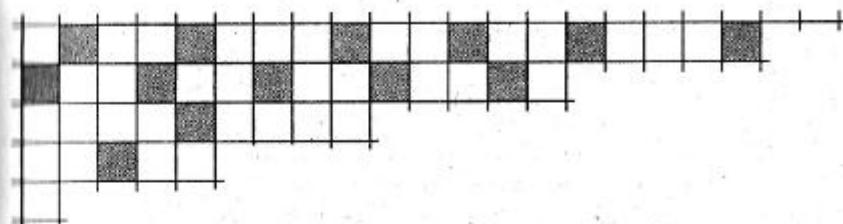
Однією з особливостей організації ссавців, що дозволяє їм займати дедалі нові екологічні ніші та витісняти інші види, є їх здатність до навчання — вироблення умовних рефлексів і передачі накопиченого життєвого досвіду іншим поколінням. Це підвищує їх пластичність, тобто пристосованість до умов середовища, які постійно змінюються.

Основні ароморфози царства Тварини

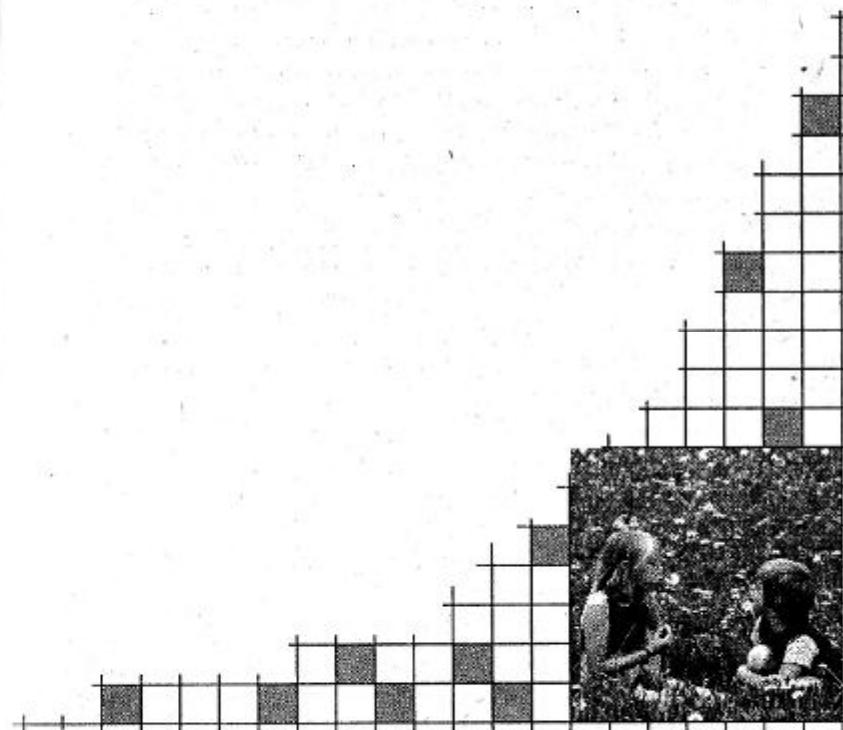
Тип/клас	Ароморфози
Губки	1) Диференціювання клітин, тенденція до утворення тканин 2) Поява ектодерми
Кишково-порожнинні	1) Відокремлення мезоглеї 2) Поява первової системи дифузного типу
Плоскі черви	1) Поява двобічної симетрії 2) Виникнення мезодерми 3) Формування травної, статевої систем 4) Поява м'язової тканини
Круглі черви	1) Наскрізна травна система 2) Поява первинної порожнини тіла 3) Поява окремих м'язів 4) Роздільнostатевість
Кільчасті черви	1) Поява вторинної порожнини тіла 2) Концентрація нервових клітин 3) Поява метанефридіїв 4) Замкнена кровоносна система, що виконує функцію перенесення кисню 5) Сегментація тіла 6) Поява дихальної системи (у Багатощетинкових)
Молюски	1) Черепашка як захисний механізм
Членистоногі	1) Поява важельних кінцівок 2) Зовнішній скелет 3) Поява поперечносмугастої мускулатури 4) Розділення тіла на відділи 5) Концентрація нервових клітин на передньому кінці тіла
Хордові	1) Поява внутрішнього скелета 2) Трубчаста нервова система 3) Замкнена кровоносна система; серце на черевному боці тіла 4) Перетворення дихальної і травної систем
Кісткові та Хрящові риби	1) Череп, кісткові щелепи 2) Парні кінцівки з внутрішнім скелетом

Закінчення таблиці

Тип/клас	Ароморфози
Земноводні	1) Легені як органи наземного дихання 2) Трикамерне серце та друге коло кровообігу 3) Середнє вухо
Плазуни	1) Грудна клітка – захист органів і механізм ефективного дихання всисного типу 2) Поява тазової нирки 3) Роговиння шкіри 4) Диференціювання хребта на відділи 5) Поява зародкових і яйцевих оболонок 6) Поява неповної перегородки в шлуночку серця
Птахи	1) Теплокровність як результат повного розділення кровообігу й ефективної системи дихання 2) Поява крил – органа польоту й освоєння нової екологічної ніші
Ссавці	1) Внутрішньоутробний розвиток, плацента 2) Вигодовування дитинчат молоком 3) Диференціювання зубів 4) Прогресивний розвиток переднього мозку – можливість пристосування до умов середовища, які змінюються 5) Хутро, підшкірна жирова клітковина та потові залози як механізм терморегуляції



БІОЛОГІЯ ЛЮДИНИ



ТКАНИНИ, ОРГАНИ, СИСТЕМИ ОРГАНІВ

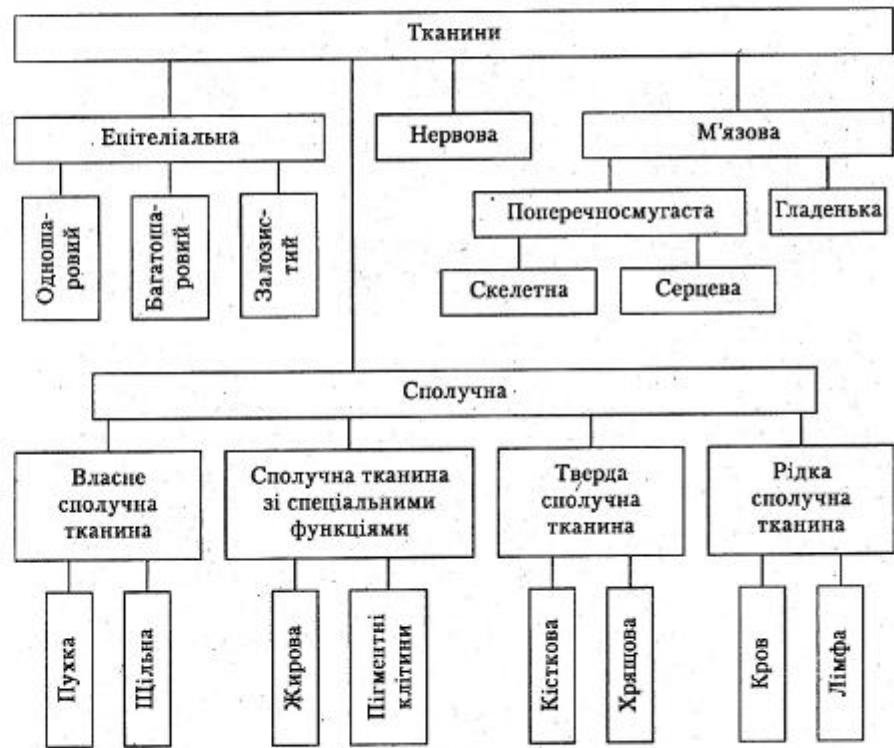
ТКАНИНИ

У широкому розумінні біологію людини можна визначити як науку про форму, будову, походження і розвиток людського організму, його систем і органів. Основу біології людини складають *анатомія*, *фізіологія* і *гістологія*. Ці дисципліни виникли завдяки працям багатьох учених, які намагалися вивчити та описати будову людського тіла. Своїми знаннями в галузі біології людини ми багато в чому зобов'язані видатним дослідникам давнини — Гіппократу, який описав будову деяких кісток, внутрішніх органів, м'язів; Арістотелю, який дав назву «аорта» головній кровоносній судині організму, Авіценні, який написав фундаментальну працю про будову та функції людського тіла; Леонардо да Вінчі, численні малюнки якого і зараз відтворюються в анатомічних атласах; Безалію, що систематизував і уточнив відомості про будову тіла людини, отримані його попередниками. Величезний внесок у розвиток анатомії та фізіології зробив Уельям Гарвей. Вивчаючи процеси кровообігу, він довів, що кров у тілі людини рухається по замкненому колу завдяки роботі серця. Італійський учений М. Мальпігі вперше описав будову легенів, вивчив будову та роботу нирок.

Нині біологія людини об'єднує безліч наукових напрямків і продовжує інтенсивно розвиватися.

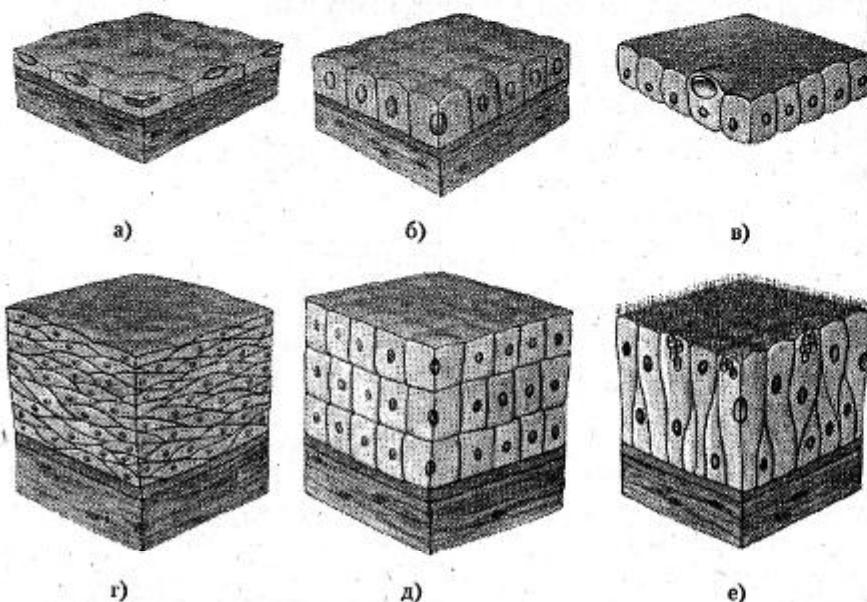
Тканіна — це сукупність міжклітинної речовини та клітин, подібних за будовою, походженням, які виконують одні й ті самі функції.

В організмі людини виділяють чотири типи тканін: *епітеліальну*, *сполучну*, *м'язову* та *нервову*.



Епітеліальна тканина

Епітеліальна тканина вкриває поверхню тіла, вистилає слизові оболонки, відокремлюючи організм від зовнішнього середовища. Вона виконує захисну й обмінну функції. Епітеліальні клітини щільно притиснуті одна до одної та розташовуються у вигляді пласта. Виділяють **одношаровий**, **багатошаровий** і **залозистий** епітелій.



Епітеліальні тканини: одношаровий епітелій – а) плоский, б) кубічний, в) залозистий епітелій; багатошаровий епітелій – г) плоский, д) кубічний, е) війчастий

Одношаровий епітелій вистилає кровоносні судини, кишечник, легеневі альвеоли, капсули нирок. Клітини, з яких він складається, можуть мати різну форму, залежно від якої виділяють **одношаровий кубічний**, **одношаровий стовпчастий** епітелій тощо.

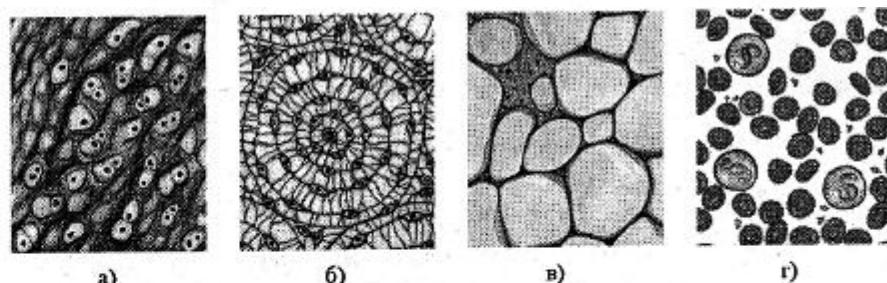
Багатошаровий епітелій утворює поверхню шкіри, ротову порожнину, стравохід. Клі-

тини багатошарового епітелію розташовуються в декілька шарів (у шкірі до п'яти). Внутрішні клітини інтенсивно діляться, завдяки чому відбувається швидке оновлення епітелію і відновлення пошкоджених ділянок.

З ало^зистий епітелій складає основу залоз і виробляє особливі речовини. Розрізняють **ендокринні** (внутрішньої секреції) й **екзокринні** (зовнішньої секреції) залози. Ендокринні залози (надниркові залози, щитоподібна залоза та ін.) не мають власних вивідних проток і виділяють речовини, які вони продукують, — **секрети** — безпосередньо в кров. Екзокринні залози (слинні, потові, слізні) виділяють речовини через спеціальні протоки в порожнини тіла або на його поверхню.

Сполучна тканина

Сполучна тканина виконує різноманітні функції: опорну, захисну, живильну (трофічну), транспортну, запасаочу. Виділяють такі типи сполучної тканини: **власне сполучна тканина**, **сполучна тканина зі спеціальними функціями**, **твірда сполучна тканина**, **рідка сполучна тканина**. (Див. таблицю на с. 379)



Сполучна тканина: а) хрящова, б) кісткова, в) жирова, г) кров

Власне сполучна тканина складається з клітин (**фібробластів**) і міжклітинної

речовини (волокна з білків колагену й еластину); її поділяють на пухку та щільну. Пухка сполучна тканина з'єднує шкіру зі структурами, які лежать під нею, вкриває кровоносні судини та нерви. Щільна сполучна тканина утворює дерму, сухожилки, зв'язки.

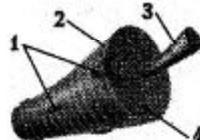
Сполучна тканина з і специальними функціями представлена *жировою тканиною* і *пігментними клітинами*. Жирова тканина складається з клітин (*ліпоцитів*) і утворює жирові депо організму — підшкірну жирову клітковину, сальники. Пігментні клітини розсіяні в шкірі; вони містять пігмент меланін, який захищає організм від ультрафіолетового випромінювання.

Тверда сполучна тканина представлена *кістковою* і *хрящовою* тканинами, а рідка — *кров'ю* та *лімфою*.

М'язова тканина

М'язова тканина виконує рухову (моторну) функцію. Клітини м'язової тканини називають *міоцитами*. У цитоплазмі міоцитів розташовуються *міофібрили*, що складаються зі скоротливих білків. Завдяки міофібріям м'язова клітина здатна скорочуватися. Розрізняють *гладеньку* та *поперечносмугасту* (посмуговану) м'язові тканини.

Гладенька м'язова тканина складається з дрібних (до 500 мкм) видовжених клітин. Ядро таких міоцитів розташовується в центральній частині, а тонкі міофібрили тягнуться від одного кінця клітини до іншого. Гладенька м'язова тканина утворює стінки кровоносних і лімфатичних судин, внутрішніх органів (травного тракту, сечового міхура, матки). Вона забезпечує перистальтику кишечнику, зміну просвіту судин, пологи, сечовипускання та інші життєво важливі процеси.



М'язове волокно: 1 — ядра, 2 — м'язове волокно, 3 — міофібрила, 4 — мітохондрія



а)



б)



в)

М'язові тканини:
а) гладенька, б)
поперечносмугас-
та серцева, в) по-
перечносмугаста
скелетна

Поперечносмугаста м'язова тканина утворює *поперечносмугасту скелетну* і *серцеву мускулатуру*. Структурною одиницею скелетної посмугованої м'язової тканини є *м'язове волокно*. Волокно має циліндричну форму і довжину до 4 см. Вони становить собою *симпласт* — утвори з багатьох клітин звичайних розмірів, які у процесі ембріонального розвитку зливаються одна з одною. М'язове волокно містить сотні клітинних ядер, розташованих у пристінному шарі. Центральну частину волокна займають міофібрили, мітохондрії та ендоплазматичний ретикулум. Міофібрили розташовані точно паралельно одна одній; скоротливі білки (актин і міозин), з яких вони складаються, мають різне світлозаломлення. Тому під мікроскопом міофібрили мають вигляд почергових темних рядів і світлих смуг, що йдуть перпендикулярно до довгої осі волокна. Звідси й походить назва цих м'язів — *поперечносмугасті*. Скелетна поперечносмугаста м'язова тканина утворює скелетні м'язи, входить до складу язика, глотки, верхнього відділу стравоходу.

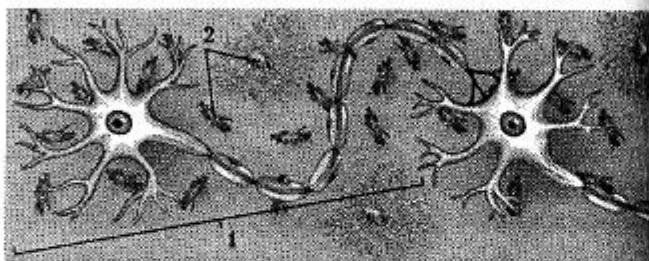
Серцева поперечносмугаста м'язова тканина складає основу серцевого м'яза. Вона утворена не симпластом, а поодинокими клітинами (*кардіоміоцитами*) завдовжки до 100 мкм. Кардіоміоцит має одне або декілька ядер, розташованих на периферії клітини, і міофібрили — у центральній частині. Міоцити серцевого м'яза щільно притиснуті один до одного, завдяки чому забезпечуються їхні узгоджені скорочення.

Нервова тканина

Нервова тканина складається з нервових клітин — *нейронів* (див. с. 405). Клітини іншого типу — *нейроглії* — оточують нейрони й виконують опорну, трофічну та захисну функції.

Серцевий і скелетний м'язи ста-
новлять собою
два види по-
перечносмугастої
м'язової тканини

Нервова тканина має дві дуже важливі властивості: **збудливість** — здатність генерувати нервовий імпульс у відповідь на подразник, і **провідність** — здатність передавати збудження.



Нервова тканина:
1 — нейроцит,
2 — клітини нейроглії

ОРГАНИ ТА ЇХ СИСТЕМИ

Тканини утворюють *органи*. Орган — частина тіла з певною формою, будовою і функцією. Кожний орган містить усі види тканин, одна (або декілька) з яких є основною і виконує головну функцію органа. Так, серце утворене сполучною, нервовою та епітеліальною тканинами, але особливості будови та функцію серця визначає м'язова тканина. Органи анатомічно та функціонально об'єднуються в системи органів — сукупність окремих органів, що виконують в організмі загальну функцію. В організмі людини виділяють такі системи органів: **опорно-рухову (кістково-м'язову)**, **нервову**, **ендокринну**, **травну**, **дихальну**, **кровоносну (серцево-судинну)**, **сечовидільну**, **статеву (репродуктивну)**.

ОПОРНО-РУХОВА СИСТЕМА

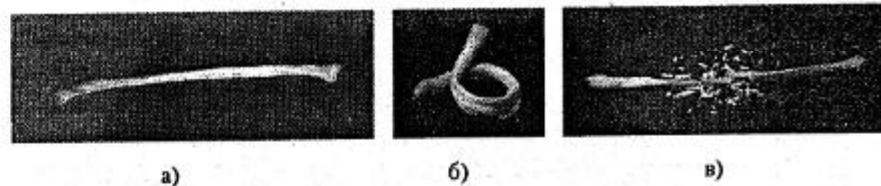
Опорно-рухова система складається з 1) кісток, 2) їх з'єднань і 3) скелетних м'язів.

Кістки

Функції кісткової системи:

- 1) **захисна** (кістки черепа захищають головний мозок, грудна клітка — легені та серце, кістки тазу — репродуктивні органи);
- 2) **опорна** (підтримує стала форму тіла, створює опору внутрішнім органам);
- 3) **рухова** (кістки утворюють систему валів, які приводяться в рух м'язами, прикрепленими до них);
- 4) **метаболічна** (беруть участь в обміні мінеральних солей);
- 5) **кровотворна** (червоний кістковий мозок — орган кровотворення).

Хімічний склад кістки. Кістка складається з мінеральної та органічної речовини. **Мінеральні речовини** представлені в основному солями Кальцію. Вони забезпечують міцність кістки. З **органічних сполук** переважає білок **осеїн**, вітаміни. Співвідношення цих речовин визначає міцність кістки. Так, у разі нестачі вітаміну D в період формування кісток підвищується їхня гнучкість, розвивається рапіт.



Вплив хімічного складу на властивості кістки: а) нормальні кістки, б) демінералізована кістка, в) кістка за недостатності колагену

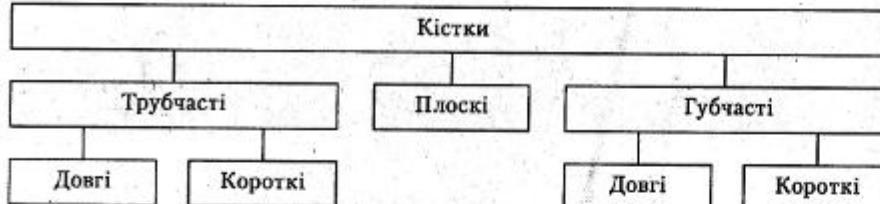
Будова кістки. Ззовні кістка, за винятком суглобових поверхонь, вкрита **окістям**. Окістя є сполучнотканинною пластинкою, багатою на кровоносні судини й нерви. Завдяки інтенсивному поділу клітин окістя відбувається ріст кістки в товщину та її відновлення після пошкоджень.

В організмі дорослої людини 220 кісток, а в організмі новонародженої — близько 300

Кістка складається з окістя, компактної, губчастої речовини та кісткового мозку. Червоний кістковий мозок виконує кровотворну функцію і міститься в комірках губчастої речовини губчастих кісток і в епіфізах трубчастих кісток. У тілі трубчастих кісток дорослої людини червоний кістковий мозок замінюється жовтим, який складається із жирових клітин.

Безпосередньо під окістям розташована *власне кісткова тканина*, що складається з *кісткових пластинок*. Кожна кісткова пластина у свою чергу складається з клітин — *остеоцитів* — і міжклітинної речовини. Залежно від розташування кісткових пластинок виділяють *компактну* та *губчасту речовину* кістки. Структурною одиницею компактної речовини є *остеон*. Остеон (діаметр 0,3—0,4 мм) складається з 5–20 циліндричних кісткових пластинок, вставленіх одна в одну; у центрі остеона розташований *центральний канал*, в якому проходять судини та нерви кістки. У компактній речовині остеони щільно притиснуті один до одного. У губчастій речовині кісткові пластинки перетинаються під кутом, утворюючи безліч комірок. Таке розташування пластинок забезпечує рівномірний розподіл тиску у разі навантаження на кістку. У комірках губчастої речовини міститься *кістковий мозок*. У різних типах кісток і навіть у різних ділянках однієї й тієї ж кістки співвідношення компактної та губчастої речовини неоднакове.

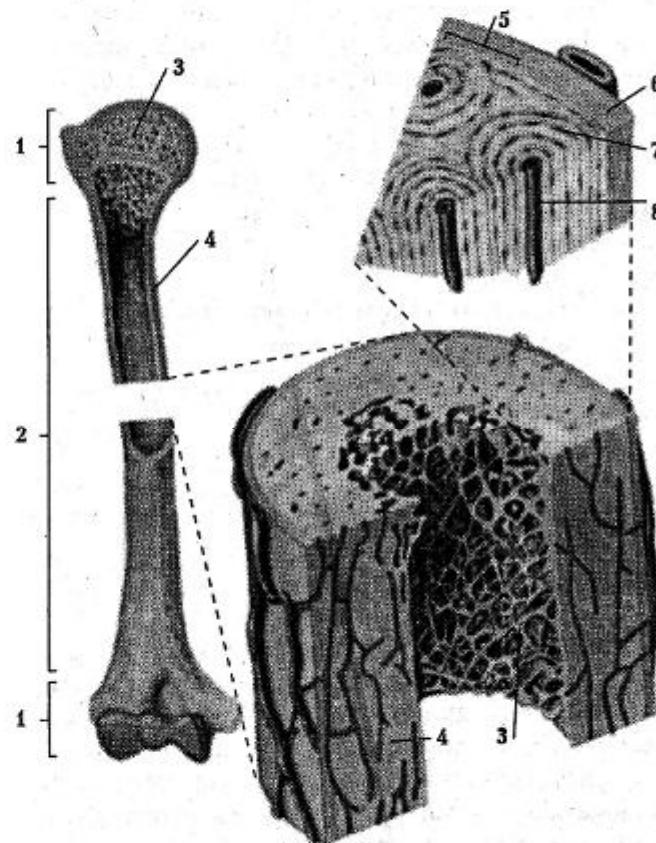
Класифікація кісток. За формою та структурою виділяють такі типи кісток:



Трубчасті кістки складаються з тіла — *діафізу* — та *епіфізів*. Тіло трубчастої кістки має зазвичай циліндричну форму. Безпосередньо під окістям розташований шар компактної речовини, а центральну частину кістки займає губчаста речовина, в якій у дорослої людини міститься *жовтий кістковий мозок* (у дітей губчаста речовина

більшості кісток містить *червоний кістковий мозок*). Епіфізи трубчастої кістки мають суглобові поверхні, позбавлені окістя. Переважаючу речовиною епіфізу є губчаста; у її комірках міститься червоний кістковий мозок. Виділяють *довгі* (стегнова, плечова, ліктьова) та *короткі* трубчасті кістки (кістки плюсна, фаланги пальців).

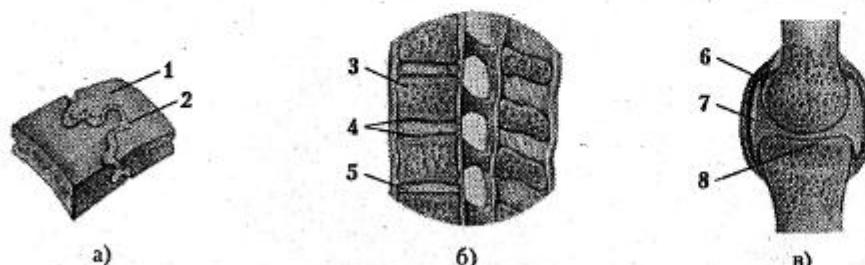
Губчасті кістки складаються з губчастої речовини, вкритої тонким шаром компактної. У комірках губчастої речовини таких кісток міститься *червоний кістковий мозок*. Виділяють *довгі* (ребра, грудина) та *короткі* (хребці, кістки зап'ястка) губчасті кістки.



Будова трубчастої кістки: 1 — епіфіз, 2 — тіло (діафіз), 3 — губчаста речовина, 4 — компактна речовина, 5 — остеон, 6 — окістя, 7 — кісткові пластинки остеона, 8 — центральний канал остеона з кровоносною судиною

Плоскі кістки, до яких належать кістки черепа, кістки поясів кінцівок (лопатка, тазові кістки), складаються в основному з губчастої речовини та мають сплощену форму.

З'єднання кісток. Виділяють такі типи з'єднання кісток: 1) *нерухоме* – за допомогою швів (кістки черепа); 2) *напівнерухоме* – за допомогою хрящів, які за рахунок своєї пружності забезпечують невеликі за амплітудою рухи кісток, що зчленовуються (з'єднання між хребцями, між ребрами та грудиною); 3) *рухоме* – за допомогою суглобів.

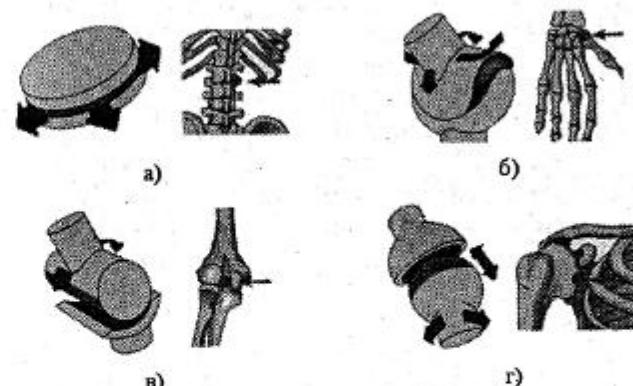


З'єднання кісток: а) нерухоме, б) напівнерухоме, в) рухоме (суглоб); 1 – кістка, 2 – сполучнотканинний шов, 3 – тіло хребця, 4 – хрящова поверхня, 5 – міжхребцевий хрящовий диск, 6 – суглобова капсула, 7 – суглобова рідина, 8 – хрящ суглобової поверхні

До складу *суглоба* входять: 1) *хрящи суглобових поверхонь* кісток, що зчленовуються; 2) *суглобова капсула* (сумка), яка відокремлює суглоб від навколишніх тканин; 3) *суглобова рідина* в порожнині суглоба, яка діє як мастило для зменшення тертя.

Існує декілька класифікацій суглобів. За кількістю кісток, що зчленовуються, їх поділяють на *прості* та *складні* (під однією суглобовою капсулою з'єднуються відповідно дві або більше кісток). За характером рухомості розрізняють *блокоподібні*, *кулясті* та інші типи суглобів. Блокоподібний суглоб має одну вісь обертання

(ліктьовий), кулястий – декілька (плечовий, та зостегновий).



Суглоби: а) плоский, б) сідлоподібний, в) блокоподібний, г) кулястий

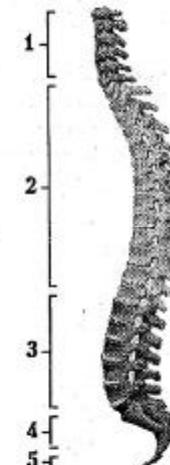
Скелет

У скелеті людини виділяють осьовий скелет, який включає *хребетний стовп*, *череп*, *грудну клітку*, і скелет *кінцівок*, що складається зі скелета *поясів кінцівок* і скелета *вільних кінцівок*.

Хребетний стовп складається з 33–34 хребців і має такі відділи: шийний (7 хребців), грудний (12), поперековий (5), крижовий (5), куприковий (4–5).

Усі хребці, за винятком першого та другого шийних, мають загальний план будови (див. малюнок на с. 393). Вони складаються з *тіла* та *дуги*. Тіло кожного хребця має два *міжхребцеві отвори*, через які виходять *спинномозкові нерви*. Дуга утворює *хребтовий отвір* (у сукупності вони формують *канал хребта*, у якому міститься спинний мозок) і *відростки*: *остистий* (1 відросток), *поперечні* (2), *верхні* (2) та *нижні* (2) *суглобові*. До відростків хребців прикріплюються м'язи спини.

Перший шийний хребець – *атлант* – не має тіла. У ньому розрізняють передні та задні

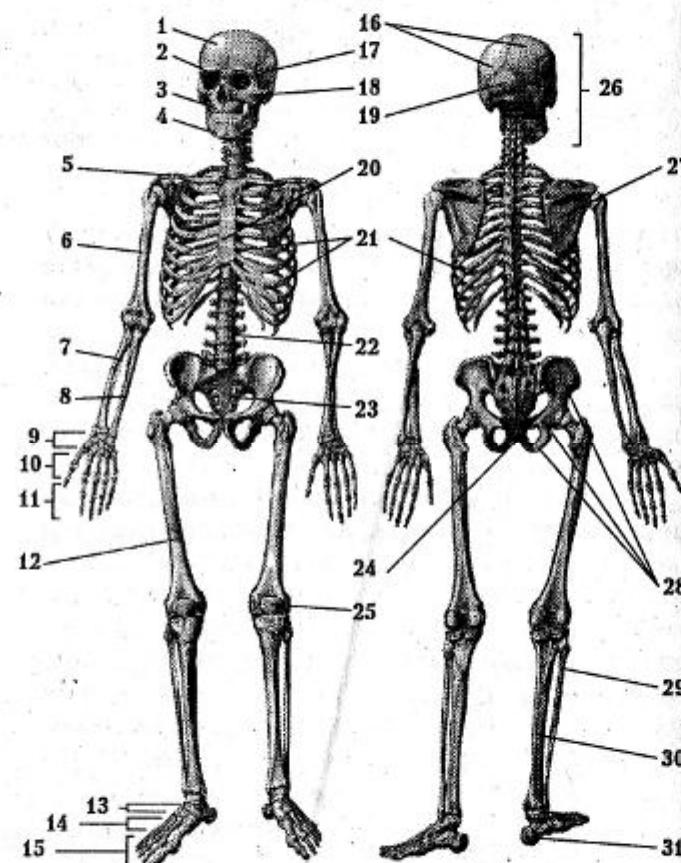


Відділи хребта: 1 – шийний, 2 – грудний, 3 – поперековий, 4 – крижовий, 5 – куприковий

дуги, якими він зчленовується із черепом. Другий шийний хребець — *епістрофей* — має довгий зубоподібний відросток, який утворює суглоб з атлантом. Навколо зубоподібного відростка обертається череп. Завдяки цим хребцям людина може рухати головою догори — донизу і праворуч — ліворуч. До тіла хребців грудного відділу прикріплюються ребра. Хребці поперекового відділу мають дуже масивні

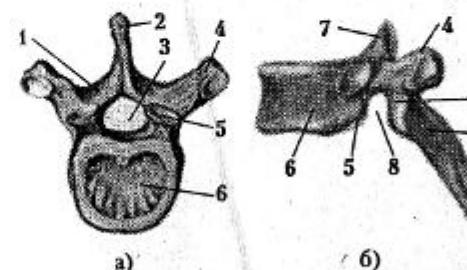
Скелет людини:

- 1 — лобова кістка,
- 2 — носова кістка,
- 3 — верхня щелепа,
- 4 — нижня щелепа,
- 5 — ключиця,
- 6 — плечова кістка,
- 7 — променева кістка,
- 8 — ліктьова кістка,
- 9 — зап'ясток,
- 10 — п'ясток,
- 11 — фаланги пальців кисті,
- 12 — стегнова кістка,
- 13 — передплесно,
- 14 — плесно,
- 15 — фаланги пальців стопи,
- 16 — тім'яні кістки,
- 17 — скроневі кістки,
- 18 — вилична кістка,
- 19 — потилична кістка,
- 20 — грудина,
- 21 — ребра,
- 22 — хребет,
- 23 — крижі,
- 24 — куприк,
- 25 — надколінок,
- 26 — череп,
- 27 — лопатка,
- 28 — тазові кістки,
- 29 — малого мілкова кістка,
- 30 — великого мілкова кістка,
- 31 — п'яткова кістка



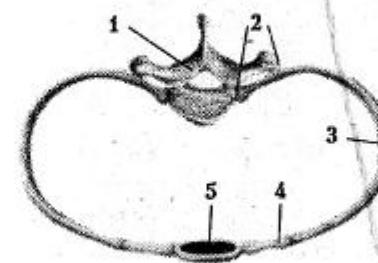
тіла, оскільки за вертикалного положення тіла на них припадає максимальне навантаження. Хребці крижового відділу зростаються в крижі до 22—25 років. Куприк складається з 4—5 зрослихrudimentів хребців і часто зрошеній з крижами.

Хребет має шийний, грудний, поперековий, крижовий *вигини*, які слугують для перерозподілу навантажень.



Грудний хребець: 1 — дуга, 2 — осцистий відросток, 3 — хребтовий отвір, 4 — поперечний відросток, 5 — місця зчленування з ребрами, 6 — тіло хребця, 7 — верхній суставний відросток, 8 — вирізка, що бере участь в утворенні міжхребцевого отвору

Грудна клітка утворена *грудиною*, *грудним відділом хребта* і дванадцятьма парами *ребер*. Ребро має кісткову частину, якою з'єднується з хребцем, і хрящову частину. Перші сім пар ребер зчленовуються хрящовою частиною з грудиною; восьма, дев'ята та десята пари ребер зчленовуються з хрящами вищерозташованих ребер; хрящові частини одинадцятої і дванадцятої пар ребер закінчуються в товщі м'язів живота. І з грудиною, і з хребцями ребра утворюють *суглоби*, завдяки чому можлива зміна розмірів грудної клітки.

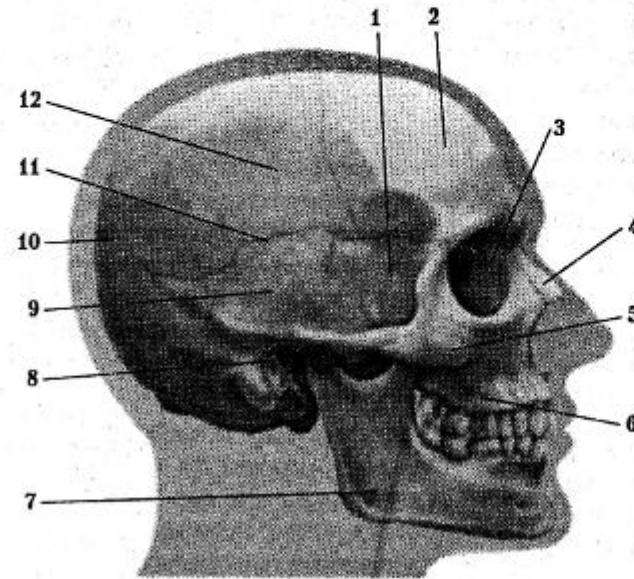


Зчленування ребер із хребтом і грудиною: 1 — хребець, 2 — поверхні зчленування хребця з ребрами, 3 — кісткова частина ребра, 4 — хрящова частина ребра, 5 — грудина

Грудний і крижовий вигини хребта називають *кіфозами*, а шийний і поперековий — *лордозами*.

Череп складається з мозкового та лицьового відділів. Найбільшими кістками мозкового відділу є потилична, тім'яна, скроневі, лобова, а лицьового — верхньощелепна, нижньощелепна, носові, виличні. Кістки черепа з'єднані між собою нерухомо за допомогою швів. Виняток становить нижня щелепа, яка утворює суглоб із скроневою кісткою.

Череп: 1 — клиноподібна кістка, 2 — лобова кістка, 3 — очна ямка, 4 — носова кістка, 5 — вилична кістка, 6 — верхня щелепа, 7 — нижня щелепа, 8 — слуховий прохід, 9 — скронева кістка, 10 — потилична кістка, 11 — шов, 12 — тім'яна кістка



Пояс верхніх кінцівок (плечовий) складається з лопаток і ключиць. Ключіці з'єднуються з грудиною та лопатками, а останні утворюють суглоб із плечовою кісткою.

Пояс нижніх кінцівок (тазовий) представлений трьома парами зрослих тазових кісток — лонних (лобкових), клубових і сідничних. Зростаючись, ці кістки утворюють кульшову западину, куди входить головка стегнової кістки.

Верхня кінцівка складається з плечового відділу (плеча), представленого плечовою кісткою, передпліччя, утвореного ліктьовою і променевою кістками, кисті. Кисть сформована

кістками зап'ястка (вісім кісток), п'ястковими кістками (п'ять) і кістками пальців (фаланги). Великий палець має дві фаланги, решта пальців — по три.

Нижня кінцівка складається зі стегна, представленого стегновою кісткою, яка зчленовується з кістками тазу кулястим суглобом, гомілки, утвореної великою та малою гомілковими кістками, стопи. У стопі розрізняють кістки передплесна (сім), плесна (п'ять) та фаланги пальців. Як і в кисті, великий палець стопи має дві фаланги, інші — по три. У формуванні колінного суглоба бере участь ще одна кістка — надколінник (колінна чашечка).

Особливості скелета людини у зв'язку з прямоходінням:

- 1) об'єм мозкового відділу черепа більший за об'єм лицьового;
- 2) хребет має вигини;
- 3) грудна клітка стиснута в спинно-черевному напрямі;
- 4) тазовий пояс є опорою для внутрішніх органів, має чашоподібну форму;
- 5) кістки нижніх кінцівок масивніші й товщі, з'являється надколінок;
- 6) дуже рухливі верхні кінцівки, пальці рук; великий палець руки пристоїть іншим;
- 7) стопа утворює склепіння;
- 8) хребці поперекового відділу мають дуже масивні тіла.

Скелетні м'язи

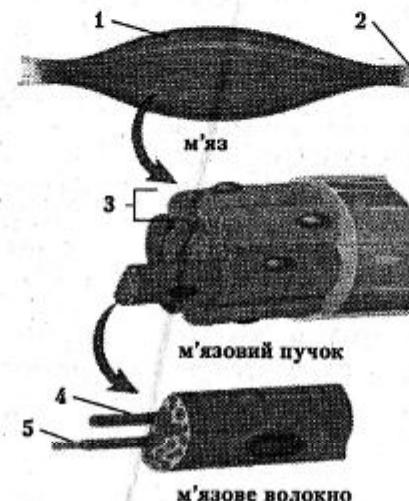
Функції м'язів. Основна функція скелетних м'язів — рухова: під час скорочення кінці м'язів, прикріплені до кісток, зближуються, а кістки, сполучені суглобами, діють як важелі. М'язи беруть участь також у терморегуляції, оскільки під час їхньої роботи частина енергії виділяється у вигляді тепла. У разі переохолодження в людини розвивається мимовільне тремтіння, зумовлене скороченням м'язів. Тепло, яке виділяється в цьому випадку, поглинається іншими тканинами організму.

В організмі дорослої людини є 639 м'язів. Наймасивніший — великий сідничний м'яз, а найменший — стремінний. Загальна маса скелетної мускулатури складає 40 % маси тіла.



Іннервация м'яза

Будова скелетних м'язів. Структурною одиницею скелетних м'язів є **м'язове волокно**. Волокна об'єднуються в **пучки**. Сукупність пучків утворює **черевце м'яза**. З обох кінців черевце переходить у **сухожилки**, які прикріплюються до кісток, зростаючись з окістям. Сухожилок складається з паралельно розташованих колагенових волокон, він не дуже розтягається і витримує величезні навантаження (до 600 кг). Ззовні м'язи вкриті сполучнотканинним чохлом — **фасцією**. Фасції відмежовують м'язи один від одного, зменшують їхне тертя і перешкоджають перерозтягненню.

**Будова скелетного м'яза:**

- 1 — черевце м'яза, 2 — сухожилок,
- 3 — м'язове волокно, 4 — міофібрила,
- 5 — актинові та міозинові міофіламенти

Класифікація скелетних м'язів. За розташуванням виділяють **поверхневі** та **глибокі м'язи** (наприклад, поверхневі м'язи спини, глибокі м'язи шиї).

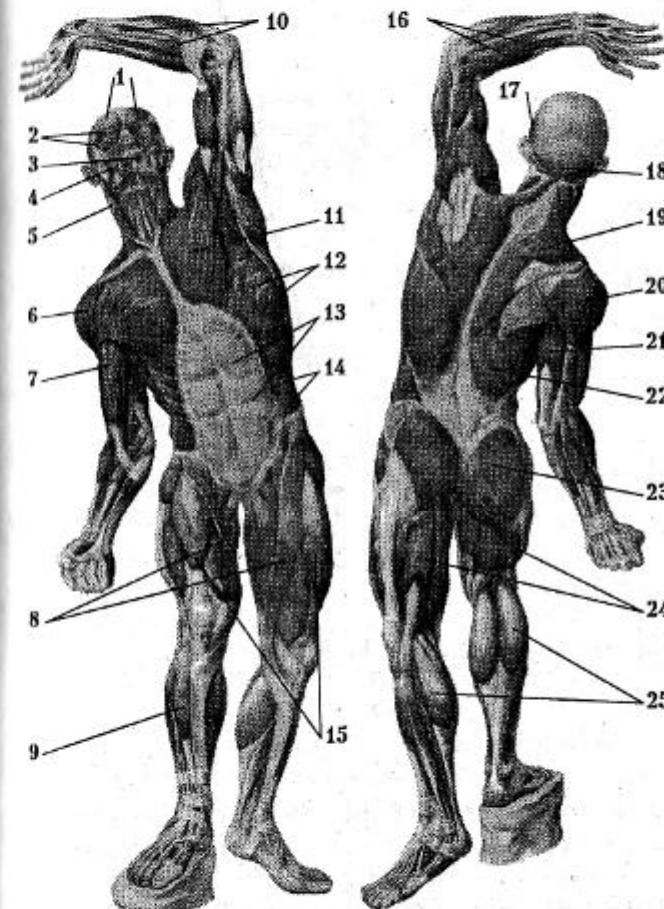
За формою — **довгі** (м'язи кінцівок), **короткі** (між хребцями), **кругові** (круговий м'яз рота, круговий м'яз ока).

За функцією — **згиначі** (біцепс), **розгиначі** (трицепс), **сфінктери** (сфінктер заднього про-

ходу), **відвідні** (м'яз, що відводить мізинець), **припідні** (великий привідний м'яз стегна).

Якщо від кожного кінця черевця відходить по одному сухожилку, м'яз називають **простим**, а якщо більше, — **складним** (двоголовий, триголовий, чотириголовий).

М'язи, що виконують одні й ті ж функції, називають **синергістами**, а м'язи, що беруть участь у протилежних діях, — **антагоністами** (наприклад згинач і розгинач).

**М'язи людини:**

- 1 — надчертені,
- 2 — круговий м'яз ока, 3 — круговий м'яз рота, 4 — жувальні, 5 — грудино-ключично-сосковидійний, 6 — дельтоподібний, 7 — двоголовий м'яз плеча, 8 — кравецький, 9 — передній великогомілковий, 10 — згиначі кисті й пальців, 11 — великий грудний м'яз, 12 — зубчасті, 13 — прямий м'яз живота, 14 — косий м'яз живота, 15 — чотириголовий м'яз стегна, 16 — розгиначі кисті й пальців, 17 — скроневий, 18 — потиличний, 19 — трапецієподібний, 20 — дельтоподібний, 21 — трицепс плеча, 22 — найширший м'яз спини, 23 — великий сідничний, 24 — двоголовий м'яз стегна, 25 — літковий

Деякі м'язи тіла та їх основні функції

Група	Окремі м'язи	Функція
М'язи голови	Мімічні м'язи: круговий м'яз ока, м'яз сміху	Рухи губ, щік, повік
	Жувальні м'язи: жувальний м'яз, скроневий м'яз	Рух нижньої щелепи
М'язи шиї	Грудино-ключично-соско-подібний м'яз	Нахилені голови вбік
	Великий грудний м'яз	Приведення плеча до тулуза
М'язи грудей	Міжреберні м'язи	Вдих, видих
	Трапецієподібний м'яз	Рухи плечового пояса
М'язи спини	Найширший м'яз спини	Приведення плеча до тулуза
	Прямий м'яз живота	Захист органів, нахилені вперед
М'язи живота	Косі м'язи живота	Захист органів, нахилені в боки
	Діафрагма	Вдих, видих
М'язи верхньої кінцівки	М'язи плечового поясу: дельтоподібний м'яз	Підняття плеча вгору
	М'язи плеча: біцепс, трицепс	Згинання і розгинання руки в лікті
М'язи нижньої кінцівки	М'язи тазового поясу: великий сідничний м'яз	Рухи тазостегнового суглоба
	М'язи стегна: кравецький м'яз, чотириголовий м'яз стегна, двоголовий м'яз стегна	Рухи стегна та гомілки
	М'язи гомілки: літковий м'яз	Рухи стопи

Регуляція діяльності м'язів. Скелетні м'язи на відміну від серцевої і гладенької мускулатури називають довільними, оскільки вони підкоряються волі людини. Регуляція діяльності кожного м'яза здійснюється центральною нервовою системою. У відповідь на задум про будь-який рух у головно-

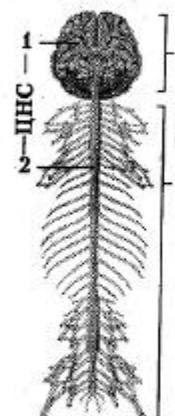
му мозку за дуже короткий термін виробляється рухова програма, нервові імпульси надходять до відповідних м'язів, забезпечуючи їх узгоджену роботу. У свою чергу, в сухожилках і черевці м'язів містяться рецептори, які посилають у головний мозок інформацію про ступінь розтягування м'яза в даний момент часу (м'язове відчуття).

Енергетика скорочень. Для скорочення м'язів потрібна енергія, яка утворюється внаслідок розщеплення глюкози (див. с. 83–85). До кожного м'язового волокна підходить один або декілька капілярів, які доставляють глюкозу та кисень, необхідний для її повного окиснення до вуглекислого газу та води. У разі дуже інтенсивної роботи кисню виявляється недостатньо (під час скорочення м'яза кровоносні судини перетискаються волокнами і кров до них не надходить). У цьому випадку починається безкисневе окиснення глюкози (анаеробний гліколіз), за якого утворюється молочна кислота. Надлишок молочної кислоти не встигає виводитися через кров, і вона накопичується. Тому після сильних навантажень (особливо без попередньої розминки) у м'язах відчувається біль.

Гігієна опорно-рухового апарату. Фізичні тренування дуже важливі в дитячому віці (до 16–18 років), коли відбувається інтенсивний розвиток кісткової системи та м'язів. Особливо корисні загальні навантаження, в яких задіяні великі комплекси м'язів, серце, дихальна система (біг, теніс, плавання). У цьому випадку має місце не лише збільшення об'єму м'язів, але й змінення серцевого м'яза, стінок судин. Тренування, проте, не повинні бути виснажливими; вправи з великими навантаженнями слід проводити з періодичністю один раз на два-три дні. Інакше розвивається виснаження. Воно зумовлене тим, що організм не встигає повністю відновити енергетичні ресурси, витрачені під час виконання вправ.

I. M. Сеченов показав, що накопичення молочної кислоти пригноблююче діє на м'язові інervи, викликаючи відчуття втоми. Сеченов запровадив поняття активного відпочинку: працездатність м'яза після фізичних вправ відновлюється швидше у разі подальших невеликих навантажень на нього, оскільки в цьому випадку приток крові збільшений і молочна кислота, що накопичилася, виводиться швидше

НЕРВОВА СИСТЕМА



Нервова система:
1 – головний мозок, 2 – спинний мозок, 3 – черепно-мозкові нерви, 4 – спинномозкові нерви

Нервова система виконує дві найважливіші функції: узгоджує діяльність усіх внутрішніх органів і контролює їхню роботу, а також забезпечує зв'язок організму з навколошнім середовищем.

Анатомічно нервову систему умовно поділяють на *центральну* та *периферійну*.

Центральна нервова система (ЦНС) представлена головним і спинним мозком, периферійна (ПНС) – черепно-мозковими (12 пар) і спинномозковими (31 пара) нервами, а також нервовими вузлами, що лежать поза головним і спинним мозком.

Функціонально виділяють *соматичну* і *вегетативну* нервові системи. Соматична іннервує скелетні м'язи, вегетативна – внутрішні органи, заходи та шкіру.

Будова нейрона і проведення нервового імпульсу. Нерви

Будова нейрона. Структурною одиницею нервової системи є нервова клітина – *нейрон*. Нейрон має *тіло* та *відростки*. Розрізняють два види відростків. Короткі, дуже розгалужені відростки називають *дендритами*. Довгий відросток носить назву *аксон*. По дendirтах нервовий імпульс іде до тіла нейрона, по аксонах – від тіла до інших нейронів або клітин (м'язів, клітин внутрішніх органів). Таким чином, нейрон може проводити ім-

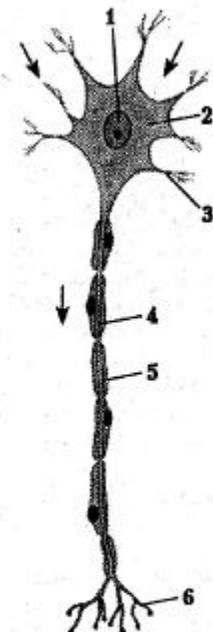
пульси тільки в одному напрямку – від дендритів по аксону.

Аксони більшості нейронів вкриті багатошаровою *мієліновою оболонкою*, яка утворюється з клітин *нейроглії* (див. с. 389). Завдяки мієліну швидкість проведення імпульсу по аксону досягає 100–120 м/с; мієлін ізоляє збудження та поперешкоджає його переходу на сусідні нервові волокна.

Типи нейронів. Залежно від функції виділяють три основні типи нейронів.

Чутливі (аферентні, доцентрові) нейрони проводять нервовий імпульс від органів чуття до головного (спинного) мозку. Тіла чутливих нейронів лежать поза ЦНС. Дендрити цих нейронів добре розвинені; один або декілька дендритів є *рецепторами*. Рецептори розташовуються як у зовнішніх покривах тіла, так і у внутрішніх органах (м'язах, сухожилках, суглобах, судинах) і переводять сигнали зовнішнього (світло, звук) і внутрішнього (розтягування органів, зміна хімічного складу крові) середовища в нервові імпульси. Залежно від характеру сигналу, що реєструється, виділяють *терморецептори* (сприймають зміни температури), *барорецептори* (реагують на зміну тиску), *хеморецептори* (уловлюють зміну хімічного складу) і *ноцирекептори* (болові рецептори). Рецепторами можуть бути не тільки один або декілька дендритів, але й увесь аферентний нейрон, або навіть видозмінені клітини, що не належать до нервової тканини, з якими взаємодіє аферентний нейрон. У будь-якому випадку стимул, який уловлюється рецептором, перетвориться на нервовий імпульс, який передається в ЦНС.

Рухові (еферентні, відцентрові) нейрони мають довгі аксиони та несуть сигнали від головного та спинного мозку до внутрішніх

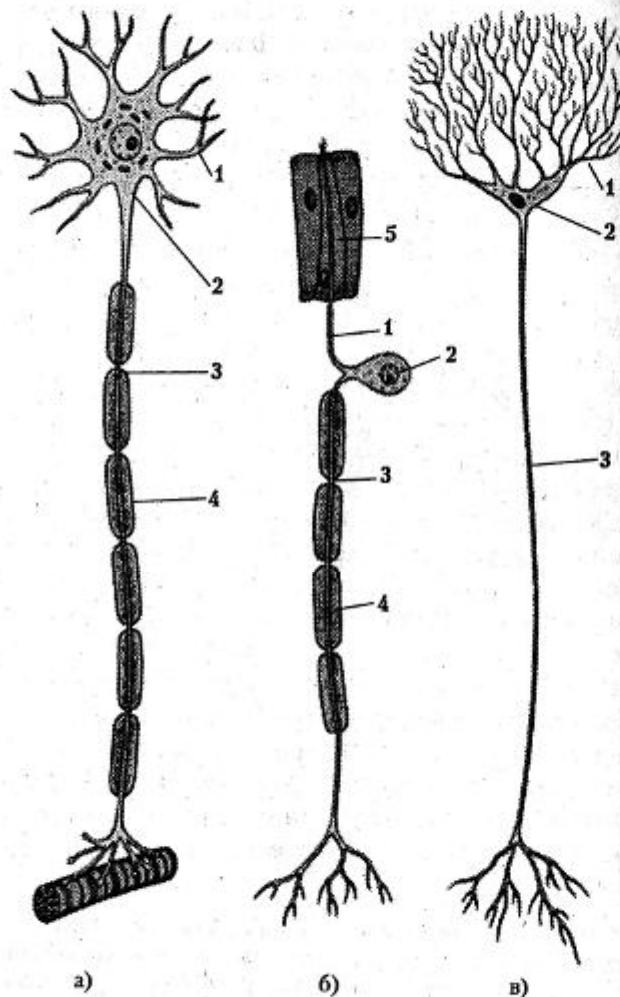


Нейрон: 1 – ядро, 2 – тіло нейрона, 3 – дендрити, 4 – аксон, 5 – мієлінова оболонка аксона, 6 – пресинаптична частина. Стрілками показані напрям поширення нервового імпульсу.

Кількість дендритів у нейронах головного мозку коливається від декількох десятків до 100 тис. (деякі нейрони мозочка). Нервова клітина має лише один аксон. Аксони можуть досягати 1 м завдовжки, водночас їх діаметр не перевищує 15 мкм.

органів, м'язів, залоз. Якщо аксон рухового нейрона закінчується на скелетному м'язі, то говорять про **нервово-м'язовий контакт (синапс)**. Медіатором тут виступає ацетілхолін.

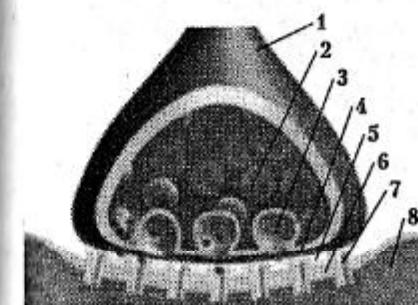
Вставні нейрони (інтернейрони) сполучають рухові та чутливі нейрони між собою та з іншими відділами первової системи.



Типи нейронів: а) руховий, б) чутливий, в) вставний (інтернейрон); 1 — дендрити, 2 — тіло нейрона, 3 — аксон, 4 — мієлінова оболонка, 5 — рецепторна клітина

Синапси. Ділянка контакту аксона з іншою клітиною називається **синапсом**. У синапсі розрізняють **пресинаптичну частину** (закінчення аксона), **постсинаптичну частину** (ділянка клітини, в яку він контактує) і **синаптичну щілину** — простір завширшки не більше за 20 нм, заповнений рідинкою.

У пресинаптичному закінченні аксона містяться гранули з особливою хімічною речовиною — **медіатором**. Під час проходження первового імпульсу по аксону молекули медіатора виділяються в синаптичну щілину, за дуже короткий час досягають поверхні сусідньої клітини, на якій є рецептори* до медіатора. Зв'язування медіатора з рецептором приводить до виникнення електричного імпульсу, який поширяється далі. Після виконання своєї функції передавача медіатори руйнуються специфічними ферментами.



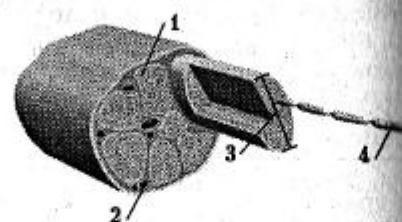
Синапс: 1 — аксон нейрона, 2 — гранула з нейромедіатором, 3 — молекула нейромедіатора, 4 — пресинаптична мембрана, 5 — синаптична щілина, 6 — постсинаптична мембрана, 7 — рецептор постсинаптичної мембрани, 8 — ефекторна клітина

Нерви. Безліч аксонів об'єднуються загальною сполучнотканинною оболонкою і утворюють **нерви**. У сполучнотканинній оболонці залягають кровоносні судини, які живлять нерв. Якщо до складу нерва входять тільки чутливі або тільки рухові полонка, то говорять про **чутливі** або про **рухові**

* У даному випадку рецепторами називається не окрема клітина (або дендрит нейрона), а білкові молекули, які містяться в постсинаптичній мембрані. Цей термін прийшов у фізіологію з молекулярної біології і вносить додаткову плутанину.

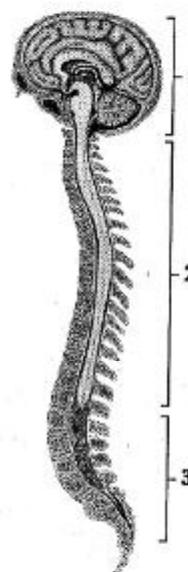
У різних нейронах медіатором можуть виступати різні хімічні сполуки, найпоширенішими з яких є норадреналін і ацетилхолін

нерви відповідно. Частіше нерви є змішаними, тобто об'єднують як чутливі, так і рухові волокна.



Будова нерва: 1 – сполучнотканинна оболонка нерва, 2 – кровоносна судина, 3 – нервове волокно (аксон), 4 – пучок нервових волокон

Центральна нервова система. Спинний мозок



Центральна нервова система:
1 – головний мозок, 2 – спинний мозок, 3 – кінцева нитка спинного мозку

Будова спинного мозку. Спинний мозок розташований у спинномозковому каналі хребта. Він становить собою тяж циліндричної форми діаметром 1 см і завдовжки до 45 см. На рівні першого шийного хребця спинний мозок переходить у головний, а на рівні другого поперекового хребця закінчується *кінцевою ниткою* (залишок ембріональної нервової трубки), яка прикріплюється до 2-го куприкового хребця. Спинний мозок має *шийне і поперекове потовщення*, від яких відходять великі нерви до кінцівок. У центрі мозку міститься вузький канал, заповнений *спинномозковою (цереброспinalальною) рідиною*. Ця рідина омиває спинний мозок, доставляє до нейронів повітряні речовини й видаляє продукти метаболізму. На поперечному розрізі спинного мозку видно, що він складається із *сірої речовини*, оточеної ззовні *білою речовиною*.

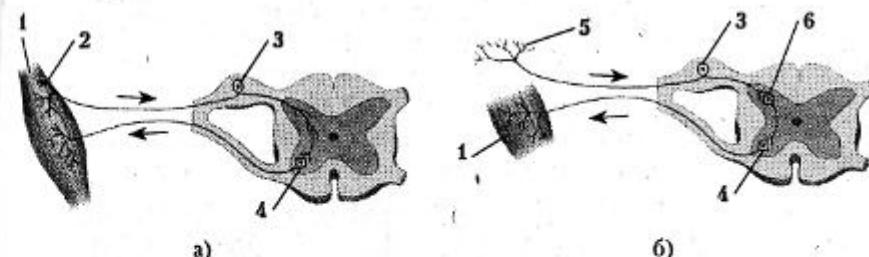
Сіра речовина представлена тілами нейронів та їх дендритами. У сірій речовині виділяють *передні* та *задні роги*. До задніх рогів через *задні корінці* спинного мозку підходять аксони чутливих нейронів, а від передніх рогів беруть початок рухові нейрони, які виходять з мозку через

передні корінці. У сірій речовині розташовуються також вставні нейрони. У грудному відділі спинного мозку є ще *бічні роги*, де розташовані нейрони, котрі іннервують внутрішні органи. Аксони цих нейронів виходять через передні корінці разом з аксонами рухових нейронів. У міжхребцевих отворах передні та задні корінці з'єднуються, утворюючи змішані нерви, що складаються з рухових і чутливих аксонів. Усього від спинного мозку відходить 31 пара спинномозкових нервів (див. с. 409).

Біла речовина складається з аксонів (білий колір зумовлений міеліном). Аксони нейронів білої речовини орієнтовані поздовжньо й утворюють *провідні шляхи*, що сполучають спинний мозок із головним.

Функції спинного мозку. Спинний мозок виконує дві основні функції.

Рефлекторна функція. Спинний мозок забезпечує рух і регуляцію роботи внутрішніх органів. Різноманітні рухи, які здійснюються під контролем нервової системи, мають рефлексорний характер. *Рефлекс* – це відповідь організму на подразнення. Шлях, яким передається нервове збудження під час рефлексу, називається *рефлекторною дугою*. *Проста (моносинаптична)*



Рефлекторні дуги: а) двонейронна (моносинаптична), б) тринейронна (полісинаптична): 1 – м'яз, 2 – рецептор у м'язі, 3 – чутливий нейрон, 4 – руховий нейрон, 5 – рецептор у шкірі, 6 – вставний нейрон. Стрілками показане поширення нервового імпульсу

Рефлекти спінного мозку забезпечують скорочення м'язів тулуба, кінцівок, діафрагми, міжреберних м'язів. У спинному мозку розташовані нервові центри потовиділення, сечовипускання, дефекації. Діяльність спинного мозку передуває під контролем головного, який регулює багато спинномозкових рефлексів.

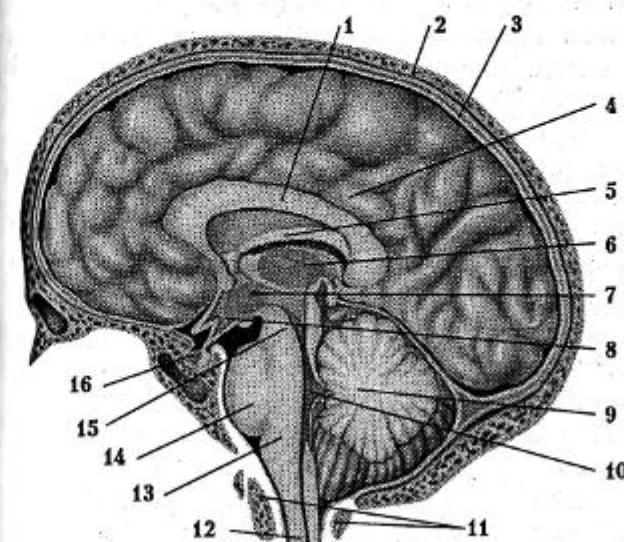
рефлекторна дуга складається з двох **нейронів** – чутливого та рухового. Такою є рефлекторна дуга колінного рефлексу. Під час удару по сухожилку чотириголового м'яза стегна чутливий нейрон (рецептор сухожилка) передає збудження на дендрити рухового нейрона поперекового відділу спинного мозку. Далі нервовий імпульс передходить на його аксон, який закінчується в цьому ж м'язі. Його скорочення викликає розгинання гомілки. Частіше рефлекторна дуга складається із чутливого, рухового й одного або багатьох вставних нейронів. Останні можуть надходити в головний мозок і/або сусідні відділи спинного мозку. У цьому випадку можна говорити про нервовий центр – сукупність нейронів, які регулюють діяльність будь-якого органа або системи органів.

Провідникова функція. Пучки нервових волокон білої речовини утворюють **провідні шляхи** спинного мозку. Розрізняють **низхідні шляхи**, спрямовані від головного мозку до спинного, і **висхідні**, що йдуть у протилежному напрямку. По останніх нервові імпульси, що надійшли від різних рецепторів через задні корінці, передаються в головний мозок, де відбувається їх обробка. Команди головного мозку надходять низхідними шляхами до рухових нейронів спинного мозку й далі, через передні корінці, до ефекторного органа.

Центральна нервова система. Головний мозок

Головний мозок розташований у порожнині черепа і з'єднується через великий потиличний отвір зі спинним. У головному мозку виділяють такі відділи: **передній (кінцевий, або великий), проміжний, середній і задній мозок**. Останній у свою чергу включає **довгастий мозок, міст**

і **мозочок**. Проміжний, середній, довгастий мозок і міст об'єднують у **стовбур**; часто в цю структуру включають і мозочок. Передній мозок людини дуже розвинений, складає до 80 % маси мозку, утворює **півкулі**, які вкривають усю стовбурову ділянку.



Будова головного мозку: 1 – мозолисте тіло, 2 – cerebellum, 3 – оболонки мозку, 4 – кора великих півкуль, 5 – стовбур мозку, 6 – таламус, 7 – порожнина III шлуночка, 8 – гіпоталамус, 9 – мозочок, 10 – ніжки мозочка, 11 – I шийний хребець, 12 – спинний мозок, 13 – довгастий мозок, 14 – міст, 15 – середній мозок, 16 – гіпофіз

Довгастий мозок – продовження спинного, проте розподіл сірої та білої речовин тут дещо інший. Сіра речовина утворює скupчення – **ядра** – всередині білої. Ядра представлені тілами нейронів, від яких беруть початок **черепно-мозкові нерви**. У довгастому мозку це IX–XII пари черепно-мозкових нервів, найбільший з яких **блукаючий (X)**. Блукаючий нерв іннервує шлунково-кишковий тракт, печінку, нирки, серце, органи дихання.

Довгастий мозок виконує такі функції:

- 1) **рефлекторну** – у сірої речовині мозку розташовані нервові центри життєво важливих рефлексів – дихальний (див. с. 483) і серцево-

Встановлено, що маса здорового мозку не визначає ступеню інтелекту людини. Так, мозок письменника І. С. Тургенєва важив 2012 г., а мозок Юлія Цезаря — 1100 г. Найважчий жіночий мозок (1565 г) належав убивці. Результати розтинів показують, що за період з 1850 до 1995 р. середня маса мозку чоловіків і жінок збільшилася на 52 г

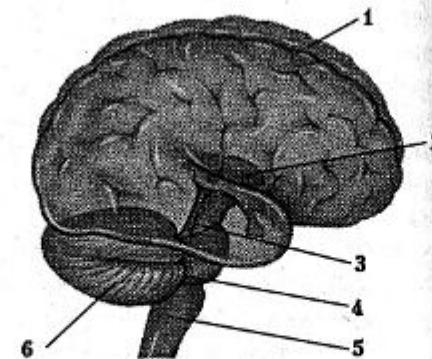
судинний центри, центри жування, ковтання, слизовиділення, кашлю, моргання, чхання, блювання;

- 2) **провідникова** — у білій речовині довгастого мозку проходять низхідні та висхідні шляхи до інших відділів головного та до спинного мозку.

Міст також виконує провідникову функцію. Через нього проходять шляхи, що сполучають мозочок із корою великих півкуль і зі спинним мозком. У мості розташовані ядра V–VIII пар черепно-мозкових нервів.

Мозочок складається з двох *півкуль* і частини, яка зв'язує їх — *черв'яка*. Поверхня півкуль вкрита сірою речовиною — корою — з гіантських *нейронів Пуркіньє* та їхніх дендритів. Під корою міститься біла речовина зі скupченнями ядер сірі. Основна функція мозочка — рухова. Провідними шляхами через ніжки мозочка до нього надходить інформація від скелетних м'язів, сухожилків, суглобів. Тут вона обробляється (часто під контролем півкуль мозку) і передається низхідними шляхами до рухових нейронів спинного мозку. Завдяки цьому людина може здійснювати цілеспрямовані рухи, а також легко орієнтуватися у просторі. Мозочок також бере участь у кон-

Відділи головного мозку: 1 — передній мозок, 2 — проміжний мозок, 3 — середній мозок, 4 — міст, 5 — довгастий мозок, 6 — мозочок



тролі обміну речовин (у разі його ушкодження єпостерігається розлад апетиту).

Середній мозок містить структуру, яка називається *четиригорбикове тіло*. Верхні горбики четиригорбикового тіла відповідають за обробку інформації від зорового аналізатора, а *нижні горбики* — від слухового аналізатора. У середньому мозку міститься *чорна субстанція*, яка забезпечує тонкі рухи (вона особливо розвинена у піаністів та ювелірів), залягають ядра III і IV пар черепно-мозкових нервів.

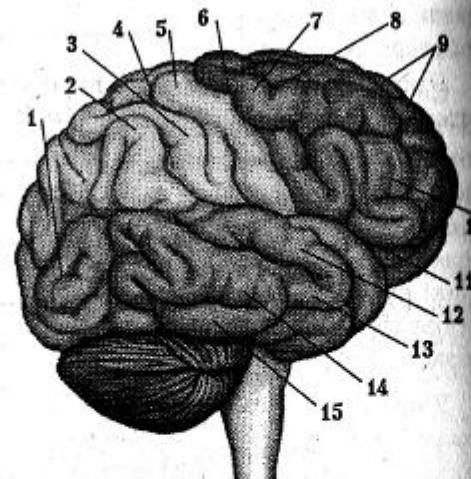
У проміжному мозку основними зонами є *таламус* і *гіпоталамус*, що містять безліч ядер. Ядра таламуса зв'язують провідні шляхи від розташованих нижче відділів мозку з точно певними ділянками кори великих півкуль. Крім того, тут відбувається обробка слухової та зорової інформації (яку таламус отримує від середнього мозку і направляє до кори). Ядра гіпоталамуса формують центри голоду та спраги, люті та страху, сну та неспання. Деякі ядра регулюють функцію залоз внутрішньої секреції (див. с. 429).

Передній мозок складається з двох *півкуль*, поєднаних між собою *мозолистим тілом*. Нервові волокна мозолистого тіла частково перехрещуються так, що права півкуля іннервує ліву половину тіла, а ліва — праву. Півкулі вкриті сірою речовиною, яка утворює *кору великих півкуль*, завтовшки лише 1,5–5 мм. Кора складається з тіл нейронів (блізько 20 млрд) та їх відростків.

Поверхня півкуль має *борозни* і *звивини*, які значно збільшують площу кори. Три найбільші борозни — *центральна*, *бічна* і *тім'яно-потилична* — ділять кожну півкуль на *лобову*, *тім'яну*, *потиличну* і *скроневу* частки. У *потиличній* частці розташована зорова зона, в якій відбувається кінцева обробка інформації від зорового аналізатора. У *скроневій* частці розташовані слухова,

у ссавців кора великих півкуль складається із шести шарів клітин, причому зовнішній шар (молекулярний) складається з дрібних нейронів та їх дендритів

Кора великих півкуль головного мозку: 1 – потилична частка, 2 – тім'яна частка, 3 – постцентральна звивина, 4 – задня центральна борозна, 5 – центральна звивина, 6 – центральна борозна, 7 – передцентральна звивина, 8 – передня центральна борозна, 9 – лобова звивина, 10 – лобовая частка, 11 – бічна борозна, 12 – верхня скронева звивина, 13 – скронева частка, 14, 15 – середня та нижня скроневі звивини



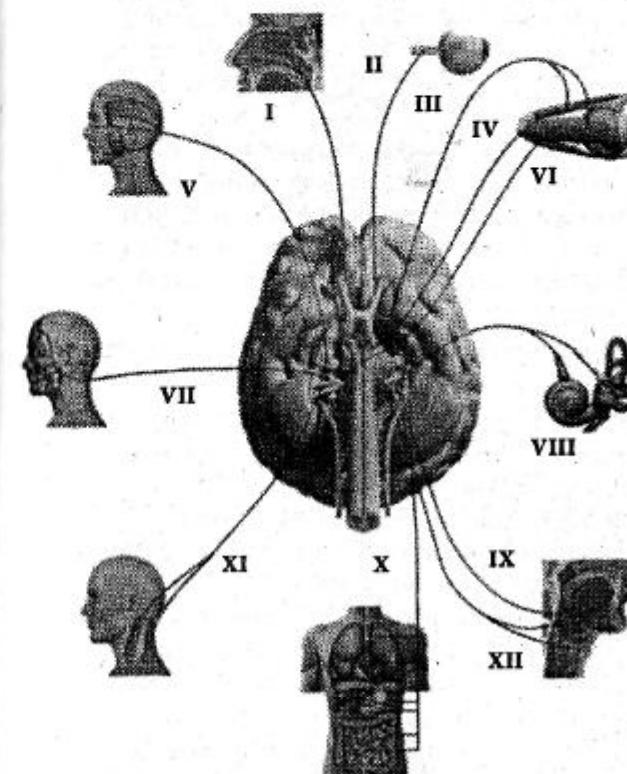
Кровопостачання головного мозку здійснюється правою і лівою внутрішніми сонними артеріями, які утворюють три пари мозкових артерій. З'єднуючись, мозкові артерії формують так зване артеріальне коло. Завдяки цьому у разі пошкодження однієї з артерій кровопостачання мозку не порушується.

Нюхова та смакова зони. У тім'япій частці розрізняють чутливу зону кори: тут відбувається обробка сигналів, які надходять від рецепторів шкіри (дотикова чутливість), больових і терморецепторів. У лобовій частці розташована рухова зона кори, в якій містяться рухові центри м'язів кінцівок, тулуба та голови. У лобовій частці зосереджені також зони мислення, пам'яті, рухові зони мовлення (усного та письмового). Зони та ділянки кори пов'язані між собою і постійно обмінюються інформацією. Такі зв'язки називають *асоціативними*.

Оболонки мозку. Спинний і головний мозок вкриті трьома оболонками. До зовнішньої поверхні головного та спинного мозку прилягає *м'яка (судинна) оболонка*. Вона повторює всі борозни та звивини, просякаючи разом із кровоносними судинами в речовину мозку. Ззовні від м'якої розташовується *павутинна оболонка*. Між ними є простір, заповнений спинномозковою (черепномозковою) рідиною. Зовнішньою є *твірда оболонка мозку*, яка зростається з окістям черепних кісток.

Периферійна нервова система (ПНС)

Представлена нервами та нервовими сплетеннями, що розташовані ззовні ЦНС.



Черепно-мозкові нерви: I – нюховий, II – зоровий, III – окоруховий, IV – блоковий, V – трійчастий, VI – відвідний, VII – лицьовий, VIII – переддверно-затичковий, IX – язикоглотковий, X – блукаючий, XI – додатковий, XII – під'язиковий

Дванадцять пар черепно-мозкових нервів відходять від стовбура головного мозку. Вони несуть як рухові, так і чутливі нервові волокна й іннервують органи чуттів, шкіру та м'язи лица, язика, ротову порожнину. *Блукаючий нерв* іннервує майже всі органи черевної та грудної порожнини.

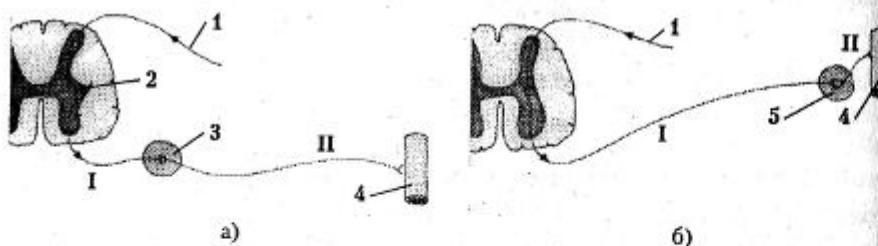
Тридцять одна пара спинномозкових нервів формується з передніх і задніх корінців

спинного мозку, які з'єднуються між собою в міжхребцевому отворі. Тому кожний нерв є змішаним і несе як рухові, так і чутливі волокна, які іннервують відповідні ділянки тіла. Нерви можуть з'єднуватися один з одним з утворенням *нервових сплетень* (шийне, поперекове).

Вегетативна нервова система

Вегетативна нервова система підрозділяється на *симпатичну* та *парасимпатичну*. Центри симпатичної системи розташовані в грудному відділі спинного мозку, парасимпатичної — у крижковому відділі спинного і в стовбуру головного мозку.

Симпатична та парасимпатична системи часто справляють протилежну дію на іннервуючі органи. Симпатична система збільшує частоту та силу серцевих скорочень, звужує просвіт кровоносних судин, уповільнює роботу шлунково-кишкового тракту. Парасимпатична зменшує частоту скорочень серця, збільшує просвіт судин, активує процеси травлення. Обидві системи стимулюють роботу слинних залоз. Більшість органів іннервуються як парасимпатичною, так і симпатичною системами.



Симпатична (а) та парасимпатична (б) рефлекторні дуги. I — аксон першого нейрона, II — аксон другого нейрона. 1 — аферентні (чутливі) нейрони, 2 — бічні роги грудного відділу спинного мозку, 3 — первовий ганглій симпатичної нервової системи, 4 — іннервуючий орган (наприклад кровоносна судина), 5 — первовий ганглій парасимпатичної нервової системи, розташований поблизу іннервуючого органа. Стрілками показане поширення нервового імпульсу

Рефлекторна дуга симпатичної системи. Імпульси від рецепторів внутрішніх органів надходять по чутливих нейронах у бічні роги грудного відділу спинного мозку. Тут відбувається переведення на нейрон I, аксон якого виходить через передні роги разом із руховими волокнами. Він утворює синапс з нейроном II, тіло якого міститься в симпатичному нервовому вузлі. Симпатичні вузли розташовані біля хребта й утворюють *симпатичний стовбур* (правий і лівий по різні боки хребта). Аксон нейрона II утворює синапс з клітинами органа, який іннервує. Медіатором виступає норадреналін.

Рефлекторна дуга парасимпатичної системи. Нервові вузли, в яких відбувається переведення з нейрона I на нейрон II, розташовані поблизу іннервованих органів. Тому аксон нейрона I парасимпатичної системи значно довший за такий же симпатичної. Медіатором виступає ацетилхолін.

АНАЛІЗATORI (СЕНСОРНІ СИСТЕМИ)

Поняття аналізатора було вперше запроваджене І. П. Павловим. Кожний аналізатор складається з трьох частин:

- 1) *периферійної* (рецепторної), яка сприймає сигнали зовнішнього середовища й переводить їх у нервові імпульси;
- 2) *провідникової* (проводного шляху), по якій імпульси надходять до відповідного нервового центру;
- 3) *центральної* (центру аналізатора в корі).

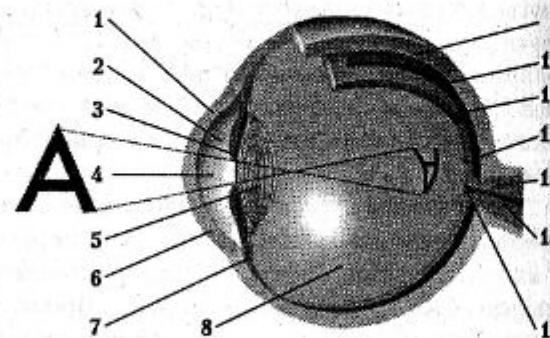
Зоровий аналізатор

Периферійна частина зорового аналізатора представлена *очним яблуком* і *допоміжним апаратом ока*.

Рефлекторна дуга вегетативної нервової системи складається щонайменше з трьох нейронів

Оче яблуко. Очне яблуко розташоване в за-глибині черепа — очній ямці. Воно вкрите трьома оболонками. Зовнішня оболонка — **білкова** — складається переважно з колагенових волокон і оберігає око від механічних ушкоджень. Спереду вона переходить у прозору **рогівку**.

Орган зору: 1 — задня камера, 2 — передня камера, 3 — райдужка, 4 — зіниця, 5 — кришталік, 6 — рогівка, 7 — війковий м'яз, 8 — склоподібне тіло, 9 — склера (задній відділ білкової оболонки), 10 — судинна оболонка, 11 — сітківка, 12 — жовта пляма, 13 — зоровий нерв, 14 — кровоносні судини, 15 — сліпа пляма



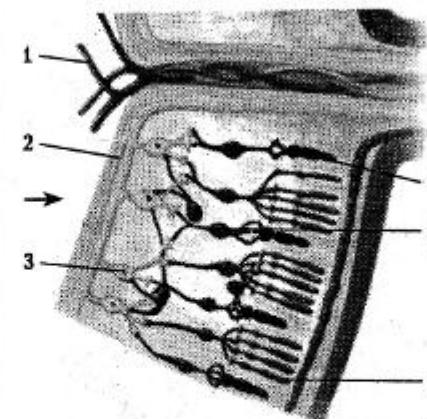
Під білковою розташована **судинна оболонка**, пронизана густою сіткою кровоносних судин. Спереду судинна оболонка переходить у **райдужку**, пігменти якої визначають колір очей. У центрі райдужки є отвір — **зіниця**. Діаметр зіниці змінюється рефлекторно залежно від яскравості освітлення. За зіницею розташований **кришталік** — прозора двоопукла лінза діаметром близько 9 мм. Зміна кривизни кришталіка — **акомодація** — досягається скороченням або розслабленням **війкового м'яза**.

Внутрішня оболонка — **сітківка** — вистеляє дно очного яблука. Сітківка містить **фоторецепторні клітини**, які сприймають світло (див. с. 420), і нейрони, які переводять світловий сигнал в електричні імпульси та формують зоровий нерв. Місце виходу із сітківки зорового нерва називають **сліпою плямою**, оскільки ця ділянка не містить фоторецепторних клітин. На відстані 4 мм від неї є **жовта пляма** — місце найкращого



Мікрофотографія сітківки: палички та колбочки

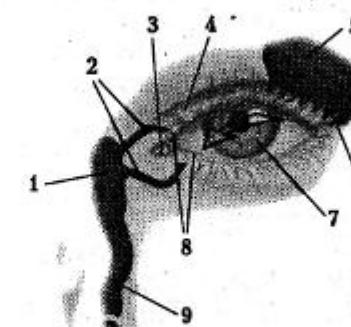
зору. Порожнина ока заповнена желеоподібною ма-сою — **склістим тілом**.



Сітківка: 1 — кровоносні судини, 2 — зоровий нерв, 3 — чутливі нейро-ни, 4 — колбочки, 5 — інтернейрони, 6 — палички. Стрілкою показаний на-прям світла

Допоміжний апарат ока. *Слізний апарат, око-рухові м'язи, повіки та вій складають допоміжний апарат ока.* Слізний апарат складається зі слізної залози, що розміщується в ямці лобової кістки й виробляє слізозу, і **носослізної протоки**, по якій надлишок слізози видаляється в носову порожнину. Сльоза зволожує поверхню ока, видаляє чужорідні тіла й містить бактерицидну речовину лізоцим.

Шість окорухових м'язів здійснюють різноманітні рухи очних яблук. Верхня та нижня повіки захищають око від різних впливів.



Допоміжний апарат ока: 1 — слізний мішок, 2 — слізні канальці, 3 — слізне озеро, 4 — повіки, 5 — слізна зало-за, 6 — вій, 7 — райдужна оболонка, 8 — отвори слізних канальців, 9 — но-сослізний канал

Внутрішня поверхня повік вистелена оболонкою — кон'юнктивою. По краях повік розташовуються вій, які виконують захисну функцію.

Сприйняття світла. Людське око здатне сприймати світло з довжиною хвилі 400–750 нм. Проходячи через кришталік, промені заломлюються, формуючи на сітківці зменшене перевернене зображення. Ми сприймаємо світ не «догори ногами», оскільки головний мозок обробляє і трансформує інформацію з сітківки. Сітківка містить два види фотопрепторів: палички (120 млн) та колбочки (6–7 млн). Палички відповідають за сутінковий зір, вони чутливіші до світла, але сприймають чорно-біле зображення. Колбочки відповідають за кольоровий зір. Виявлено три типи колбочок: перші сприймають синій колір, другі — зелений, треті — червоний. Усе різноманіття кольорів, які розрізняє людське око, формується внаслідок поєднання цих трьох основних. Колбочки зосереджені в центральній зоні сітківки, а палички — на периферії. У жовтій плямі вони взагалі відсутні.

Розглянемо процес перетворення світлового імпульсу на електричний. У паличках міститься пігмент *родопсин*, який становить собою комплекс білка з вітаміном А. У разі потрапляння кванта світла на молекулу родопсину відбувається її руйнування. У цьому випадку виникає імпульс, що підсилюється нейроном, який утворює синапс з кожною клітиною-паличкою. Колбочки містять інший пігмент — *йодопсин*. Він також руйнується під дією світла певної довжини хвилі. Що яскравіше світло, то більша кількість пігменту руйнується й відповідно більше імпульсів надходить у головний мозок. Після припинення дії світла родопсин і йодопсин відновлюються протягом декількох хвилин.

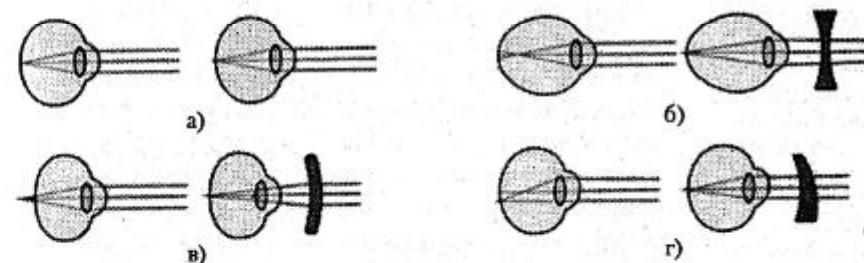
Провідникова частина зорового аналізатора. Нейрони від колбочок і паличок (іхні аксони)

Значна частина вад ока у фокусуванні, контрасті, полі зору компенсуються первовою системою. Око постійно здійснює складні рухи (сакади), які дозволяють йому спроектувати кожну точку даного предмета в зону жовтої плями, де зображення найчіткіше

кожного ока формують *зорові нерви*, які є провідниковою частиною зорового аналізатора. На нижній поверхні мозку вони утворюють частковий *перехрест*, тож частина інформації від правого ока надходить у ліву півкулю, і навпаки. Крім того, первинна обробка зорових сигналів відбувається в середньому (верхні горбики чотиригорбикового тіла) і проміжному мозку.

Кірковий центр зорового аналізатора. Потична частка кори великих півкуль — кірковий центр зорового аналізатора. Тут здійснюється найповніша й остаточна обробка зорової інформації, порівняння її з інформацією від інших органів чуття.

Порушення зору. У разі *короткозорості* зображення фокусується перед сітківкою і людина відразу бачить тільки близько розташовані предмети. У разі *далекозорості* фокусування зображення відбувається за сітківкою, тож предмети, розташовані поблизу, стають розплівчастими. У першому випадку для корекції використовуються окуляри з двовігнутими лінзами, у другому — з двоопуклими.



Порушення зору: а) нормальний зір (зображення фокусується на сітківці, корекція не потрібна), б) короткозорість (зображення фокусується перед сітківкою, корекція увігнутою лінзою), в) далекозорість (зображення фокусується за сітківкою, корекція опуклою лінзою), г) астигматизм (зображення не фокусується через деформацію рогівки, корекція лінзою спеціальної форми)

Порушення кольорового зору, що об'єднуються під назвою «**далтонізм**», найчастіше пов'язані з вродженими аномаліями фоторецепторних клітин.

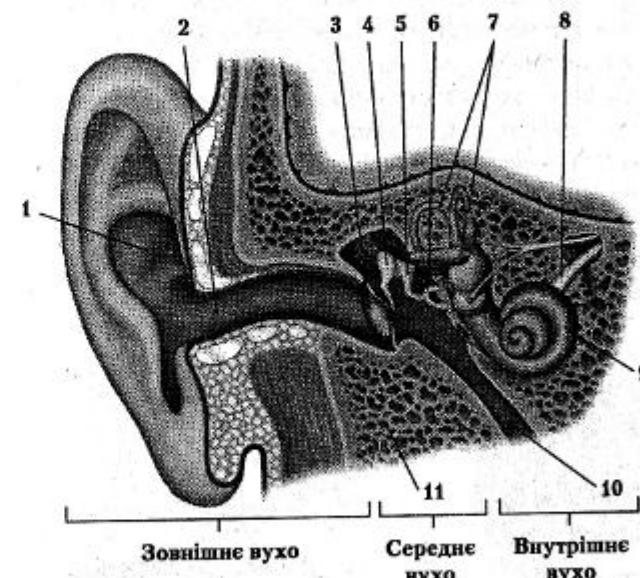
Гігієна зору. Під час читання або письма освітлення має бути яскравим і розташовуватися ліворуч (для лівші — праворуч). Відстань між очима і книгою, зошитом або монітором комп'ютера не повинна бути меншою за 35—40 см. Телевізор не рекомендується дивитися з відстані меншої за два метри. У разі тривалого навантаження очам необхідний десятихвилинний відпочинок не рідше ніж один раз на дві години. Під час відпочинку краще зробити вправи для очей, дивлячись по черзі (протягом 5 с) на близько розташовані та далеко розташовані предмети.

Слуховий аналізатор

У людини органи слуху та рівноваги об'єднані в складну систему. Периферійною частиною слухового аналізатора є **вухо**, яке поділяється на **зовнішнє**, **середнє** та **внутрішнє**, провідникою частиною — **слуховий нерв**, центральною — слухова зона тім'яної частки кори великих півкуль.

Зовнішнє вухо включає **вушну раковину** та **зовнішній слуховий прохід**. Вушна раковина утворена хрящовою тканиною. За допомогою раковини поліпшується сприйняття звуку, проте у людини вона нерухома й частково втратила своє значення. Зовнішній слуховий прохід має S-подібну форму й довжину 30—35 мм. У стінці проходу є безліч **сальних залоз**, які виділяють **вушну сірку**. Остання виконує захисну функцію, оскільки містить бактерицидну речовину — **лізоцим**, але надмірне її накопичення (сірчані пробки) погіршує гостроту слуху. Прохід закінчується **барабанною перетинкою**, яка відокремлює зовнішнє

вухо від середнього. Барабанна перетинка пружна, оскільки складається з колагенових волокон і має товщину лише 0,1 мм.

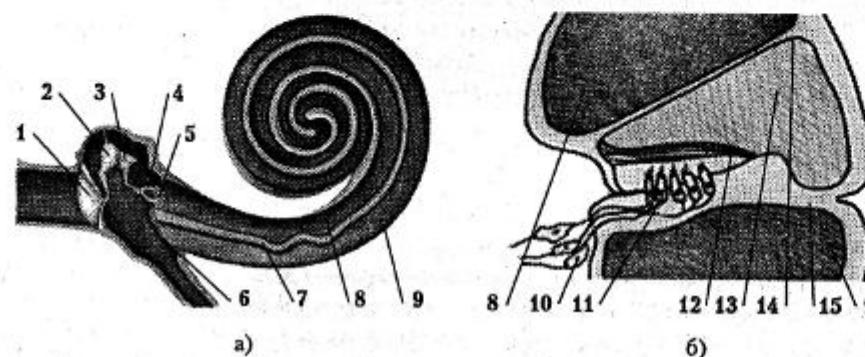


Орган слуху:
 1 — вушна раковина, 2 — зовнішній слуховий прохід, 3 — барабанна перетинка, 4 — молоточок, 5 — коваделко, 6 — стремінце, 7 — півковолові канали, 8 — слуховий нерв, 9 — завитка, 10 — слухова труба, 11 — скроневі кістки

Середнє вухо представлене **барабанною порожниною**, заповненою повітрям. У ній розташовані **слухові кісточки** — **молоточок**, **коваделко**, **стремінце**, зчленовані між собою за допомогою суглобів. Молоточок зростається з барабанною перетинкою і передає її коливання на коваделко, а те — на стремінце. Стремінце торкається перегородки **овального вікна** внутрішнього вуха. Середнє вухо з'єднується з носоглоткою за допомогою **слухових (естахієвих) труб**. Завдяки цьому тиск у порожнині середнього вуха врівноважується з атмосферним.

Внутрішнє вухо утворене **півковоловими каналами** (належать до вестибулярного апарату) і **завиткою** (до органа слуху). Завитка становить собою спіральний закручений канал, який розміщується в лабіринті скроневої кістки й повторює його

форму. Канал завитки розділений поздовжніми перегородками на три частини, заповнені рідиною, — *ендолімфою*. У середній частині каналу є основна мембрана з розташованими на ній *волосковими (рецепторними) клітинами*. Кожна волоскова клітина несе на своїй поверхні безліч волосків різної довжини. Волоски стикаються з *покривною мембрanoю*, яка нависає над ними. Обидві мембрани й рецепторні клітини складають *кортий орган*. До кожної волоскової клітини підходить нервове волокно слухового нерва. Тут відбувається перетворення звукового сигналу на електричний імпульс.



Механізм сприймання звукових сигналів: а) середнє вухо і завитка; б) кортий орган; 1 – барабанна перетинка, 2 – молоточок, 3 – коваделко, 4 – стремінце, 5 – овальне вікно, 6 – кругле вікно, 7 – спіральний орган, 8 – верхній канал, 9 – нижній канал, 10 – гідроні слухового нерва, 11 – волоскові (рецепторні) клітини, 12 – покривна мембрана, 13 – середній канал завитки (спіральний орган), 14 – переддверна мембрана, 15 – основна мембра

Механізм сприймання звукових сигналів. Звукові коливання викликають вібрацію барабанної перетинки, яка передається по слухових кісточках на овальне вікно завитки. Тут відбувається посилення сигналу за рахунок пружності зчленування кісток і різниці в діаметрі барабанної перетинки та перетинки овального вікна. Далі

енергія коливань перетинки овального вікна приводить у рух ендолімфу завитки. Це стає можливим завдяки тому, що завитка сполучається з порожниною середнього вуха ще через *кругле вікно*; інакше всілякі коливання ендолімфи були б неможливі через малу стисливість рідини. Рух ендолімфи викликає вібрацію покривної мембрани та волосків рецепторних клітин, що спричиняє виникнення електричних імпульсів у нейронах слухового нерва. Коливання волосків виникає лише в ділянках, де покривна мембра вібрує з максимальною амплітудою. У свою чергу, ділянка максимальної амплітуди визначається частотою звукових сигналів. Людське вухо сприймає звуки з частотою коливань від 16 до 20 000 Гц.

Електричні імпульси надходять по слуховому нерву в тім'яну частку кори великих півкуль, де відбувається обробка та дешифрування інформації.

Навіть люди з патологіями зовнішнього і середнього вуха здатні сприймати звуки. Це відбувається завдяки кістковій провідності, коли звукові коливання досягають волоскових клітин через вібрацію кісток черепа. З цієї ж причини власний голос, записаний на магнітофон, здається невідомим, оскільки під час живого мовлення частина енергії передається у вухо по кістках, змінюючи частотні характеристики голосу.

Гігієна слуху. Тривалі коливання барабанної перетинки з великою амплітудою призводять до її розтягування і втрати пружності, а отже, й до погіршення слуху. Встановлено, що дія звуку силою 80 дебібел (ДБ) більше за 40 хвилин є небезпечною. Справжнім лихом для молоді кінця ХХ ст. стало щоденне слухання плеєра. Звуки в навушниках мають вищу частоту й генеруються в безпосередній близькості від барабанної

перетинки. Це призводить до дуже швидкого послаблення слуху. Ще одним чинником ризику є шум, який постійно оточує людей, що живуть у великих містах.

Орган рівноваги (вестибулярний апарат)

Периферійною частиною вестибулярного апарату є три *півковові канали*, орієнтовані у взаємно перпендикулярних площинах, і два *мішечки* — *овальний* і *круглий*. Канали та мішечки розташовані у внутрішньому вусі. Півковові канали заповнені *ендолімфою*. На їхній внутрішній поверхні розміщені *рецепторні клітини*, які мають волоски, обернені в порожнину каналів. Повороти, нахили й обертання голови приводять до руху ендолімфи та згинання волосків рецепторних клітин. Тут механічна енергія переходить в електричні імпульси, що поширяються по *вестибулярному нерву*. У мішечках також містяться волоскові клітини, однак вони занурені в драглисну масу, яка містить безліч кристалів кальцій бікарбонату — *отолітів*. За зміни положення тіла в просторі під дією гравітаційних сил отоліти переміщаються в драглисій масі й подразнюють волоски клітин, що приводить до виникнення електричних імпульсів. Таким чином, півковові канали реагують на повороти й обертання голови, а мішечки — на положення тіла в просторі.

Імпульси від волоскових клітин надходять по вестибулярному нерву через довгастий мозок у тім'яну та скроневу частки кори великих півкуль, а також у мозочок. Тут сигнали обробляються, причому нервова система порівнює їх з інформацією від шийних м'язів, інших органів чуття.

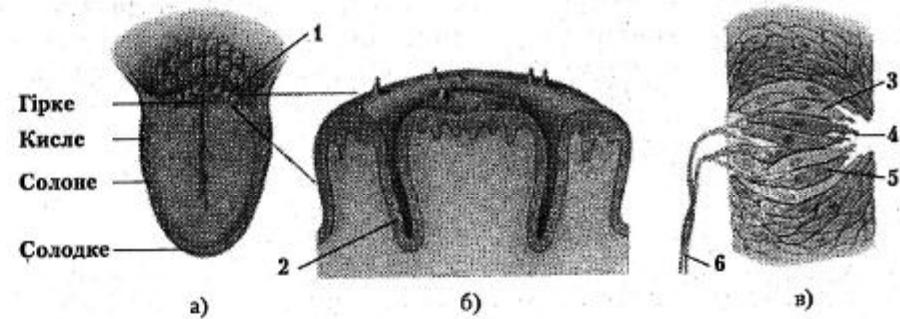


Орган рівноваги: 1 — півковові канали, 2 — нерв, 3 — овальний мішечок, 4 — круглий мішечок

Смаковий аналізатор

Смакові клітини розташовані у людини в *сосочках язика*, де вони утворюють *смакові цибулини*. Кожний сосочек містить декілька або багато смакових цибулин, а загальна їх кількість сягає декількох тисяч. Смакові клітини мають *мікроворсинки*, що сполучаються із зовнішнім середовищем через пору смакової цибулини. Смакові клітини утворюють синапси з нейронами VII і XI пар черепно-мозкових нервів. Молекули речовин, які опиняються в ротовій порожнині, розчиняються в слизі, секреті залоз язика, потрапляють у смакову цибулину, де контактиують з мікроворсинками смакових клітин. Це приводить до виникнення електричного імпульсу. Сигнали від смакових клітин надходять по вказаних нервах у довгастий мозок, а далі — у тім'яну частку кори великих півкуль.

Окрім смакових клітин, до складу смакової цибулини входять опорні клітини, які виконують механічну функцію



Орган смаку: а) язик, б) смаковий сосочек, в) смакова цибулина; 1 — смаковий сосочек, 2 — смакова цибулина, 3 — опорні клітини, 4 — смакова пора, 5 — рецепторні клітини з мікроворсинками, 6 — нерв

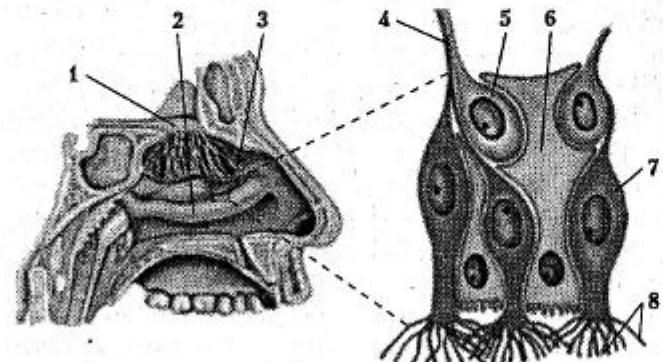
Людина розрізняє чотири основні смакові якості: солодке, кисле, горке, солоне. Відчуття солодкого сприймається рецепторами на кінчику язика, горкого — біля кореня, кислого та солоного — з боків.

Нюховий аналізатор

Нюхові клітини розташовані в слизовій оболонці носової порожнини (див. с. 480). Вони мають **війки**, спрямовані в порожнину. Пахучі речовини, що приносяться повітрям, яке вдихається, вступають у контакт з їхньою мембраною. Тип запаху визначається просторовою структурою

Загальна кількість нюхових клітин у носової порожнині людини близько 40 млн, у німецької вівчарки 220 млн

Орган нюху:
1 – нюховий нерв,
2 – носова порожнina, 3 – слизова оболонка,
4 – аксон, 5 – базальна клітина,
6 – підтримуюча клітина, 7 – нюхові клітини,
8 – війки



молекули речовини. Під час контакту молекули з мембраною **нюхової** клітини виникає нервовий імпульс, який по **нюховому нерву** надходить у **нюхові цибулини** й далі в кору великих півкуль.

ЕНДОКРИННА СИСТЕМА

Ендокринну систему складають залози **внутрішньої секреції** (ендокринні залози) й **ендокринна частина залоз змішаної секреції**. До залоз внутрішньої секреції відносять **гіпофіз**, **щитоподібну залозу**, **надниркові залози***, а до залоз змішаної

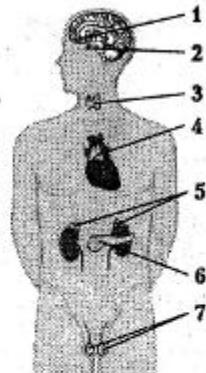
Останнім часом до ендокринних залоз відносять тимус. Він продукує гормоноподібні речовини (тимолін, тимопоетін та ін.), що впливають на активність імунної системи.

секреції – підшлункову та статеві залози, оскільки вони мають як ендокринну, так і екзокринну частини.

На відміну від нервової системи, що забезпечує швидкий і точний контроль роботи внутрішніх органів, ендокринна система регулює тривалі процеси, які не вимагають швидкої корекції – обмін речовин, ріст, вагітність, статеве дозрівання. Функції обох систем тісно пов'язані й узгоджені.

Гормони – речовини, які регулюють активність процесів життедіяльності, виділяються ендокринними залозами в кров. За хімічною структурою гормони можуть бути білками (інсулін, адено-кортиcotропний гормон), похідними амінокислот (адреналін, тироксин), ліпідами (статеві гормони, глюкокортикоїди). Гормони мають деякі специфічні особливості.

- 1) Вони діють через хвилини або навіть години після потрапляння в кров, тобто у десятки разів повільніше, ніж нервова система.
- 2) Гормони діють специфічно, на точно певний тип обмінних процесів, або на певну групу клітин або тканин.
- 3) Вони здатні виявляти свій ефект уже в дуже низьких концентраціях.



Ендокринні залози: 1 – гіпоталамус, 2 – гіпофіз, 3 – щитоподібна та прищітоподібна залози, 4 – вилочкова залоза (тимус), 5 – надниркові залози, 6 – підшлункова залоза, 7 – статеві залози

Гіпофіз і гіпоталамус

Гіпофіз – невелика залоза масою 0,3–0,5 г, розташована біля основи мозку під **гіпоталамусом**. Гіпоталамус і гіпофіз мають спільну систему кровообігу. Гіпоталамус виробляє **нейрогормони**, які надходять у кров і контролюють роботу гіпофіза. На рівні гіпоталамуса та гіпофіза здійснюється взаємодія нервової та ендокринної систем.

Гіпоталамус і гіпофіз: 1 — гіпоталамус, 2 — нейросекреторні клітини, 3 — ніжка гіпофіза, 4 — сітка капілярів, по яких здійснюється взаємодія гіпофіза та гіпоталамуса, 5 — задня частка гіпофіза, 6 — передня частка гіпофіза

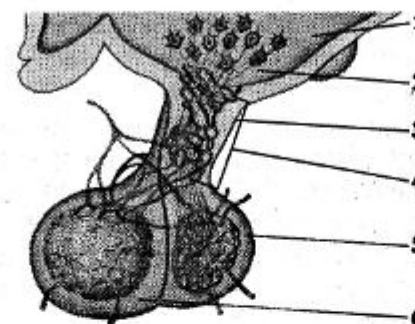


Гіант і карлик

Гіпофіз складається з двох часток. Передня частка продукує гормони, які контролюють роботу інших ендокринних залоз і обмінні процеси. Так, *тиреотропний гормон* (ТТГ) стимулює роботу щитоподібної залози, *адренокортикотропний* (АКТГ) — кори надниркових залоз, а *соматотропний гормон* (СТГ) активує ріст тіла, впливає на обмін білків, ліпідів і вуглеводів. У разі недостатності СТГ в дитячому віці ріст організму сповільнюється (карликівість), а у разі його надлишку людина росте до 230 см і більше (гіантізм). Задня частка гіпофіза не продукує гормони. Вона накопичує два гормони — *окситоцин* і *вазопресин*, які виробляються в гіпоталамусі й доставляються до неї з потоком крові. Перший стимулює скорочення матки під час вагітності, а другий збільшує всмоктування води в нирках (див. с. 489).

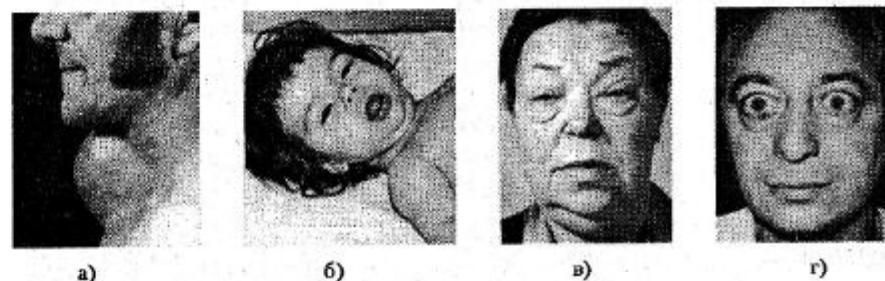
Щитоподібна залоза

Щитоподібна залоза складається з двох симетричних часток, сполучених перешийком. Вона розташована на передній поверхні трахеї під щитоподібним хрящем. Клітини залози зібрани в пухирці — *фолікули*, які продукують декілька гормонів, найактивнішим з яких є *тироксин*. Тироксин утворюється з амінокислоти тирози-



ну і містить атоми Йоду. Гормон впливає на обмінні процеси, ріст нервової тканини. За недостатності тироксіну в дитячому віці відбувається *кретинізм*. За його недостатності у дорослих порушується обмін білків і вуглеводів, щитоподібна залоза збільшується в розмірах.

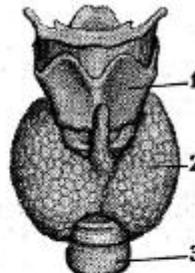
Кількість гормону, що виробляється, залежить від кількості йоду, який надходить в організм з їжею. В Україні до дефіцитних на йод районів належать Карпати та Полісся. У цих районах харчову сіль необхідно йодувати. Проте надмірне надходження йоду також небезпечне, оскільки призводить до гіперфункції щитоподібної залози (*гіпертиреоз, базедова хвороба*). У цьому випадку відбувається схуднення, прискорене серцебиття, з'являються первозність і швидка стомлюваність.



Хвороби, зумовлені порушеннями вироблення гормонів щитоподібної залози:
а) зоб, б) кретинізм, в) мікседема, г) базедова хвороба

Надниркові залози

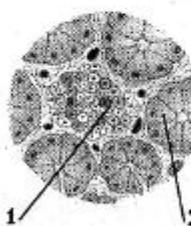
Надниркові залози — невеликі залози, розташовані по верхніх краях нирок. У надниркових залозах розрізняють *кіркову* і *мозкову речовину*. У кірковій речовині виробляються *мінералокортикоїди*, що впливають на мінеральний обмін (див. с. 489), *глюкокортикоїди*, що впливають на



Щитоподібна залоза: 1 — щитоподібний хрящ, 2 — щитоподібна залоза, 3 — трахея



Надниркові залози: 1 – кірковий шар, 2 – мозковий шар, 3 – нирка



Пістологічна будова підшлункової залози:
1 – острівець Лангерганса, 2 – клітини, що продукують травні ферменти

обмін вуглеводів, і, в невеликих кількостях, *статеві гормони*. Мозкову речовину надниркових залоз людини виробляє *адреналін*. Адреналін викликає звуження судин шкіри, шлунково-кишкового тракту й розширення судин скелетних м'язів і серця. Він активує утворення глюкози в печінці та м'язах. Виділяючись внаслідок стресу, адреналін за дуже короткий термін готовить організм до захисту.

Підшлункова залоза

Ендокринна тканина підшлункової залози представлена *острівцями Лангерганса*. Так звані β -*клітини* острівців виробляють гормон *інсулін*, α -*клітини* – *глюкагон*. Інсулін забезпечує транспорт глюкози з крові в клітини організму; глюкагон, навпаки, стимулює вихід глюкози й підвищення її вмісту в крові. У разі недостатності інсуліну розвивається *циукровий діабет*, за якого вміст глюкози в крові після вживання їжі надзвичайно високий, але вона не може потрапити в клітини. Особливо страждають унаслідок цього нейрони головного мозку, оскільки для них глюкоза є основним джерелом енергії. Якщо хворій на діабет людині не ввести інсулін, у неї починається діабетична кома, за якої активність нейронів головного мозку різко знижується, що може привести до смерті.

Статеві залози

Ендокринна тканина чоловічих статевих залоз – *сім'янників* – продукує статеві гормони – *андрогени*, одним з яких є тестостерон. Тестостерон відповідає за розвиток і підтримку чоловічих статевих ознак. Жіночі статеві залози – *яєчники* – виробляють *естрогени* (естрадіол, прогестерон). Естраген контролює розвиток жіночих статевих ознак.

Ендокринні залози, гормони та їх основні ефекти

Залоза	Гормон	Фізіологічна дія
Передня частина гіпофіза	Соматотропний гормон (СТГ)	Регулює ріст кісток і тканин організму. Впливає на білковий, ліпідний (підвищує концентрацію ліпідів у крові) та вуглеводний обміни
	Фолікулостимулюючий гормон (ФСГ)	Стимулює ріст і розвиток фолікулів яєчника і сім'явивідних канальців сім'янників
	Лютейнізуючий гормон (ЛГ)	Регулює продукцію прогестерону яєчником і тестостерону сім'янниками (див. с. 500)
	Пролактін (ПЛ)	Підтримує секрецію естрогену яєчниками, стимулює утворення молока в молочних залозах, регулює материнський інстинкт
	Адренокортикотропний гормон (АКТГ)	Стимулює ріст кори надниркових залоз і утворення в них гормонів
	Тиреотропний гормон (ТТГ)	Стимулює ріст щитоподібної залози і продукцію нею гормонів
Задня частина гіпофіза	Не продукує гормони. Накопичує окситоцин і вазопрессин.	Окситоцин стимулює скорочення м'язів матки під час пологів і секрецію молока Вазопрессин стимулює скорочення гладеньких м'язів, активує всмоктування води в нирках
Щитоподібна залоза	Тироксин	Регулює інтенсивність обміну речовин, розвиток нервової системи
Паращитоподібна залоза	Паратгормон	Регулює концентрацію кальцію і фосфору в крові та тканинній рідині

Закінчення таблиці

Залоза	Гормон	Фізіологічна дія
Острівці підшлункової залози	Інсулін (β-клітини)	Знижує концентрацію глюкози в крові, збільшує використання глюкози м'язами, збільшує запаси глікогену
	Глюкагон (α-клітини)	Стимулює перетворення глікогену печінки на глюкозу та її транспорт у кров
Мозкова речовина надниркових залоз	Адреналін	Зменшує просвіт судин шкіри, травного тракту, прискорює частоту серцевих скорочень, розширяє судини м'язів і серця, стимулює розщеплення глюкози
	Незначна кількість норадреналіну	Зменшує просвіт судин, прискорює частоту серцевих скорочень
Кіркова речовина надниркових залоз	Глюкокортикоїди (кортизон)	Регулює вуглеводний, білковий і ліпідний обмін
	Мінералокортикоїди (альдостерон)	Впливає на обмін натрію і калію, на всмоктування води
Інтерстиціальні клітини сім'янників	Тестостерон	Стимулює розвиток і збереження чоловічих статевих ознак
Клітини фолікулів яєчника	Естрадіол	Стимулює розвиток і збереження жіночих статевих ознак
Жовте тіло яєчника	Прогестерон	Спільно з естрадіолом регулює менструальний цикл, імплантацию зародка в стінку матки, стимулює розвиток молочних залоз в останні місяці вагітності (див. с. 500)
Плацента	Хоріонічний гонадотропін	Сприяє разом з іншими гормонами збереженню вагітності

ТРАВНА СИСТЕМА

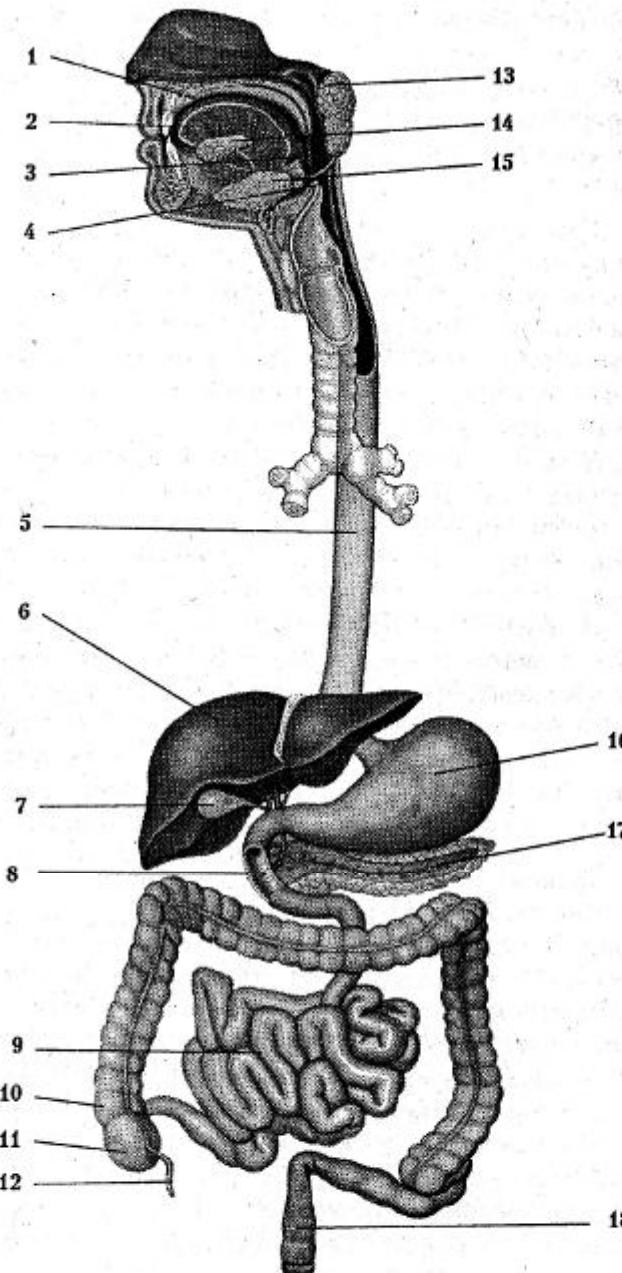
Процес надходження в організм речовин, що забезпечують його життедіяльність, називається **живленням**. До таких речовин належать білки, жири, вуглеводи, мінеральні солі, вітаміни та вода.

У шлунково-кишковому тракті відбувається механічна та хімічна обробка їжі, внаслідок чого складні органічні молекули розщеплюються до мономерів (білки до амінокислот, вуглеводи – до моносахаридів, жири – до гліцерину та жирних кислот), а потім усмоктуються крізь стінку травного тракту в кров. Цей процес називається **травленням**.

Механічна обробка їжі полягає в її змочуванні, подрібненні та перетиренні. Хімічна обробка здійснюється специфічними білками травної системи – травними **ферментами**. Ферменти, що беруть участь у розщепленні білків, називаються **протеолітичними**, жирів – **ліполітичними**, вуглеводів – **амілолітичними**.

Органи травлення

Травний канал становить собою порожнисту трубку, в якій відбувається травлення, всмоктування їжі й видалення неперетравлених залишків. Травний канал складається з трьох шарів. Зовнішня оболонка – **серозна** – представлена пухкою сполучною тканиною. Середня – **м'язова** – утворена поздовжніми та кільцевими шарами м'язів (у ротовій порожнині, верхній третині стравоходу та кінцевому відділі прямої кишки – поперечноні смугасті, в інших відділах – гладенькі). Внутрішня поверхня – **слизова оболонка** – вистелена епітелієм. У слизовій оболонці міститься безліч залоз, які виділяють **травні соки** та **слиз**.

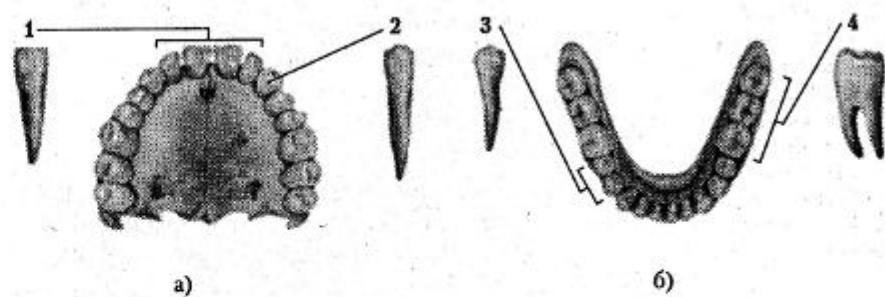


Травний канал включає відділи: **ротова порожнина, глотка, стравохід, шлунок, тонкий і товстий кишечник**, що закінчується **прямою кишкою з анальним отвором**. Поза каналом містяться **слинні залози, підшлункова залоза та печінка**.

Травлення в ротовій порожнині. Ротова порожнина починається **ротовою щілиною**, обмежованою **губами**. Верхньою стінкою ротової порожнини є **піднебіння** (м'яке та тверде), бічними – **щоки**, а нижньою – **м'язи**, на яких лежить **язик**. У ротовій порожнині розташовані зуби, туди відкриваються протоки **слинних залоз**.

Язык бере участь у перемішуванні їжі, формуванні харчової грудки. На ньому є смакові сосочки, клітини яких розпізнають смак їжі (див. малюнок на с. 427). У слизовій оболонці язика містяться дрібні слинні залози.

Зуби розташовані на верхній і нижній **щелепах**. У перші роки життя у людини функціонують **молочні зуби**, що не мають коренів, які у віці 7–12 років замінюються на **постійні**; 32 постійні зуби представлені **різцями, іклами та кутніми** (великими та малими). Зуби різної форми виконують різні функції: різці – розрізають, ікла – розривають, малі кутні – подрібнюють,



Зуби: а) верхня щелепа, б) нижня щелепа: 1 – різці; 2 – ікла; 3 – малі кутні (премоляри); 4 – великі кутні (моляри)

великі кутні — перетирають їжу. Кількість зубів різних типів описується *зубною формулою* (верхні цифри вказують число зубів на верхній щелепі, цифри під рискою — на нижній):

$$\frac{3212|2123}{3212|2123} \text{ або } 2\frac{3m \cdot 2pm \cdot 1c \cdot 2i}{3m \cdot 2pm \cdot 1c \cdot 2i}$$

де *m* — великі кутні (моляри), *pm* — малі кутні (премоляри), *c* — ікла, *i* — різці.

У зубі виділяють *коронку, шийку та корінь*. Речовина зуба складається з *дентину, емалі та цементу*. Дентин утворює основну масу зуба. Коронка ззовні вкрита емаллю, а корінь — цементом. Усередині зуба є порожнина — *пульпа*, в яку проходять нерви та судини.

Зваження їжі та її хімічна обробка здійснюються *слинними залозами*. Є три пари великих слинних залоз — *привушні, піднижньошлепні, під'язикові* та безліч дрібних (губні, щокові, піднебінні, язичні). Слина містить багато білка *муцину*, який надає їй в'язкості та слизистості, що важливо для збереження зубів. Слина очищає порожнину рота та має бактерицидну дію завдяки наявності в ній білка *лізоциму*, який руйнує клітинні стінки бактерій і приводить до їх загибелі. У слині міститься фермент *амілаза*, що здійснює розщеплення полісахаридів, і певна кількість *ліпази*, яка розщеплює жири. Ці ферменти активні в слабколужному середовищі (рН слизини 7,5), а у разі потрапляння в кисле середовище шлунка інактивуються.

Процес сливовиділення посилюється внаслідок подразнення ротової порожнини смаковими подразниками, носової порожнини — нюховими, завдяки вродженим безумовним сливовидільним рефлексам. Вигляд харчових речовин, а також звуки, пов'язані з їх появою, викликають набуті умовні сливовидільні рефлекси.



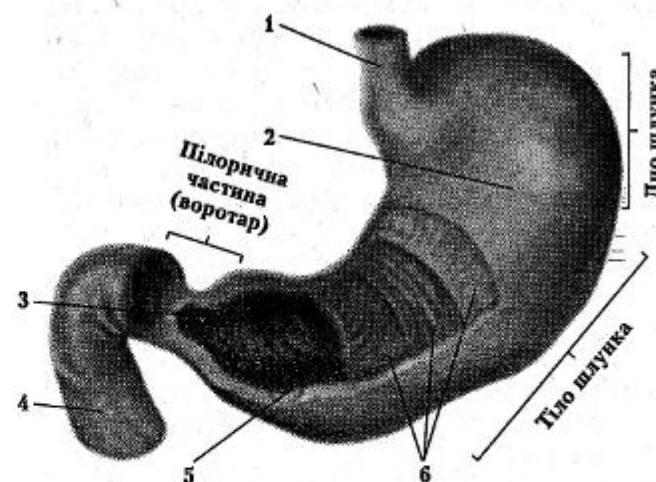
Будова зуба:

- 1 — ясна,
- 2 — емаль,
- 3 — пульпа,
- 4 — дентин,
- 5 — цемент,
- 6 — артерія,
- 7 — нерв,
- 8 — вена

Таким чином, у ротовій порожнині відбувається визначення якості їжі, її механічна обробка, формування харчової грудки, а також початкові етапи розщеплення вуглеводів і ліпідів.

Ковтання. Харчова грудка, що утворилася, за допомогою язика проштовхується до глотки. Подразнення рецепторів, розташованих на корені язика, рефлекторно викликає скорочення м'язів, що беруть участь в акті ковтання, і грудка їжі надходить спочатку в глотку, а потім у *стрavoхід*. Водночас *надгортаний хрящ* опускається, закриваючи вхід у горгань, а *м'яке піднебіння* піднімається, перегороджуючи шлях до носоглотки. Тому харчова грудка, що підштовхується коренем язика, може потрапити тільки в *стрavoхід* — м'язову трубку завдовжки близько 25 см. Рух їжі по стравоходу здійснюється завдяки хвилеподібним скороченням його м'язів. Тверда їжа досягає шлунка через 4–6 с.

Травлення в шлунку. *Шлунок* — це мішкоподібне розширення травного каналу, що має вигнуту форму та об'єм (від 1,5 до 3 л). Об'єм



Шлунок:
 1 — стравохід, — серозна оболонка, 3 — пілоричний сфинктер, 4 — дванадцятипалі киші, 5 — складчаста слизова оболонка, 6 — шари косих, кругових і поздовжніх м'язів



Іван Петрович Павлов (1849–1936) – російський фізіолог, академік, основоположник учнів про травлення. Розробив оригінальні методи вивчення травних процесів, дав до кладну характеристику роботи шлунково-кишкового тракту під час вживання різних видів їжі, розкрив особливості секреторного процесу й визначив основні фізіологічні механізми його регуляції. За роботи з фізіології травлення Павлову в 1904 р. була присуджена Нобелівська премія.

шлунка може змінюватися через складчастість його стінок. М'язова оболонка шлунка складається з трьох шарів м'язів – *поздовжніх, кругових і косих*. У слизовій оболонці містяться залози (блізько 14 млн), які виділяють різні компоненти *шлункового соку*. Між шлунком і наступним відділом травного каналу розташований *тілоричний сфинктер*, утворений кільцевими м'язами.

Функції шлунка:

- 1) *травна* – механічна обробка їжі за рахунок скорочень шлункової стінки, розщеплювання білків до пептидів і всмоктування деякої кількості води та вітаміну B_{12} ;
- 2) *захисна* – низьке значення pH перешкоджає потраплянню хвороботворних мікроорганізмів у кишечник;
- 3) *транспортна* – оброблений у шлунку *хімус* – напіврідка маса, що складається з частково перетравленої їжі, порціями транспортується в тонкий кишечник.

Склад шлункового соку. Їжа перебуває в шлунку від чотирьох до шести годин. Упродовж цього часу вона переміщується і піддається дії шлункового соку. До складу шлункового соку входять: хлоридна кислота (HCl); травні ферменти (*пепсин*); слиз. Пепсин розщеплює білки до пептидів. Він виділяється шлунковими залозами в неактивній формі (*пепсиген*); активація ферменту здійснюється хлоридною кислотою. Хлоридна кислота виконує такі функції:

- 1) активує пепсин і забезпечує його функцію;
- 2) знищує мікроорганізми, що потрапили до шлунка;
- 3) денатурує білки (під дією HCl їхні молекули ніби розгортаються і стають доступні дії пепсина).

Слиз, який у значній кількості виділяється шлунковими залозами, обволікає слизову оболонку й оберігає її від дії хлоридної кислоти.

Крім перетравлених компонентів, клітини шлунка виділяють особливу речовину – *внутрішній чинник Касла*, необхідний для всмоктування вітаміну B_{12} . Деякі шлункові залози продукують гормон *гастрин*, який активує скорочення м'язів шлунка та прискорює транспорт хімусу в тонкий кишечник. У шлунку грудних дітей виробляється фермент *хімозин*, який звурдує білки молока. З літами, коли кислотність шлунка підвищується, фермент втрачає свою активність і у більшості дорослих не виділяється.

Регуляція травлення в шлунку. Утворення і виділення шлункового соку регулюється нервовими та гормональними механізмами. У регуляції шлункової секреції виділяють три фази – мозкову, шлункову та кишкову. *Мозкова фаза секреції* викликається виглядом, запахом (умовний рефлекс) і смаком (безумовний рефлекс) їжі: нервові імпульси з різних відділів мозку передаються блукаючим нервом, волокна якого іннервують шлункові залози. *Шлункова фаза секреції* починається під час подразнення їжею стінок шлунка. *Кишкова фаза секреції* починається під час потрапляння перших порцій хімусу в тонкий кишечник. Вона збільшує швидкість перетравлення та видалення їжі зі шлунка.

Таким чином, у шлунку їжа піддається механічній (перемішування) і хімічній обробці. Пепсин розщеплює білки до пептидів, а амілаза сlinи й ліпаза язика, що діють якийсь час, продовжують розщеплювати углеводи та ліпіди. У шлунку відбувається всмоктування води, вітаміну B_{12} і жиророзчинних речовин (наприклад етанолу).

Травлення в тонкому кишечнику. Тонкий кишечник має 5–7 м завдовжки і складається

з трьох відділів: дванадцятипалої (15–25 см), порожнистої (2–2,5 м) і клубової (2,5–3,5 м) кишок.

Функції тонкого кишечника:

- 1) **травна** — розщеплювання пептидів, вуглеводів і ліпідів до мономерів і їх всмоктування;
- 2) **транспортна** — просування речовин, що не всмокталися, далі по травному каналу.

У кишечнику розрізняють два види травлення: **порожнинне** — ферменти виділяються в порожнину кишки і діють на хімус, і **пристінкове** — травні ферменти містяться в мембронах клітин слизової оболонки.

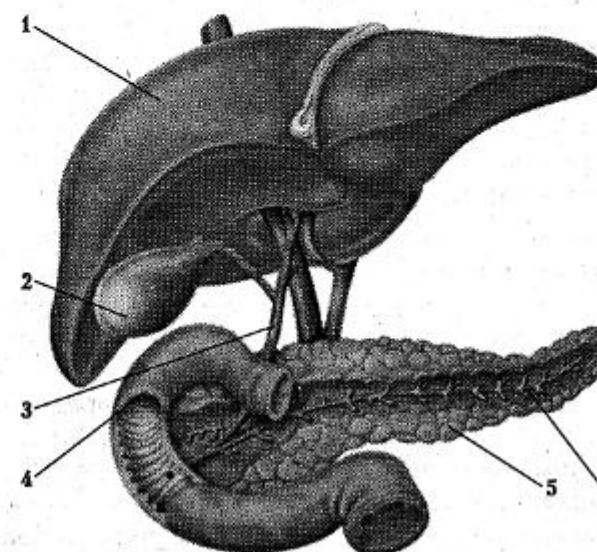
Порожнинне травлення. Завдяки роботі пілоричного сфинктера хімус порціями потрапляє зі шлунка в дванадцятипалу кишку. У порожнині кишки хімус піддається дії **підшлункового соку, жовчі та кишкового соку**.

Підшлункова залоза розділена перегородками на ряд часточок. Уздовж залози проходить **протока підшлункової залози**, що відкривається в дванадцятипалу кишку. Залозисті клітини часточок (екзокринна частина) виробляють **підшлунковий сік**. До складу підшлункового соку входять:

- 1) бікарбонат, який нейтралізує хлоридну кислоту, що потрапляє з хімусом (рН підшлункового соку становить 7,8–8,4);
- 2) травні ферменти — панкреатична амілаза, ліпаза, трипсин, хімотрипсин і деякі інші.

Трипсин і хімотрипсин виділяються в неактивному стані (трипсіноген і хімотрипсіноген) й активуються в просвіті кишки кишковим соком; такий захисний механізм запобігає їхній дії на клітини власного організму. Ці ферменти відповідають за розщеплювання пептидів. Дія панкреатичної амілази подібна до дії амілази слини: вона розщеплює полісахариди до олігосахаридів і дисахаридів (в основному малтози). Панкреатична ліпаза подібно до ліпази язика розщеплює жири до гліцеролу та жирних кислот.

Виділення підшлункового соку відбувається періодично. Воно починається через 2–3 хвилини після початку їжі й триває протягом декількох годин. Виділення активується як нервоюю системою, так і гормоном кишкової стінки — секретином.



Травні залози: 1 — печінка, 2 — жовчний міхур, 3 — жовчна протока, 4 — дванадцятипальна кишка, 5 — підшлункова залоза, 6 — протока підшлункової залози

Печінка — найбільша залоза людського тіла. Вона розташована в черевній порожнині під діафрагмою і бере участь у різних процесах обміну речовин. Жовч виділяється печінкою безперервно (до 1 л на добу) й надходить у **жовчний міхур**, де накопичується і згущується. Із жовчного міхура вона по загальній жовчній протоці порціями надходить у дванадцятипалу кишку. Жовч виконує такі функції:

- 1) нейтралізує хлоридну кислоту, оскільки має лужну реакцію;
- 2) емульгує жири (підвищує їх розчинність), що необхідно для їхнього ферментативного

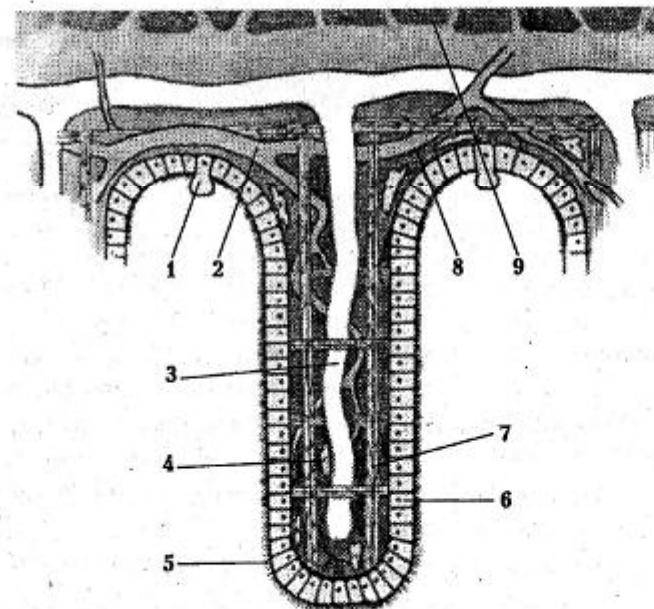
роздщеплення панкреатичною ліпазою (сама ліпаза активується жовчними кислотами);

- 3) виводить з організму деякі продукти обміну, лікарські препарати.

Кишковий сік (2–3 л на добу) виділяється спеціалізованими залозистими (секреторними) клітинами, розташованими вздовж усього тонкого кишечника в його слизовій оболонці. Він містить ферменти, які розщеплюють дисахариди (сахарозу, лактозу, мальтозу тощо), олігопептиди (невеликі послідовності амінокислот), нуклеїнові кислоти.

Пристінкове травлення. Слизова оболонка тонкого кишечника утворює безліч складок — **ворсинок**. Стінки ворсинки складаються з одношарового епітелію і підтримуються поздовжньо і поперечно орієнтованими пучками гладеньких м'язів. Усередині кожної ворсинки проходять кровоносні та лімфатичні судини. Клітини

Кишкова ворсинка: 1 — секреторна клітина тонкого кишечника, 2 — кровоносні судини, 3 — лімфатична судина, 4 — імунні клітини ворсинки, 5 — мікроворсинки, 6 — епітеліальні клітини ворсинки, 7 — гладенько-м'язові пучки, що визначають форму ворсинки, 8 — слизова оболонка тонкого кишечника, 9 — м'язова оболонка



ворсинки мають вирости мембрани — **мікроворсинки**. У мембрані мікроворсинок є ферменти, що розщеплюють дисахариди до моносахаридів (сахароза, лактаза), олігопептиди до амінокислот (амінопептидази, карбоксипептидази). Пристінкове травлення забезпечує найретельніше розщеплення поживних речовин і всмоктування мономерів.

Всмоктування в тонкому кишечнику. **Всмоктування** — фізіологічний процес перенесення речовин із просвіту кишки у внутрішнє середовище організму. Всмоктуванню піддаються амінокислоти, олігопептиди, моносахариди, гліцерол, жирні кислоти, вода, електроліти. У тонкому кишечнику всмоктується 90 % білка, що надійшов із їжею, 95 % жирів і практично всі моносахариди. Амінокислоти та моносахариди транспортуються безпосередньо в кров і по ворітній вені надходять у печінку, а жирні кислоти та гліцерол спочатку потрапляють у лімфу, а потім — у кровотік.

Речовини, що виділяються органами травної системи

Орган або залоза	Секрет	Функції
Слинні залози	Амілаза сlinи	Розщеплює вуглеводи до полісахаридів, олігосахаридів, глюкози
	Лізоцим	Бактерицидна дія
	Муцин	Бере участь у формуванні харчової грудки
Язык	Ліпаза язика	Розщеплює жири до гліцеролу, жирних кислот, моноацилгліцеролів
Залози шлунка	Хлоридна кислота	Активує пепсин і забезпечує його функцію, знищує мікроорганізми, що потрапили в шлунок, денатурує білки
	Пепсин	Розщеплює білки до поліпептидів і олігопептидів

Закінчення таблиці

Орган або залоза	Секрет	Функції
Залози шлунка	Слиз	Оберігає слизову оболонку від впливу хлоридної кислоти
	Хімозин	У грудних дітей звурджує білки молока
	Внутрішній чинник Касла	Забезпечує всмоктування вітаміну B_{12} у шлунку
	Гастрин	Гормон; активує скорочення стінок шлунка і секрецію хлоридної кислоти
Підшлункова залоза (екзокринна тканина)	Трипсин, хімотрипсин	Протеолітичні ферменти. Каталізують розщеплення поліпептидів до олігопептидів і амінокислот
	Панкреатична амілаза	Розщеплює оліго- та дисахариди до моносахаридів (глюкози, фруктози)
	Панкреатична ліпаза	Розщеплює ліпіди до гліцеролу та жирних кислот
Слизова оболонка тонкого кишечника	Карбоксипептидази, амінопептидази	Розщеплюють олігопептиди до амінокислот
	Сахараза, лактаза, малтаза	Розщеплюють відповідні дисахариди до моносахаридів
	Рибонуклеаза	Розщеплює нуклеїнові кислоти
	Секретин	Гормон; стимулює секрецію соку підшлунковою залозою

Процеси в товстому кишечнику. Неперетравлені харчові рештки, що не всмокталися, просуваються по тонкому кишечнику і потрапляють у товстий. Рух здійснюється завдяки *перистальтиці* – ритмічним хвилеподібним скороченням кишкової стінки. Перистальтика регулюється первинними сплетеннями (підслизовим і міжм'язовим), розташованими вздовж усього кишечника.

Товстий кишечник (1,5–2 м) представлений такими відділами: *сліпа кишка* із *червоподібним відростком*, *ободова кишка* (вихідна ободова, по-перечна ободова та низхідна ободова), *сигмоподібна кишка*, *пряма кишка*, що закінчується *анальним отвором*.

У товстому кишечнику відбувається інтенсивне всмоктування води (4 л/доб), формування калових мас і бактерійна обробка неперетравлених решток. Слизова оболонка товстого кишечника має *півмісяцеві складки (крипти)*, але ворсинок у ній немає. Залози виробляють сік, який містить в основному слиз, дуже важливий для формування калу.

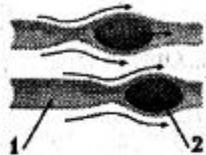
Речовини, що мають хімічні зв'язки, непридатні для їх розриву травними ферментами (наприклад целюлоза), тут розщеплюються бактеріями. Газоподібні продукти діяльності мікробів – вуглекислий газ, метан, водень не всмоктуються і виділяються з кишечника.

Бактерії синтезують деякі вітаміни з групи В і вітамін K, необхідні організму людини.

Основне значення кишкової палички пов'язане не тільки і не стільки з тим, що ці бактерії частково розщеплюють вуглеводи, які не перетравлюються людиною, а в тому, що вони перешкоджають розмноженню гнильних бактерій. Унаслідок неправильного харчування або тривалого вживання антибіотиків розмноження кишкової палички гальмується, і в кишечнику з'являються бактерії, що викликають гнилтя білка та бродіння вуглеводів. Виникає дисбактеріоз, за якого організм людини отрується продуктами гнилтя та бродіння, порушуються процеси травлення і всмоктування.

Шлунково-кишкові захворювання та їх попередження.

Захворювання зубів і заходи по їх попередженню. Найпоширеніше захворювання зубів – *карієс*. У разі каріесу під впливом бактерій відбувається руйнування тканин зуба. Ознаки каріесу: біль



Перистальтика:
1 – кишка,
2 – калова маса

у зубі, що виникає під впливом холодного, гарячого, гострого, солодкого тощо. Для запобігання каріесу потрібно виконувати такі гігієнічні вимоги: 1) не рідше за два рази на рік відвідувати стоматолога; 2) не рідше за один раз на добу чистити зуби зубною пастою, що містить флуор; 3) не розгрізати тверді предмети. Внаслідок каріесу мікроорганізми можуть проникнути в пульпу і викликати її запалення — *пульпіт*.

Основні порушення функції шлунка пов'язані з порушенням секреції шлункового соку. Зі зменшенням секреції утруднюється всмоктування вітаміну B_{12} , унаслідок чого порушується утворення еритроцитів і розвивається анемія. За надмірної секреції хлоридної кислоти може початися самоперетравлення слизової оболонки шлунка або дванадцятипалої кишки й утворення виразок.

Найвідоміше й найпоширеніше порушення нормальної фізіології жовчної системи — утворення жовчних каменів. До чинників, що викликають розвиток **жовчнокам'яної хвороби**, належать вуглеводна дієта, надмірна вага, надмірне вживання в їжу курячих яєць, свинячого сала та вершкового масла, а також запалення клубової кишки (*хвороба Кроне*). Клінічним проявом порушень функцій печінки є жовтяніця. Жовтий колір шкіри пов'язаний з підвищеним вмістом у ній продуктів розпаду гемоглобіну, що утворюються внаслідок посиленого розпаду еритроцитів (**гемолітична жовтяніця**) або внаслідок порушення транспорту жовчі.

Обмін речовин

Обмін речовин в організмі пов'язаний з перетворенням поживних речовин їжі на складні складові частини клітини. У кожній клітині тіла

молекули постійно оновлюються: одні повністю руйнуються і на зміну їм синтезуються нові, інші перебудовуються тільки частково. У цьому випадку частина речовин стає непридатною для подальшого використання й має виводитися з організму. Ось чому будь-який живий об'єкт постійно потребує надходження з навколошнього середовища нового будівельного й енергетичного матеріалу у вигляді їжі.

Обмін білків. Білки їжі під дією ферментів шлункового, підшлункового та кишкового соків розщеплюються на амінокислоти, які в тонкому кишечнику всмоктуються в кров, що транспортує їх до всіх клітин тіла. У клітинах з амінокислот утворюються специфічні для людини білки. Водночас частина білків, що входять до складу клітин і тканин, і амінокислоти, не використані для синтезу білків, піддаються розпаду зі звільненням 17,6 кДж енергії на 1 г речовини. Кінцеві продукти розпаду білків — вода, вуглекислий газ, аміак, сечова кислота тощо. Вуглекислий газ видаляється з організму через легені, вода — через нирки, легені та шкіру. Амоніак — дуже отруйна речovина; з потоком крові вона надходить у печінку, де перетворюється на сечовину, що виводиться з організму через нирки та шкіру (з потом).

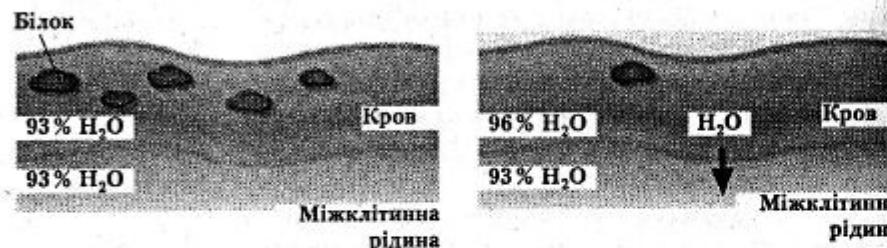
Білки в організмі практично ніколи не відкладаються в запас. У дорослої людини загальна кількість білків стала, оскільки їх синтезується саме стільки, скільки піддається розпаду. Лише у дітей у зв'язку з ростом організму синтез білків перевищує їхній розпад. Недостатність білків у їжі не можна відшкодувати за рахунок надлишку інших поживних речовин, оскільки властиві організму людини білки синтезуються тільки з амінокислот, що утворилися внаслідок розщеплення білків їжі. За недостатності в їжі білків розвивається **білкове голодування**, небезпечно для організму. Внаслідок надмірного надходження

Щодобова кількість білка в їжі, що повністю забезпечує потреби організму в нормальніх фізіологічних умовах, у разі легкої роботи складає в середньому 60–80 г, а за важкої фізичної праці — 100–140 г



Квашиоркор — захворювання, викликане білковим голодуванням

білків в організмі вони перетворюються на жири та глікоген.



Механізм утворення набряків унаслідок білкового голодування

Добова кількість вуглеводів у їжі людини повинна складати 400–500 г

Обмін вуглеводів. У травному тракті на вуглеводи їжі діють ферменти сlinи, підшлункового та кишкового соків, унаслідок чого вони розщеплюються до глюкози. Глюкоза всмоктується в тонкому кишечнику в кров, що доставляє її до органів, зокрема до печінки. У печінці надлишок глюкози відкладається у вигляді нерозчинного у воді глікогену. Глікоген печінки — запасний матеріал, який у разі необхідності знову перетворюється на розчинну глюкозу, що надходить у кров. Вуглеводи — головне джерело енергії в організмі. Внаслідок розщеплення 1 г вуглеводів вивільняється 17,6 кДж енергії. У разі надмірного надходження в організм вони перетворюються на жири, що відкладаються про запас, а у разі нестачі в їжі можуть утворюватися з білків і жирів.

Обмін жирів. Жири їжі під дією ферментів підшлункового та кишкового соків (за участю жовчі) розщеплюються на гліцерол і жирні кислоти, з яких вони складаються. З гліцеролу та жирних кислот в епітеліальних клітинах ворсинок тонкого кишечника синтезується жир, властивий організму людини. Крапельки жиру, що утворилися, надходять у лімфу, разом з якою потрапляють у кров. Надмірна кількість відкладається в підшкірній

жировій клітковині та між внутрішніми органами. Жири — поживні речовини, що містять найбільший запас енергії. Унаслідок розпаду 1 г жиру виділяється 38,9 кДж енергії. Проте для їхнього розщеплення необхідна велика кількість кисню. Крім того, жири не можуть бути доставлені до всіх внутрішніх органів (наприклад, єдиним джерелом енергії для головного мозку є глюкоза, а м'яз, що працює інтенсивно, відчуває нестачу кисню і не може розщеплювати жири). Виходячи з цього, основним джерелом енергії для організму є вуглеводи, а не жири.

Обмін води та мінеральних солей. Окрім органічних сполук людині необхідні вода та мінеральні солі. Ці речовини не є джерелами енергії, але без них обміну речовин відбуватися не може.

Вода складає 2/3 маси тіла людини і входить до складу його клітин, міжклітинної та тканинної рідини, плазми та лімфи. У клітинах вона хімічно пов'язана з білками, жирами та вуглеводами. Щодоби наш організм втрачає велику кількість води із сечею, потом і повітрям, що видахується (у вигляді пари). Заповнюючи ці втрати, людина п'є воду або отримує її з їжею. Вода виконує такі функції: 1) слугує середовищем, в якому перебігають хімічні реакції (вода — універсальний розчинник, але оскільки вона є нейтральною речовиною, то не змінює хімічних властивостей розчинених у ній речовин); 2) бере участь у хімічних реакціях (гідролізу, гідратації, окиснення); 3) необхідна для формування секретів і екскretів (виділень — поту, сечі); 4) бере участь у підтримці біологічних констант (температури — за рахунок високої теплоємності та тепlopровідності, осмотичного тиску, pH); 5) послаблює тертя між дотичними поверхнями (суглобами, внутрішніми органами).

Добова потреба в жирах у середньому складає 100 г

У найбільших кількостях в організмі містяться Кальцій і Фосфор, необхідні для побудови кісткової тканини, у менших — Ферум, що бере участь в окисніх процесах і транспорті кисню кров'ю, Іод, необхідний для синтезу гормону щитоподібної залози, Цінк — для утворення гормону підшлункової залози тощо.

Мінеральні речовини надходять в організм з їжею, відкладаються у вигляді солей і є однією зі складових складних органічних сполук. У разі надмірного надходження мінеральних речовин можливе утворення їх запасів у різних органах. Загальна їх кількість у тілі людини складає близько 4,5 % його маси. Мінеральні солі виводяться з організму із сечею, калом і потом. Добова потреба людини в різних солях невелика і повністю забезпечується за рахунок різноманітної їжі.

Основні функції мінеральних речовин: 1) структурна — входять до складу клітин і тканин; 2) регуляторна — входять до складу гормонів (тироксин), білків, регулюють активність ферментів; 3) інші функції — кровотворна, клітинного дихання, забезпечення біоелектричних процесів.

Харчування

Принципами раціонального харчування є: 1) відповідність енергетичної цінності їжі енерговитратам організму; 2) надходження в організм певного набору харчових речовин в оптимальному співвідношенні; 3) правильний режим харчування; 4) різноманітність харчових продуктів, що споживаються; 5) помірність у їжі.

Згідно з формулою раціонального харчування, співвідношення білків, жирів і вуглеводів у їжі має складати 1 : 1 : 4. У загальній кількості вживих за добу білків половину повинні складати білки тваринного походження. Вони містять більше незамінних амінокислот. Особливо цінними є такі харчові продукти, як м'ясо, риба, яйця, молоко. Щоб людина була забезпечена необхідним набором жирних кислот, близько 30 % жирів повинні

надходити з їжею у вигляді рослинних олій. Із загальної кількості вуглеводів 75 % відводиться на крохмаль, 20 % на цукор і 5 % на інші речовини.

Найсприятливішим для організму є чотириразове харчування, за якого на сніданок припадає 25 % енергоцінності добового рациону, на обід — 35 %, на полуденок (або другий сніданок) — 15 %, на вечерю — 25 %.

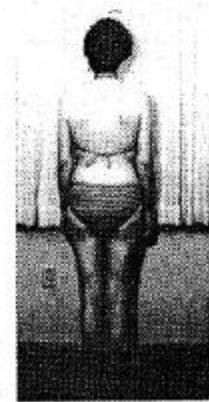
Вітаміни. Вітаміни — органічні речовини, які не мають енергетичної цінності, але необхідні для перебігу реакцій обміну речовин. Вітаміни входять до складу ферментів, регулюють біохімічні реакції. За нестачі того або іншого вітаміну виникають порушення обміну речовин, такі стани називаються *гіповітамінозами*, а у разі цілковитої відсутності вітаміну — *авітамінозами*. Переширення норми споживання вітамінів також приводить до порушень функцій організму й відоме під назвою *гіпервітамінозів*.

На сьогодні описано декілька десятків вітамінів і вітаміноподібних речовин, що діють специфічно на організм людини. Їх позначають буквами латинського алфавіту: А, В, С, D, Е, К, РР, Н. Усі вітаміни поділяють на дві групи: *жиророзчинні* (А, D, Е, К, F) та *водорозчинні* (інші).

Вітамін А міститься у тваринних жирах: риб'ячому жирі, вершковому та топленому маслі, у жовтках яєць, молоці, печінці, нирках, ікрі риб. У рослинах (морква, шпинат, абрикоси, червоний перець, кропива, люцерна) є провітамін А — оранжеві кристали каротину, які в організмі людини перетворюються на вітамін А. Цей вітамін необхідний для нормального зору та росту. Він відіграє важливу роль у підтримці нормального стану шкіри та слизових оболонок. З нестачею вітаміну А пов'язане порушення сутінкового зору — куряча сліпота, нездатність бачити за слабкого освітлення. Добова потреба — 1 мг.



a)



b)

Анорексія (відмова від їжі) — тяжке психічне захворювання: а) до лікування, б) після лікування



Виразки на губах за нестачі вітаміну В

Вітаміни групи В (B_1 , B_2 , B_6 , B_{12} та ін.) містяться в багатьох продуктах рослинного та тваринного походження (у зародках і шкірці насіння, у проростках жита та пшеници, у дріжджах, печінці, яечному жовтку). Вони впливають на обмін білків, жирів, вуглеводів, амінокислот і деяких інших речовин. Нестача цих вітамінів є причиною порушень у нервовій системі (хвороба бері-бері), слизових оболонках (виразки), шкірі (сухість), травній системі (пронос) тощо. Добова потреба: B_1 — 1,5 мг, B_2 — 1,8 мг, B_6 — 2 мг, B_{12} — 0,002 мг.

Вітамін С, або аскорбінова кислота, міститься в сирих овочах, плодах і ягодах. Особливо багато його в шипшині, чорній смородині, помідорах, цибулі, капусті, лимонах, апельсинах. Він сприяє збереженню здорової шкіри, бере участь в обміні речовин у сполучній тканині, необхідний для синтезу колагенових волокон. За відсутності вітаміну С в їжі у людини розвивається цинга: ясна стають слабкими і кровоточать, не заживають рани, не утворюються волокна сполучної тканини. Добова потреба — 60 мг.

Вітамін D міститься в печінці риб і морських ссавців, вершковому маслі, ікрі, яечному жовтку. У рослинах є провітамін D, який під дією ультрафіолетових променів перетворюється на вітамін D. Він сприяє затриманню солей Кальцію, Фосфору і відкладанню їх у кістковій тканині. У дітей за нестачі вітаміну D в їжі або у разі тривалої відсутності сонячного світла розвивається рапіт — захворювання, що призводить до розм'якшення і викривлення кісток через пониження вмісту солей. Добова потреба — 0,1 мг.

Вітамін Е міститься в зародках пшеници, житньому борошні, печінці, зелених овочах. Нестача цього вітаміну у тварин викликає беспліддя, ат-



Викривлення кісток унаслідок рапіту (нестача вітаміну D)

рофію м'язів і недокрів'я, пов'язане з руйнуванням еритроцитів. Добова потреба — 10 мг.

Вітамін K є в шпинаті, головчастій і брюссельській капусті; в основному синтезується кишковою мікрофлорою. Він бере участь у синтезі протромбіну в печінці. Нестача цього вітаміну викликає порушення процесу зсідання крові. Добова потреба — 0,08 мг.

ВНУТРІШНЄ СЕРЕДОВИЩЕ ОРГАНІЗМУ

Кров, лімфа і тканинна рідина складають *внутрішнє середовище організму*. Внутрішнє середовище здійснює зв'язок між усіма органами та клітинами організму, між організмом і навколишнім середовищем. За будь-яких змін, що відбуваються в зовнішньому середовищі, організм намагається зберегти сталість внутрішнього середовища (температуру, осмотичний тиск, pH, хімічний склад), необхідну для нормального функціонування клітин. Здатність зберігати сталість внутрішнього середовища шляхом саморегуляції називається *гомеостазом*.

Тканинна рідина

Тканинна рідина заповнює простір між клітинами, тканинами й органами. Вона утворюється з плазми і є посередником між кров'ю та клітинами. Із кровоносних капілярів поживні речовини надходять у тканинну рідину, а потім по градієнту концентрації — у клітини. Продукти життєдіяльності клітин через тканинну рідину потрапляють у кров, яка транспортує їх до органів виділення. Надлишок тканинної рідини потрапляє в лімфатичні судини, і далі через лімфатичні протоки —

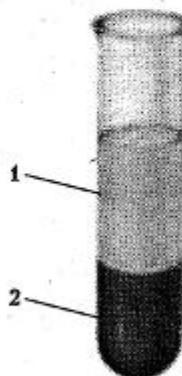
у кров. Таким чином, кров, лімфа і тканинна рідина тісно пов'язані між собою в підтримці гомеостазу організму.

Кров

Кров — вид сполучної тканини. В організмі людини кров виконує такі функції:

- 1) транспортну — переносить кисень, вуглекислий газ, поживні речовини, гормони, вітаміни, продукти метаболізму клітин;
- 2) захисну — здатна до зсідання (утворення тромбу) у разі поранень, пошкоджень судин; містить речовини та клітини, які знищують хвороботворні мікроорганізми, токсини, віруси;
- 3) регуляторна (гомеостатична) — бере участь у підтримуванні біологічних констант температури, осмотичного тиску, pH, сольового складу.

Склад крові. Кров складається з **плазми** та **формених елементів**. Плазма складає 55–60 % крові за об'ємом (3 л). До її складу входять вода (90 %), мінеральні й органічні речовини (10 %). До мінеральних речовин належать катіони металів (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}) і неорганічні аніони (Cl^- , PO_4^{3-} , SO_4^{2-}). Мінеральні речовини відіграють важливу роль у підтримці осмотичного тиску крові. До органічних речовин плазми належать білки (7–8 %), глюкоза (0,1 %), ліпіди, органічні кислоти (молочна, амінокислоти). Найважливішими білками крові є альбумін, глобулінові білки та фібриноген. Альбумін утримує воду в судинному просторі, перешкоджаючи її дифузії в тканинну рідину, зв'язує та транспортує катіони металів, гормони, лікарські препарати, глюкозу й жирні кислоти. Глобуліни виконують захисну функцію, беручи участь у розвитку процесів



Склад крові:
1 — плазма,
2 — форменні елементи



Мікрофотографія формених елементів крові

імунітету. Фібриноген необхідний для утворення тромбу. Плазма, з якої вилучений фібриноген, називається **сироваткою**.

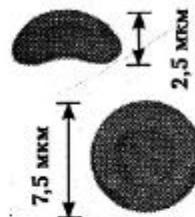
Форменні елементи крові. До формених елементів крові належать еритроцити, лейкоцити та тромбоцити.

Еритроцити. Транспорт кисню. Без'ядерні клітини, що мають форму двовігнутих дисків. У 1 мм^3 крові міститься 4–5 млн еритроцитів. Діаметр клітини становить 7–8 мкм, максимальна товщина 2,5 мкм, тривалість життя 80–120 днів. Еритроцити легко змінюють свою форму і можуть проходити крізь капіляри діаметром до 3 мкм.

Усього в крові людини міститься близько 25 трілін еритроцитів із загальною поверхнею 3800 м^2 , що в 1500 разів більше за поверхню тіла. Щохвилини утворюється і руйнується 180 млн еритроцитів.

Основна функція еритроцитів — транспорт кисню і вуглекислого газу. Зв'язування кисню в капілярах легенів відбувається завдяки особливому білку — **гемоглобіну**. Цей білок заповнює практично весь внутрішньоклітинний простір еритроцита; він складається з білкової частини та пігменту — **гема**, до структури якого входить Ферум. Ферум здатний зв'язувати кисень; при цьому утворюється насычений киснем **оксигемоглобін**, а кров набуває яскраво-червоного кольору. Одна молекула гемоглобіну може приєднувати чотири молекули кисню, а в 100 мл крові міститься 15 г білка. У тканинних капілярах гемоглобін легко віддає кисень клітинам, а вуглекислий газ в розчиненому стані просякає в цитоплазму еритроцитів.

Еритроцити утворюються в червоному кістковому мозку плоских кісток (грудина, ключиці, лопатки), руйнуються в селезінці, печінці та нирках. Унаслідок їхнього руйнування з гемоглобіну

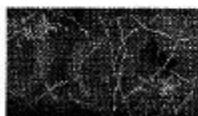


Еритроцити людини



Ділянки кровотворення (позначені темним кольором)

Тромбоцити не можна вважати клітинами. Вони є фрагментами цитоплазми мегакаріоцитів, які оточені плазматичною мембрanoю і містять біологічно активні речовини та ферменти.



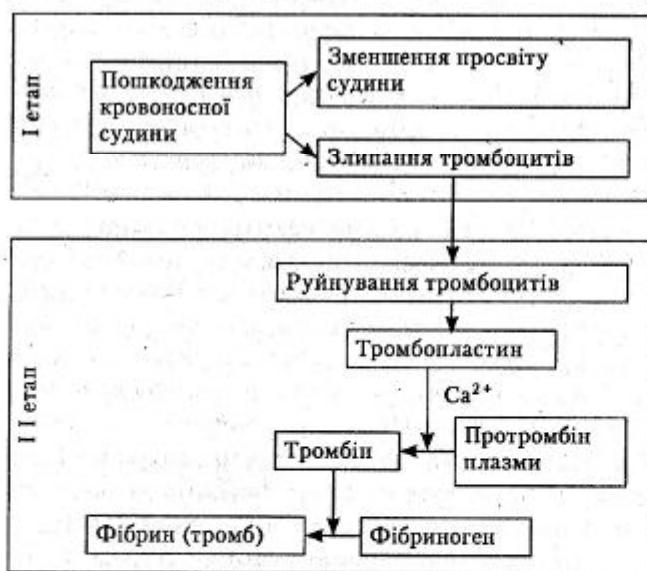
Фібринова сітка
(утворення тромбу)

утворюються жовчні пігменти (білірубін тощо), які виводяться з організму, а залізо знову включається до складу гема.

Стан, за якого кількість еритроцитів або вміст у них гемоглобіну зменшується, називається *анемією (недокрів'ям)*.

Тромбоцити. З сіданням крові. Тромбоцити мають неправильну округлу форму з діаметром 1–4 мкм. У 1 мм³ крові міститься 150–300 тис. тромбоцитів. Вони утворюються в червоному кістковому мозку з гіантських клітин мегакаріоцитів, циркулюють у крові 5–11 днів, а потім руйнуються в печінці, легенях і селезінці.

У разі пошкодження судини клітини, які утворюють її стінку, виділяють речовини, що викликають злипання (*агрегацію*) тромбоцитів і звуження просвіту судини. Це перший етап утворення *тромбу*. Другий етап полягає ось у чому: злипання тромбоцитів призводить до їхнього руйнування і виходу особливого білка — *тромбопластину*. Під дією тромбопластину і кальцію білок



Двоетапна схема утворення тромбу

плазми протромбін перетворюється на тромбін. Тромбін викликає перетворення розчиненого в плазмі *фібриногену* на нерозчинний *фібрин*. Білкові волокна фібрину утворюють густу сітку, в якій затримуються еритроцити. Кров'яний згусток, що утворився, — тромб — перешкоджає кровотечі. Після загоєння судини тромб розсмоктується. Цей процес здійснює білок плазми плазмін, який руйнує волокна фібрину.

Речовини, що перешкоджають зіданню крові, називають *антикоагулянтами*. Найвідомішим антикоагулянтом є *гепарин*, що утворюється в печінці та легенях.

Спадкове захворювання, за якого порушений процес утворення тромбу, називається *гемофілією*. Хворі на гемофілію можуть загинути від втрати крові навіть за незначних подряпин.

Лейкоцити. Імунітет. Лейкоцити складають велику групу клітин різних за розмірами та формою. За нормою в 1 мм³ крові міститься 6–10 тис. лейкоцитів. Вони утворюються в червоному кістковому мозку, а потім переміщаються в тимус, селезінку та лімfovузли, де відбувається їх дозрівання.

Лейкоцити, у цитоплазмі яких містяться гранули, називають *гранулоцитами*, а клітини, в яких



Лейкоцити крові людини (лейкоцитарна формула)



**Ілля Ілліч
Мечников**
(1845–1916) —
російський біо-
лог, імунолог. На
підставі дослід-
жень на личин-
ках безхребетних
роздобив фагоци-
тарну (клітинну)
теорію імунітету,
відповідно до якої
імунітет забез-
печується діяль-
ністю блокуючих
клітин — фаго-
цитів, до яких
у наш час відно-
сять макрофа-
ги та нейтрофіли.
У 1908 р. І. Меч-
ников і П. Ерліх
були удостоєні
Нобелівської пре-
мії

гранули відсутні, — *агранулоцитами*. Обидві групи також неоднорідні і включають по декілька типів клітин кожна. Групу *агранулоцитів* складають *моноцити* та *лімфоцити*. Моноцити можуть виходити з кровоносних капілярів у тканини, де перетворюються на макрофаги. Макрофаги здатні до фагоцитозу. Лімфоцити, які розвиваються в тимусі, називають *T-лімфоцитами*; інші лімфоцити дістали назву *B-лімфоцитів*, оскільки вперше були виявлені в особливому органі птахів — *бурсі Фабриціуса*. Лейкоцити групи гранулоцитів на підставі їх здатності забарвлюватися специфічними барвниками поділяють на *нейтрофіли* (забарвлюються нейтральними барвниками), *базофіли* (забарвлюються основними барвниками з.рН більше за 7) та *еозинофіли* (забарвлюються барвником еозином).

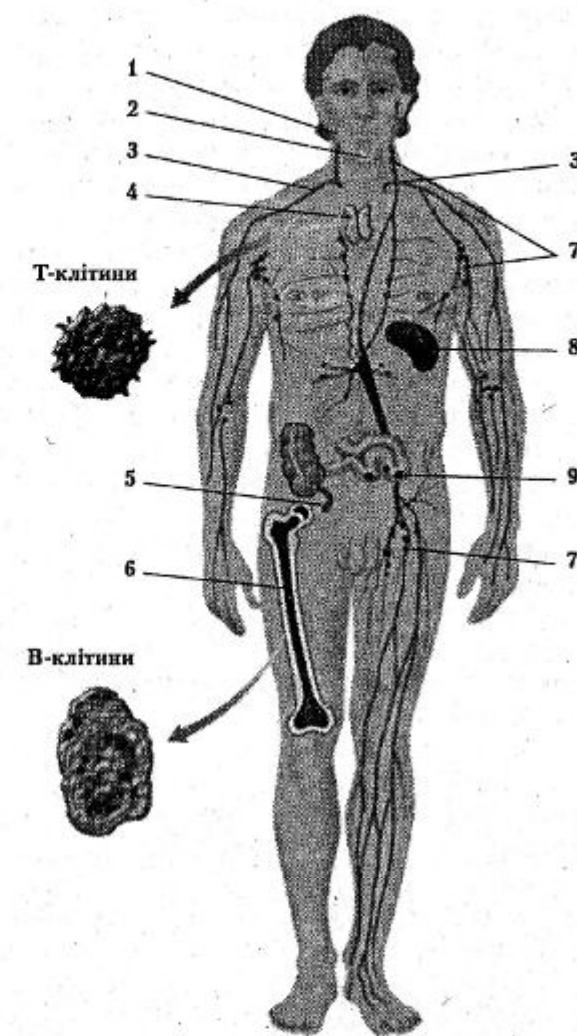
Усі лейкоцити в нормі перебувають у точно визначеному співвідношенні один до одного, зміна якого є важливим клінічним показником. Це співвідношення дістало назву *лейкоцитарної формули*.

Основна функція всіх лейкоцитів — протибактерійний і противірусний захист, тобто формування *імунітету*.

Імунітет. У широкому розумінні *імунітет* — здатність організму зберігати свою біохімічну індивідуальність. Це означає, що у разі проникнення в організм *антигену* — чужорідної речовини, генетична інформація про яку відсутня, відбувається його пізнавання і знищення. До антигенів належать бактерії, віруси, білки тварин і рослин, деякі речовини небілкової природи.

Імунна реакція. Згідно із сучасними уявленнями в розвитку імунної реакції можна виділити декілька етапів.

1) Бактерії, що проникають в організм, виділяють отруйні речовини білкової природи — *токсини*, що руйнують навколошні клітини та тканини.



Органи імунної системи:

- 1 — аденоїди,
- 2 — мигдалини,
- 3 — лімфатичні протоки, 4 — тимус,
- 5 — апендікс,
- 6 — червоний кістковий мозок,
- 7 — лімфатичні вузли,
- 8 — селезінка,
- 9 — лімфатичні вузли кишечника

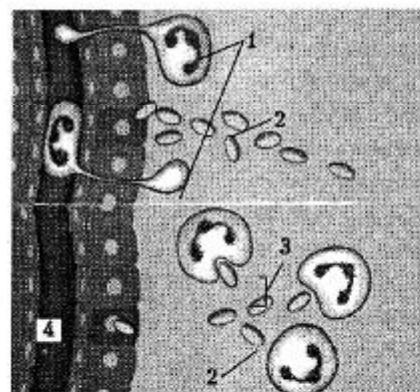
Макрофаги й нейтрофіли виходять з кровоносного русла в пошкоджену ділянку тканини. Вони починають поглинати бактерії шляхом фагоцитозу. Загиблі фагоцити утворюють гній, який механічно перешкоджає поширенню інфекції. Макрофаги виділяють речовини, що розширяють судини в місці ураження, тож температура в цій ділянці



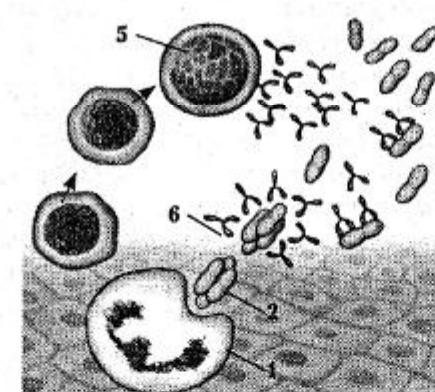
Макрофаг руйнує клітини бактерій

підвищується (що прискорює фагоцитоз), а ділянка шкіри червоніє. Це типові ознаки **запалення**.

2) Якщо фагоцити не можуть упоратися з інфекцією і бактерії потрапляють у кров, відбувається активація В-лімфоцитів. Ці клітини несуть на своїй поверхні рецептори, здатні пізнавати антигени, причому кожна клітина має унікальний receptor. Тому В-лімфоцити можуть визначати практично будь-який антиген білкової природи, навіть той, з яким організм ніколи раніше не зустрічався. Розпізнавши антиген, В-лімфоцит починає продукувати **антитіла**. Антитіла становлять собою білки (*імуноглобуліни*), здатні зв'язуватися з антигеном своєю кінцевою ділянкою. Інша кінцева ділянка пізнається макрофагами, які починають фагоцитувати мікроорганізми. Після пригнічення інфекції більшість В-лімфоцитів гине, але деякі залишаються живі впродовж десятиліть. Це так звані *В-клітини пам'яті*. У разі повторного проникнення того ж антигену імунна відповідь розвивається швидше, іноді без зовнішніх ознак захворювання.

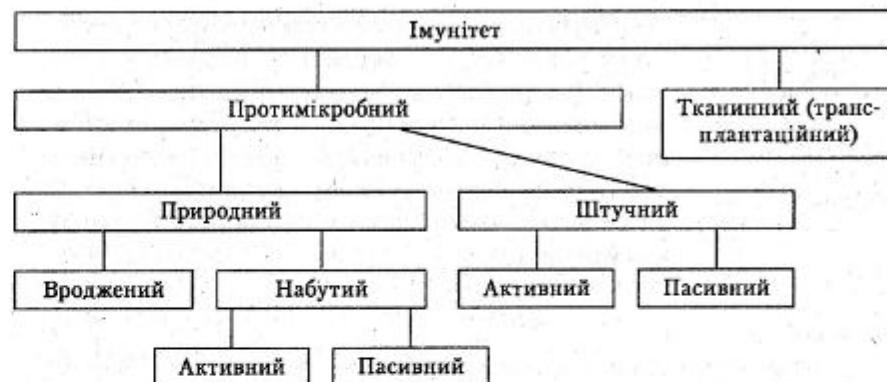


a)



б)

Етапи імунної відповіді: а) тканина; б) кров: 1 – фагоцит, 2 – антиген, 3 – фагоцитоз, 4 – кровоносна судина, 5 – В-лімфоцит, що утворює антитіла, 6 – антитіло



Класифікація видів імунітету

Якщо антигенами є віруси, а не бактерії, то активуються Т-лімфоцити. Вони пізнають вірус і розщеплюють його, виділяючи особливі ферменти. Вони також утворюють клітини пам'яті.

Форми імунітету: виділяють такі форми імунітету: **тканинний і протимікробний**.

Протимікробний імунітет поділяється на **природний** (вроджений або набутий) і **штучний** (активний або пасивний). У свою чергу природний набутий імунітет також може бути активним і пасивним. **Природний набутий активний імунітет** виникає після перенесення хвороби. **Природний набутий пасивний імунітет** формується у новонародженої дитини: антитіла матері проникають через плаценту в організм плода і захищають його під час вагітності і якийсь час після народження. Деякі антитіла містяться в материнському молоці.

Завдяки **природному вродженному імунітету** людина від народження не сприйнятлива до деяких хвороб тварин. В організмі новонародженої дитини існують В-клітини, які продукують у великих кількостях антитіла до даного збудника.



Пауль Ерліх (1854–1915) – німецький біохімік, імунолог. Розробив теорію гуморального імунітету, відповідно до якої імунітет забезпечують особливі білки плазми, назовані пізніше імуноглобулінами. Згодом виявилось, що гуморальні та клітинні імунні реакції співіснують в організмі й беруть участь у нейтралізації антигенів

Штучний активний імунітет виробляється після **вакцинації** — введення ослабленого збудника. Після місцевої запальної реакції несприйнятливість зберігається довгі роки (дифтерія, правець, кір). **Штучний пасивний імунітет** виробляється в результаті введення **сироватки**, що вже містить антитіла до збудника (протиправцева сироватка).

У результаті тривалих спостережень лікар Едуард Дженнер (1749–1823) помітив, що доярки ніколи не хворіють на віспу — найнебезпечніше на той час захворювання, яке забирало мільйони життів. Вони заражаються лише коров'ячою віспою, яка швидко минає і не викликає ускладнень. Тоді Дженнер зібрав гній з пухирців хворих доярок і паніс його на пошкоджену ділянку шкіри восьмирічного здорового хлопчика. Хлопчик перехворів коров'ячою віспою. Але він залишився здоровий, коли Дженнер намагався заразити його рідиною з пухирців хворих на чорну віспу. Такий метод, розроблений Дженнером, набув широкої популярності і врятував безліч життів. Схожі експерименти з курячою холерою проводив Л. Пастер: курям вводили ослаблені збудники холери, що були протягом декількох днів у пробірці на повітря. Кури швидко видужували, але не заражалися більше навіть сильним збудником. Пастер запропонував назвати рідину, що містить ослаблені збудники, **вакциною**.



Едуард Дженнер — основоположник вакцинації

Тканинний імунітет. У разі пересадки органів (серця, печінки, шкіри) від однієї людини до іншої розвивається **реакція відторгнення**. Організм пізнає чужу тканину і намагається знищити її: починається запальна реакція, нагноєння. Організм розглядає пересаджений орган як антиген. За розпізнавання антигену в цьому випадку відповідають Т-лімфоцити.

Групи крові. Переливання. У мембрани еритроцитів вбудовані молекули, що дістали назву **аглютиногенів**. Аглютиногену (антиген) еритро-

цитів відповідає аглютинін (антитіло) плазми. Відомі два аглютиногени А і В, і два аглютиніни α і β . За присутністю аглютиногенів і аглютинінів виділяють чотири **групи крові** за системою АВ0: I (0), II (A), III (B) і IV (AB). У людей з I (0) групою аглютиногени в еритроцитах відсутні, а в плазмі є обидва аглютиніни (α і β). У людей з II (A) групою еритроцити несуть аглютиноген A, а в плазмі міститься аглютинін β . У III (B) групі еритроцити несуть аглютиноген B, плазма — аглютинін α .

У IV (AB) групі еритроцити мають обидва аглютиногени, а аглютиніни плазми відсутні.

Групи крові системи АВ0

Група	Аглютиноген	Аглютинін
I (0)	—	α , β
II (A)	A	β
III (B)	B	α
IV (AB)	A, B	—

У разі переливання несумісних груп крові відбувається склеювання (**аглютинація**) еритроцитів. Реакція аглютинації є імунною відповіддю антиген—антитіло. Склєювання відбувається, якщо аглютиноген A зустрічається з аглютиніном α і аглютиноген B — з аглютиніном β .

Необхідність переливання крові виникає у разі великих крововтрат, значних опіків, зараження крові. Людина, якій переливають кров, називається **реципієнтом**, а людина, що надає свою кров, — **донором**. Особи з I (0) групою є **універсальними** донорами (їх кров можна переливати особам з будь-якою групою крові), оскільки їхні еритроцити не містять аглютиногенів, а особи з IV (AB) групою — **універсальними реципієнтами** (їм можна переливати кров будь-якої групи), оскільки їхня плазма не має аглютинінів.

Вважається, що під час переливання крові аглютиніни плазми донора розбавляються плазмою реципієнта, тому склеювання може відбуватися тільки внаслідок взаємодії аглютиногенів еритроцитів донора з аглютинінами плазми реципієнта

**Можливість переливання крові
особам різних груп**

Реципієнт \ Донор	I (0)	II (A)	III (B)	IV (AB)
I (0)	0	X	X	X
II (A)	0	0	X	X
III (B)	0	X	0	X
IV (AB)	0	0	0	0

На поверхні еритроцитів людини може бути присутній антиген, який називається *резус-фактором* (він був уперше виявлений у макаки-резуса). Кров осіб, у яких еритроцити містять резус-фактор, позначають Rh⁺; якщо ж цей антиген відсутній Rh⁻.

Якщо одружуються резус-позитивний чоловік Rh⁺ і резус-негативна жінка Rh⁻, то їхня дитина може бути резус-позитивною Rh⁺. У цьому випадку під час пологів, коли кров матері та дитини змішується, В-лімфоцити матері почнуть виробляти антитіла на резус-фактор дитини. Під час другої вагітності, якщо дитина знову буде резус-позитивною Rh⁺, антитіла до резус-фактору просякатимуть крізь плаценту і викликатимуть аглютинацію еритроцитів плода. Дефіцит кисню в цьому випадку призводить до розвитку у дитини *гемолітичної жовтянці*, яка викликає серйозні порушення внутрішньоутробного розвитку або смерть плода.

КРОВООБІГ

Серце

Серце – центральний орган кровообігу. Його ритмічні скорочення забезпечують безперервний рух крові по судинах. Серце починає перекачу-

вати кров уже у двадцятисімиденного ембріона. Частота серцевих скорочень дорослої людини в спокійному стані коливається в інтервалі 60–75 ударів на хвилину; за одне скорочення в кровотік викидається близько 70 мл крові.

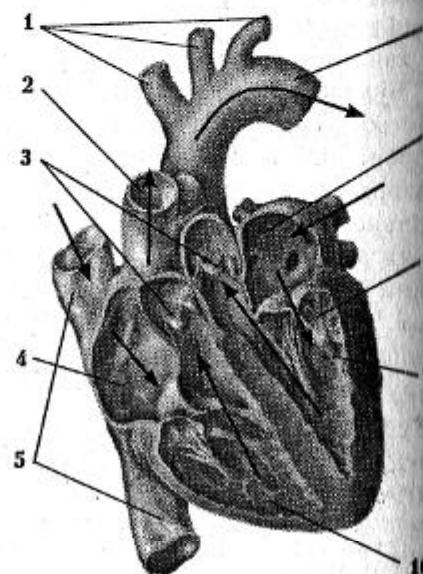
У спокої серце людини споживає 10 % кисню, поглиненого легенями, тоді як його маса складає лише 5 % від маси тіла. Під час інтенсивних фізичних навантажень споживання кисню може зростати в чотири рази. Частота серцевих скорочень у цьому випадку нерідко досягає 180 ударів за хвилину.

Будова серцевої стінки. Серцева стінка складається з трьох шарів. Внутрішній, який вистилає порожнини серця, називається *ендокардом*. Ендокард утворений епітеліальними клітинами, які щільно прилягають одна до одної, завдяки чому знижується тертя крові об стінки. Середній шар, який утворює серцевий м'яз, називається *міокардом*. Він представлений серцевою м'язовою тканиною. Міокард найбільше розвинений у лівому шлуночку, сила скорочень якого визначає просування крові по всьому організму. Зовнішній шар – *епікард* – утворений епітеліальною тканиною. У грудній клітці серце міститься у так званій *навколосерцевій сумці* (*перикарді*); між перикардом і епікардом є порожнина, частково заповнена тканинною рідинкою. Рідина зменшує тертя серця об стінки перикарда, а перикард забезпечує фіксацію органа в грудній порожнині й оберігає його від перерозтягнення під час надмірних фізичних навантажень.

Анатомія серця. Серце ділиться суцільною перегородкою на праву та ліву половини, кожна з яких складається з двох відділів: *передсердя* та *шлуночка*. Серце людини, таким чином, має чотири камери. Між передсердям і шлуночками розташовані отвори, які закриваються *передсердно-шлуночковими* (*atrio-ventrikuлярними*,

за добу серце скоро-
чується понад
100 000 разів, пе-
реганяючи 7000 л
крові, за 1 рік –
40 млн разів, а за
70 років – 3 млрд
разів, перекачу-
ючи 175 млн л
крові

півмісяцевими) стулковими клапанами. У лівій половині клапан складається з двох сполучнотканинних стулок (*двостулковий*, або *мітральний*), у правій — з трьох (*тристулковий*). До кожної стулки з боку шлуночка прикріплюються сухожильні нитки сосочкових м'язів. Завдяки цьому клапани можуть відкриватися тільки в порожнину шлуночків, що перешкоджає зворотному руху крові в передсердя.



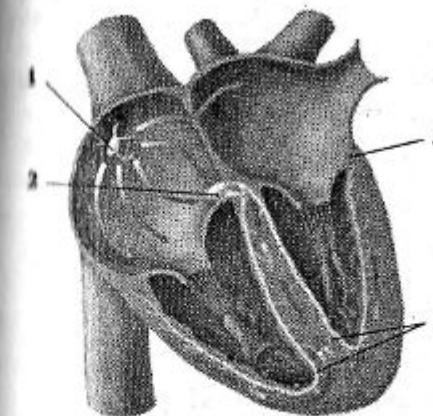
Будова серця: 1 — артерії, 2 — легеневі артерії, 3 — півмісяцеві клапани, 4 — праве передсердя, 5 — верхня і нижня порожнисті вени, 6 — аорта, 7 — ліве передсердя, 8 — мітральний клапан, 9 — лівий шлуночок, 10 — правий шлуночок

У праве передсердя впадають верхня і нижня *порожністі вени*, які збирають венозну кров з усього тіла. З правого шлуночка бере початок *легеневий стовбур*, що розділяється далі на ліву та праву *легеневі артерії*, які несуть венозну кров до легенів. У ліве передсердя впадає чотири судини: дві праві й дві ліві *легеневі вени*. Вони несуть збагачену киснем кров з легень. Із лівого шлуночка виходить найбільша судина кровоносної системи — *аорта*, яка розносить артеріальну кров по всьому тілу. Між аортую і лівим шлуночком, а та-

кож між легеневим стовбуrom і правим шлуночком розташовані *півмісяцеві клапани*. Ці клапани відштовані таким чином, що можуть відкриватися тільки в просвіт судини, але не в порожнину шлуночка, перешкоджаючи зворотному руху крові.

Кисень, необхідний для роботи самого серцевого м'яза, доставляється кров'ю, що тече по системі *коронарних (вінцевих) судин*. Вони беруть початок біля основи аорти, проходять через всю стінку серця, утворюючи безліч капілярів, і впадають у праве передсердя.

Природа серцевих скорочень. Серцю властивий *автоматизм* — здатність скорочуватися під дією електричних імпульсів, що виникають у ньому самому. Генератором таких імпульсів є *сино-атріальний* (синусно-передсердний) вузол — група клітин, розташованих у правому передсерді біля місця впадання нижньої порожнистої вени, здатних самозбуджуватися із частотою 60—75 разів на хвилину. Коли збудження від вузла передається на передсердя, вони скорочуються, викидаючи кров у шлуночки. Далі електричне збудження надходить в *атріо-вентрикулярний* (передсердно-шлуночковий) вузол, розташований у міжшлуночковій



Продідна система серця: 1 — сино-атріальний вузол, 2 — атріо-вентрикулярний вузол, 3 — пучок Гіса, 4 — волокна Пуркіньє

перегородці. Від цього вузла відходять групи клітин, що дістали назву *пучка Гіса*. Клітини пучка Гіса пронизують стінку шлуночків, закінчуючись *волокнами Пуркіньє*; ними збудження швидко поширюється навіть до найвіддаленіших ділянок, викликаючи узгоджені скорочення обох шлуночків. Шлуночки серця скорочуються, проте не разом із передсердям, а з деякою затримкою. Цьому сприяє атріо-вентрикулярний вузол. Сино-атріальний вузол, атріо-вентрикулярний вузол, пучок Гіса і волокна Пуркіньє складають *проводну систему серця*. Клітини провідної системи належать до м'язової (а не до нервової) тканини, хоча збудження, яке виникає в них, подібне за своєю природою до нервових імпульсів.

Електричні струми серця можуть бути записані за допомогою електрокардіографа. Електрокардіограмма (ЕКГ) в нормі складається з п'яти зубців (P, Q, R, S, T), які відповідають поширенню електричного струму від сино-атріального вузла до міокарда шлуночків. Розшифрувавши ЕКГ, фахівець може визначити патологічні відхилення в роботі серця.



Серцевий цикл. У діяльності серця є момент, коли м'язи передсердя та шлуночків розслаблені одночасно. Ця фаза триває 0,4 с і називається *діастолою*. Під час діастоли кров наповнює передсердя (праве передсердя заповнюється венозною кров'ю з порожністих вен і коронарної системи, а ліве — артеріальною кров'ю з легеневих вен). Потім передсердя скорочуються, видавлюючи кров у ще розслаблені шлуночки, причому стулкові клапани цьому не перешкоджають. Скорочення передсердя триває 0,1 с, після чого протягом 0,3 с скорочуються обидва шлуночки. Під дією підвищеного тиску крові стулкові клапани закриваються, а півмісяцеві відкриваються у просвіт судин. З правого шлуночка кров надходить у легеневі артерії, якими транспортується в легені, а з лівого шлуночка — в аорту. Скорочення передсердя і шлуночків триває загалом 0,4 с і називається *систолою*. Після систоли знову настає діастола, коли півмісяцеві клапани закриті, а серцевий м'яз розслаблений.

Регуляція роботи серця. Частота і сила серцевих скорочень регулюються вегетативною нерво-

юю та ендокринною системами. Активація симпатичної нервової системи приводить до підвищення частоти та сили скорочень, а парасимпатична система через блукаючий нерв знижує їх. Адреналін, що виділяється з надниркових залоз під час стресу, підвищення в крові концентрації вуглекислоти також активізують діяльність серця, збільшуючи швидкість доставки кисню до м'язів, головного мозку й інших органів.



Регуляція роботи серця

Хвороби серця. Найпоширенішою серцевою патологією є *ішемічна хвороба серця*, яка пов'язана з порушенням кровопостачання міокарда. У результаті сила скорочень знижується, і серце не може перекачувати стільки крові, скільки це необхідно для організму. *Інфаркт міокарда* виникає внаслідок цілковитого припинення надходження крові до ділянки серцевого м'яза (наприклад, у разі утворення тромбу або атеросклерозної бляшки в коронарній артерії). Позбавлені кисню клітини не можуть скорочуватися і незабаром гинуть. Оскільки серцеві м'язові клітини не здатні ділитися, на місці відмерлої ділянки виникає сполучнотканинний рубець. Хвора людина з підозрою на інфаркт потребує негайної госпіталізації.

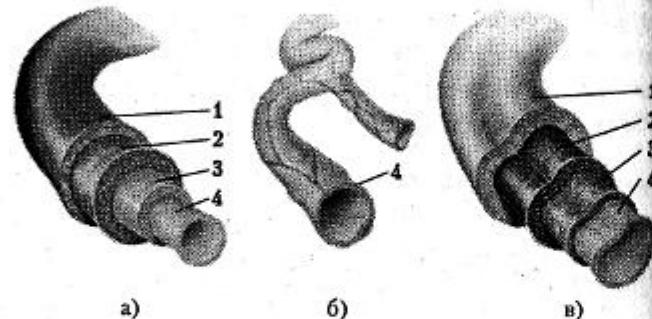


Атеросклерозні бляшки в коронарній артерії:
1 — ендотелій,
2 — стінка артерії, 3 — атеросклерозні бляшки, утворені відкладеннями ліпідів у стінці артерії

Кровоносні судини

Розрізняють три типи кровоносних судин: *артерії*, *вени*, *капіляри*.

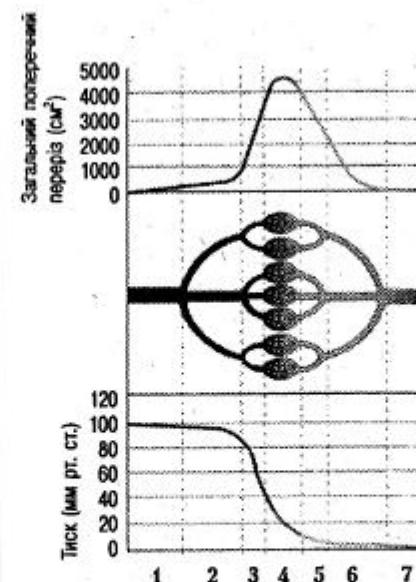
Будова кровоносних судин:
 а) артерія; б) капіляр; в) вена:
 1 — сполучнотканинна оболонка, 2 — гладенька мускулатура, 3 — еластичний шар, 4 — ендотелій



Артерії — судини, якими кров рухається від серця. Стінка артерій складається з трьох шарів. Внутрішній утворений клітинами епітеліальної тканини — *ендотеліоцитами*, які щільно прилягають один до одного і мають гладенькі поверхні, зменшуючи тим самим тертя крові об стінку судини. Середній шар представлений гладенькою м'язовою тканиною. Гладеньком'язових волокон особливо багато в дрібних артеріях, тоді як у великих (аорта, підключичні артерії) середній шар представлений в основному *еластиновими волокнами*. Завдяки цьому стінки таких артерій набувають гнучкості й не розриваються кров'ю, що виштовхується зі шлуночків під високим тиском. Зовнішній шар складається з пухкої сполучної тканини, до якої підходять нерви й дрібні артерії, які живлять судину. По артеріях великого кола кровообігу тече забагачена киснем артеріальна кров. По легеневих артеріях малого кола кровообігу до легень відтікає венозна кров.

Вени — судини, якими кров тече до серця. Стінка вен складається з тих самих трьох шарів, проте середній гладеньком'язовий шар розвинений слаб-

Венозні клапани: 1 — скелетний м'яз, 2 — венозні клапани



Площа поперечного перерізу кровоносних судин і тиск крові в них:
 1 — аорта, 2 — артерії, 3 — артеріоли, 4 — капіляри, 5 — венули, 6 — вени, 7 — порожниста вена

ко і стінка вен тонша, ніж в артерій. Вени мають клапани, що перешкоджають зворотному пливу крові. Просуванню венозної крові вгору по великих венах кінцівок сприяє скорочення скелетних м'язів. По венах великого кола кровообігу тече венозна кров, легеневі вени малого кола несуть до серця артеріальну кров.

Капіляри складаються лише з одного шару клітин — *ендотеліоцитів*, мають діаметр 3–8 мкм, довжину — від 0,2 до 0,7 мм. В організмі дорослої людини, за деякими оцінками, є 40 млрд капілярів сумарною довжиною в 100 тис. км і площею 1000 м². Проте в спокійному стані кров циркулює тільки в 25–35 % усіх капілярів; у разі фізичних навантажень кількість робочих капілярів скелетних м'язів збільшується. Найбагатшими на капіляри є головний мозок, міокард і печінка (до 3 тис. на 1 мм³); їх відносно мало в кістковій і жировій тканинах (100 на 1 мм³).

Тиск крові в артеріальній частині капіляра складає 32 мм рт. ст., а тиск навколошньої тканинної рідини — 25 мм рт. ст. Тому плазма з розчиненими в ній поживними речовинами (глюкоза, амінокислоти, ліпіди) виходить через простір між ендотеліоцитами в тканинну рідину, а звідти поживні речовини просякають в клітини. Кисень з артеріальної крові надходить у тканинні за законами дифузії. У венозній частині капіляра тиск крові падає до 12 мм рт. ст., і частина тканинної рідини, з розчиненими в ній продуктами метаболізму клітин і вуглекислим газом, потрапляє в капіляр. Надмірна кількість тканинної рідини виводиться через лімфатичні капіляри.

Кола кровообігу

Найбільші артерії людини: аорта, клубові, підключичні, стегнові, сонні, близькочіна артерії

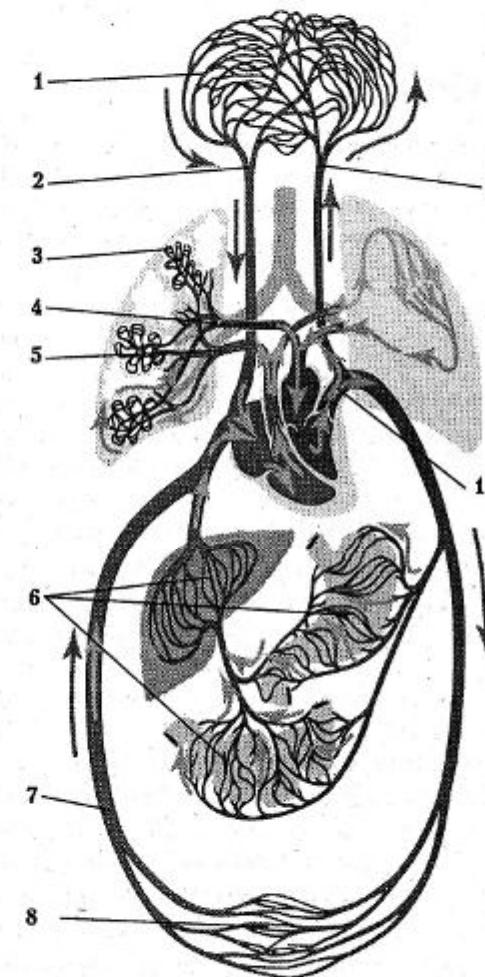
Найбільші вени людини: верхня та нижня порожнисті вени, підключичні, яремні, стегнові вени, ворітна вена печінки

Велике коло кровообігу починається в лівому шлуночку і закінчується в правому передсерді. З лівого шлуночка виходить аорта, яка дає початок **соннім і підключичним артеріям**, що живлять головний мозок і верхні кінцівки відповідно. Від цибулини аорти відходять також **коронарні артерії**. Аорта проходить через грудний і черевний відділи тулуба, від неї відгалужуються дрібніші судини до органів тіла (нирок, печінки, кишечника). У поперековому відділі аорта розгалужується на **праву та ліву клубові артерії**, які переходят в артерії нижніх кінцівок. Усі дрібніші артерії утворюють **артеріоли**. Кожна артеріола дає сітку **капілярів**, які потім збираються у **венули**. Венули зливаються у **вени**. Венозна кров з нижніх відділів тіла збирається в **нижню порожнисту вену**, а кров від голови та верхніх кінцівок — у **верхню порожнисту вену**. Порожнисті вени відкриваються у праве передсердя.

Мале коло кровообігу починається в правому шлуночку і закінчується в лівому передсерді. З правого шлуночка **легеневий стовбур** несе венозну кров у легені. **Легеневі артерії** поступово розгалужуються на дедалі дрібніші судини аж до **капілярів**, які обплітають стінки легеневих альвеол. Тут відбувається **газообмін**, і насичена кис-

нем кров надходить у праві та ліві легеневі вени, що відкриваються в ліве передсердя.

Під час систоли лівого шлуночка кров викидається в аорту під тиском 130–150 мм рт. ст. Такий тиск називають **системічним**. Проте навіть у діастолі тиск в аорти не опускається в нормі нижче за 65–80 мм рт. ст. Це **діастолічний тиск**. Стінки аорти витримують такий тиск завдяки



Система кровообігу: 1 — капіляри верхньої частини тіла, 2 — верхня порожниста вена, 3 — капіляри легенів, 4 — легенева вена, 5 — легенева артерія, 6 — капіляри внутрішніх органів, 7 — нижня порожниста вена, 8 — капіляри нижньої частини тіла, 9 — сонна артерія, 10 — аорта

безлічі еластичних волокон. З літами еластичність аорти зменшується, і систолічний тиск може підвищуватися до 200 мм рт. ст. Швидкість руху крові в аорті досягає 0,5 м/с безпосередньо після систоли шлуночків і падає до нуля у фазу діастоли. Такий кровотік в аорті та великих артеріях називають *пульсуючим*.

У дрібніших артеріях, розташованих далі від серця, систолічний тиск і швидкість плину крові зменшуються (тиск у плечової артерії, де його звичайно вимірюють тонометром, складає 110–120 мм рт. ст.), а пульсуючий кровотік змінюється безперервним. Швидкість руху крові в капілярі — 0,5–0,7 мм/с, тиск 32 мм рт. ст. У венулах і венах швидкість кровотоку знову підвищується за рахунок клапанів і скелетних м'язів, а тиск крові продовжує падати. У нижній порожнистій вені кров тече зі швидкістю 0,2 м/с, а тиск тут дорівнює 4–5 мм рт. ст. Ще однією рушійною силою просування крові є присисна сила правого передсердя, оскільки тиск в ньому нижчий за атмосферний.

Під час удару крові, що викидається зі шлуночка, об стінки аорти по судинах великого кола зі швидкістю 6 м/с поширяється *пульсова хвилля*. У місцях, де артерії лежать безпосередньо під шкірою (наприклад променева або сонна), можна промацяти *пульс*.

Регуляція кровообігу. Рух крові по судинах регулюється нервовими і гуморальними механізмами. У довгастому мозку розташований *судинний центр*, від якого до артерій і вен прямують *судинорухові нерви*. По *судинозвужувальних нервах* постійно проходять нервові імпульси, завдяки чому судини перебувають у дещо звуженому стані. Це явище називається *судинним тонусом*. У разі припинення імпульсів від таких нервів відбувається розширення судин певного органа. Деякі органи іннервуються і *судинорозширувальними нервами*, імпульсація по яких приводить до збільшення їхнього просвіту. Не іннервуються тільки капіляри — їх відкритий або закритий стан визначається тонусом артеріол.

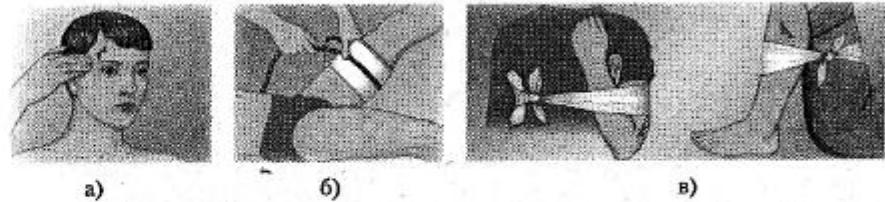
У кровоносних судинах і в камерах серця розташовані *барорецептори*, що реагують на величину тиску крові. З підвищенням тиску в системі

они по чутливих нейронах посилають імпульси в судинний центр довгастого мозку, і імпульсація судинозвужувальних нервів зменшується — судини розширяються і тиск падає.

Адреналін надниркових залоз викликає розширення артерій м'язів і звуження артерій внутрішніх органів. На тонус судин здатні впливати й інші гормони — *тироксин, вазопресин*. Підвищення концентрації вуглекислого газу та закислення крові також приводять до розширення судин, особливо артерій легенів і серця. Така гнучка система регуляції дозволяє пристосувати діяльність кожного органа до потреб усього організму в даний момент часу.

Перша допомога у разі кровотечі

Кровотечі бувають артеріальні, венозні та капілярні. Артеріальні кровотечі дуже небезпечні. Яскраво-червона кров струменить з рани. У цьому випадку необхідно затиснути пошкоджену артерію вище місця поранення, а потім накласти тугу пов'язку з чистого рушника або марлі вище рани. Пов'язку періодично послабляти, щоб уникнути омертвіння тканин, позбавлених кисню. Потерпілу людину треба відправити до лікарні. У разі венозної кровотечі з рани витікає кров темно-червоного кольору. Пов'язку необхідно



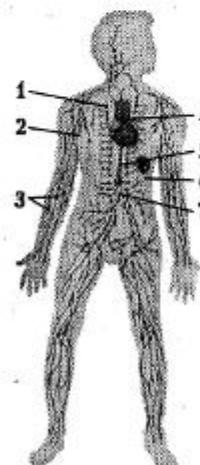
Методи зупинки кровотечі: а) пальцеве притиснення; б) накладання джгута; в) метод максимального згинання кінцівок

накладати на місце поранення. Капілярна кровотеча зупиняється в результаті процесів тромбоутворення.

Лімфа. Лімфообіг

Лімфа відрізняється від пазми низьким вмістом білка (у середньому 20 г/л). Лімфатична система в організмі людини виконує такі функції:

- 1) дренажну — по лімфатичних судинах відтікає надлишок тканинної рідини;
- 2) захисну — в лімfovузлах відбувається розвиток лімфоцитів і знешкодження ними чужорідних для організму речовин;
- 3) транспортну — відбувається всмоктування ліпідів в лімфатичні капіляри кишкових ворсинок і їхній транспорт у кров.



Лімфатична система: 1 — місце впадання грудної протоки в підключичну вену, 2 — лімфатичний вузол, 3 — лімфатичні судини, 4 — тимус, 5 — грудна протока, 6 — селезінка, 7 — цистерна грудної протоки

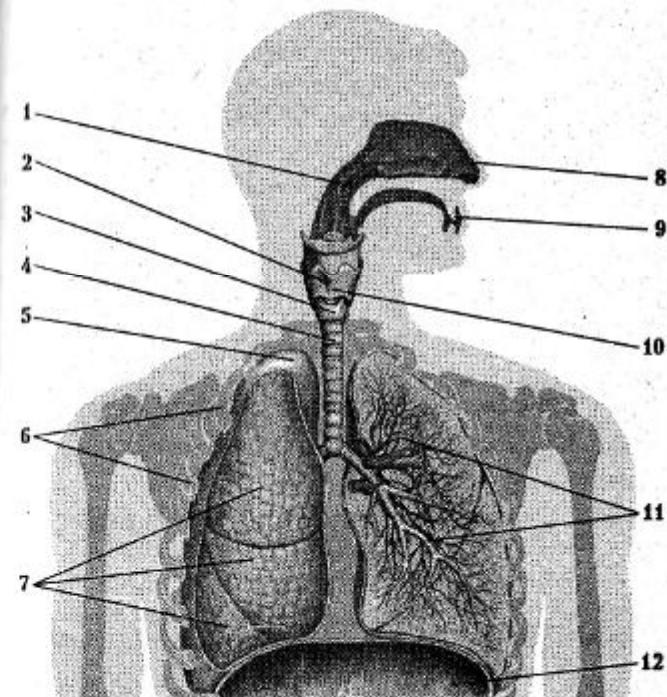
Усі тканини, за винятком поверхневих шарів шкіри, хрящів, кісткової тканини, кришталіка і деяких інших, пронизані безліччю **лімфатичних капілярів**. Ці капіляри, на відміну від кровоносних, замкнені з одного кінця і мають значно більший діаметр. Вони збираються в більші **лімфатичні судини** (вени), які мають клапани. По ходу судин розташовані **лімфатичні вузли**, що затримують найбільші частинки, які містяться в лімфі. Це відбувається завдяки наявності клітин, здатних до фагоцитозу. Найбільші скупчення лімфатичних вузлів розташовані в паху, пахвових западинах, уздовж травного тракту. Лімфоїдні скupчення в ділянці зіву дістали називати **мигдалин** (див. малюнок на с. 461). Швидкість руху лімфи невисока і здійснюється в основному за рахунок скорочення гладеньком'язових клітин стінки судин і роботи скелетних м'язів. Лімфатичні вени збираються в **лімфатичні протоки**, що відкриваються в **підключичні вени**.

ДИХАЛЬНА СИСТЕМА

Дихальна система забезпечує процес газообміну між організмом і навколошнім середовищем (дихання). Розрізняють тканинне та легеневе дихання. Перше становить собою процес використання кисню в клітинах, а друге — газообмін у легенях.

Будова органів дихання

Виділяють **повітроносні шляхи** і власне дихальний (респіраторний) апарат. До повітроносних шляхів відносять **носову порожнину**, **глотку**, **горло**, **трахею** та **бронхіоли**; у них повітря, що вдихається, зігрівається, очищається від різних частинок (пороху тощо) і зволожується.

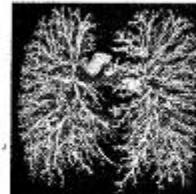


Дихальна система: 1 — носоглотка, 2 — щитоподібний хрящ, 3 — перенеподібний хрящ, 4 — трахея, 5 — плева, 6 — ребра, 7 — частки легені, 8 — носова порожнина, 9 — ротова порожнина, 10 — горло, 11 — бронхи, 12 — діафрагма

Вібрація голосових зв'язок під час видиух утворює звук, гучність якого визначається амплітудою вібрації, а висота — частотою. Подовження голосових зв'язок у період статевого дозрівання у хлопчиків приводить до ламання голосу (зниження його частоти)



Війчастий епітелій дихальних шляхів



Бронхіальне дерево

У власне дихальному відділі, який складається з альвеол, здійснюються процеси газообміну.

Носова порожніна ділиться **кістково-хрящовою перегородкою** на дві половини. У кожній з них є три **носові ходи**. Слизова оболонка носової порожнини вистелена епітелієм. У слизовій оболонці верхнього носового ходу розташуються **нохові** (рецепторні) **клітини**. Епітелій середнього і нижнього носових ходів складається з **війчастих** і **залозистих** клітин. Останні продукують велику кількість **слизу**, який обволікає чужорідні частинки, а завдяки ритмічним рухам війок грудочки слизу пересуваються назовні і виводяться в зонніше середовище. Слиз виконує ще одну функцію — зволожує повітря, що вдихається. За різних інфекцій залозисті клітини значно збільшують його продукцію (нежить), що забезпечує інтенсивне видалення хвороботворних мікроорганізмів. Під слизовою оболонкою розташована велика кількість кровоносних судин, тому повітря в носовій порожнині зігрівається. Повітря з носової порожнини надходить спочатку в її носову частину — **носоглотку**, потім у ротову — **гортань**.

Гортань виконує дві функції: дихальну і голосотвірну. Вона складається з дев'яти рухомо сполучених хрящів, найбільшими з яких є **щитоподібний**, **перенеподібний**, **надгортаний (надгортанник)**. Хрящові пластинки щитоподібного хряща сполучені у чоловіків майже під прямим кутом і утворюють **қадик (адамове яблуко)**. Внутрішня поверхня гортані вистелена слизовою оболонкою, що виконує захисну функцію. У гортані розташовані **голосові зв'язки**, ступінь натягу яких регулюється голосовими м'язами. Гортань переходить у **трахею**.

Трахея проходить спереду від стравоходу і складається з хрящових півкілець, сполучених між собою зв'язками. Частина стінки, обернена до стравоходу, утворена гладенькими м'язами, завда-

ючи чому по стравоходу можуть проходити чималі шматки їжі. Слизова оболонка трахеї представлена війчастими епітеліальними та залозистими клітинами й виконує ті ж функції, що й у носовій порожнині. На рівні п'ятого грудного хребця трахея розділяється на два **бронхи**.

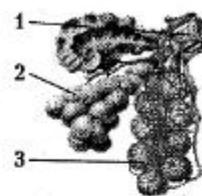
Бронхи входять у легені й багаторазово розгалужуються, утворюючи **бронхіальне дерево**. Головні бронхи за будовою нагадують трахею — вони мають хрящові кільця, сполучені зв'язками. У міру зменшення діаметру бронхів хрящі поступово змінюють форму і зовсім зникають у **бронхіолях** (їх діаметр не більший за 1 мм). Бронхіоли переходят в **альвеолярні ходи**, на стінках яких подібно до грона винограду розташовані **альвеоли**.

Легені займають практично весь об'єм грудної клітки. Права легеня складається з трьох часток; ліва легеня трохи менша за праву й складається з двох часток (це пов'язано з присутністю серця). Поверхня легенів вкрита сполучнотканинною **легеневою плеврою**, яка зростається з внутрішньою поверхнею грудної порожнини, **діафрагмою**, перикардом, утворюючи замкнений мішок — **плевральну порожнину**, частково заповнену рідиною (знижує тертя внаслідок руху легенів під час вдиху-видиху).

Альвеоли обплетені густою сіткою капілярів. Вони складаються лише з одного шару сплющених епітеліальних клітин. Таким чином, між просвітом альвеоли і просвітом капіляра розташовано лише два шари клітин.

Газообмін у легенях

Про інтенсивність **газообміну** в легенях можна судити з газового складу повітря, що вдихається (21 % кисню, 0,1 % вуглекислого газу) і видихається (14–16 % кисню, 4 % вуглекислого газу). Атмосферний кисень легко транспортується з альвеоли



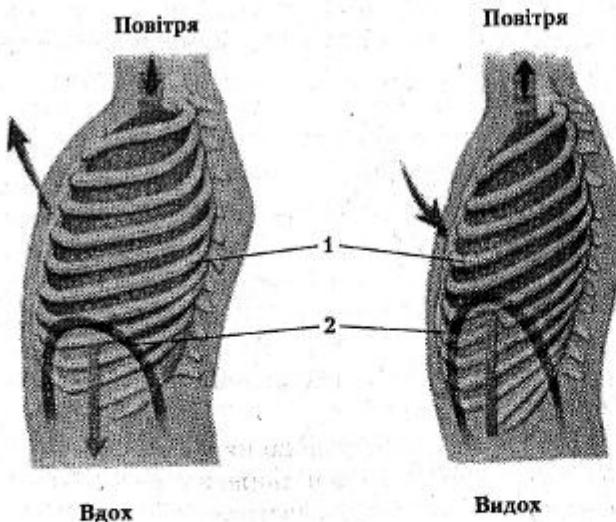
Будова альвеоли:
1 — бронхіоли,
2 — альвеолярні пухирці, 3 — капілярна сітка

Число альвеол у легенях досягає 600–700 млн, а сумарна площа поверхні — 120 м². Проте діаметр кожної альвеоли не перевищує 300 мкм.

у венозну кров і зв'язується з гемоглобіном еритроцитів з утворенням оксигемоглобіну. Транспорт здійснюється шляхом простої дифузії, за рахунок різниці концентрацій кисню між кров'ю і повітрям в альвеолах. За рахунок різниці концентрацій вуглекислий газ із крові шляхом дифузії потрапляє у просвіт альвеоли. Насичена киснем артеріальна кров надходить по легеневих венах до лівого предсердя і далі у велике коло кровообігу.

Механізм дихання

Дихальні рухи забезпечуються діяльністю міжреберних м'язів і діафрагми. Під час вдиху зовнішні міжреберні м'язи скорочуються, ребра віддаляються від хребта й об'єм грудної клітки збільшується. Це приводить до падіння тиску в плевральній порожнині (вона герметична), і легені, притягуючись до грудної клітки, розширяються. Діафрагма під час вдиху сплющується, також сприяючи розширенню нижніх відділів легенів. Падіння тиску в альвеолах у результаті



Механізм дихальних рухів:
1 – грудна клітка і міжреберні м'язи,
2 – діафрагма

розширення легенів приводить до засмоктування в них повітря, відбувається вдих.

Під час видиху скорочуються внутрішні міжреберні м'язи, а діафрагма повертається в початкове положення. Тиск у плевральній порожнині збільшується і легені стискаються. Тиск в альвеолах також підвищується і повітря з них виштовхується назовні — відбувається видих.

Залежно від переважаючої участі в дихальних рухах міжреберних м'язів або діафрагми розрізняють відповідно *грудний* і *черевний типи дихання*. Частота дихальних рухів складає в спокійному стані 13–16 разів/хв.

Об'єм повітря, що віддається в спокійному стані (до 500 мл), називається *дихальним об'ємом*. Об'єм повітря, яке може бути видихнути у разі максимального видиху після максимального вдиху, називають *життєвою ємністю легенів*. Вона складає 3000–4000 мл. Проте деяка кількість повітря (1000–1500 мл) залишається в легенях навіть після максимального видиху — *залишковий об'єм*.

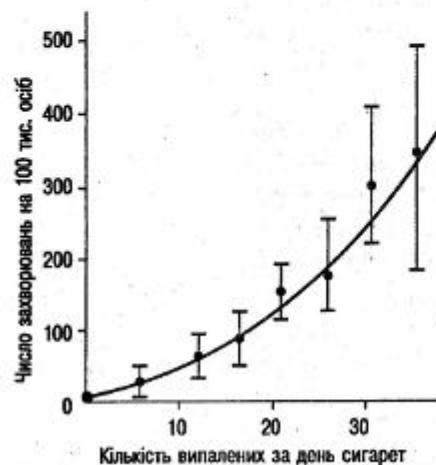
Регуляція дихання

Дихальний центр розташований у довгастому мозку. Одні групи нейронів центру забезпечують процес вдиху, інші — видиху. Особлива група нейронів відповідає за зміну вдиху на видих, і навпаки. Низхідними шляхами сигнали від центру надходять до рухових нейронів спинного мозку, які віддають команди міжреберним м'язам і діафрагмі. Проте ми довільно можемо зупинити або прискорити дихання, що говорить про підпорядкування дихального центру довгастого мозку корі великіх півкуль.

На частоту і глибину дихання впливають хімічні чинники крові. Так, за підвищеної концентрації вуглекислого газу в крові частота і глибина вдихів

збільшується (наприклад під час фізичних навантажень). Навпаки, якщо зробити серію глибоких і частих вдихів, то можна довільно затримати дихання на 2 хвилини і більше, оскільки концентрація вуглекислого газу в крові весь цей час залишатиметься на низькому рівні.

Гігієна органів дихання



Залежність імовірності розвитку ракових захворювань від інтенсивності паління

Вдихування забрудненого або погано вентильованого повітря шкідливо діє не лише на дихальну систему, але й на весь організм. Саме тому нині йде інтенсивна боротьба за чистоту атмосферного повітря у великих містах. Робочі й учбові приміщення необхідно обладнати системою очищення і вентиляції. Значний токсичний ефект чинить паління. Шкідливу дію має не тільки нікотин, але й смоли. Останні осідають на стінках альвеол, що призводить до втрати ними еластичності та можливості брати участь в обміні газів.

СИСТЕМА ВІДДЛЕННЯ

До системи виділення людини відносять **нирки**, **сечоводи**, **сечовий міхур** і **сечівник**. Система виділення виконує такі функції:

- 1) видалення продуктів обміну речовин з організму;

- 2) підтримка концентрації солей у крові (тобто регуляція осмотичного тиску);
- 3) контроль об'єму циркулюючої крові.

Функцію виділення частково виконують інші органи: **легені** (вуглекислий газ і 15 % води), **шкіра** (до 20 % води, мінеральні солі, невелика кількість сечовини), **кишечник** (жовчні кислоти і 6 % води).

Будова нирки. Утворення сечі

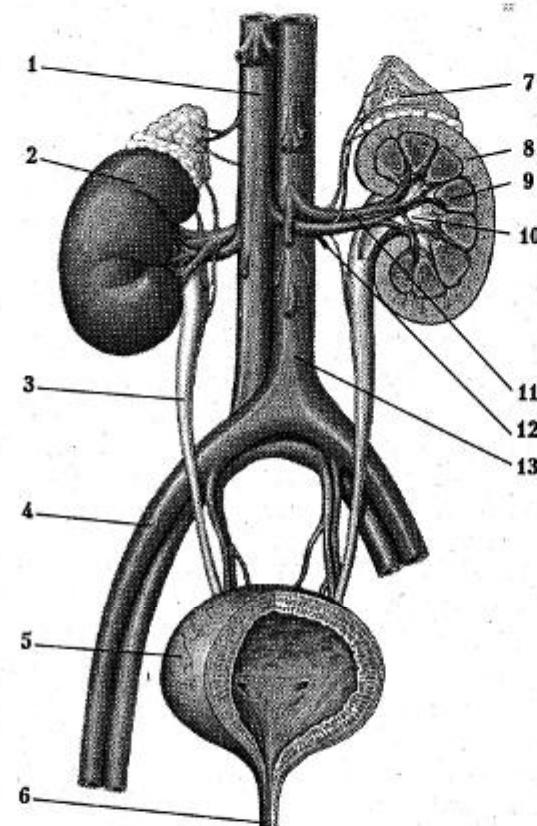
Нирки — спеціалізовані органи виділення, основна функція яких полягає у виведенні з організму надмірної кількості води, сечовини, мінеральних солей. Вони розташовуються на задній стінці черевної порожнини й вкриті жировою капсулою. У кожній нирці розрізняють зовнішню *кіркову* і внутрішню *мозкову речовину*. Основною структурно-функціональною одиницею нирки є **нефрон** (у кожній нирці їх близько мільйона). Він складається з **ніркового тільце** та **канальцевого апарату**. Ніркове тільце нефронів розташоване в кірковій речовині й виконує функцію фільтра.

Фільтрація. У нірковому тільці відбувається перший етап сечоутворення — **фільтрація**. Воно утворене судинним **мальпігієвим клубочком** і **капсулою Шумлянського—Боумена**. Капсула становить собою чашу, що охоплює капіляри клубочка (див. малюнок на с. 484); вона має вигляд двох сфер, менша з яких поміщена в більшу таким чином, що між їхніми стінками є порожнина. Внутрішня стінка капсули складається з одного шару епітеліальних клітин, які в місцях дотику з капілярами мають вирости — **ніжки**, що значно збільшують поверхню фільтрації. Капіляри **мальпігієвого клубочка** утворюються з приносної артеріоли і збираються знову-таки тут у виносну артеріолу, яка в багатьох нефронах має менший

У мозковій речовині нирки людини виділяють 7–10 пірамід, утворених безліччю каналеців нефронів, які закінчуються нірковими сосочками. Сосочки відкриваються в малі ніркові чашечки, а ті — у 2–3 великі чашки. Нарешті, великі чашки, з'єднуючись одна з одною, утворюють загальну порожнину — ніркову миску. Сеча з каналецевого апарату нефронів потрапляє в піраміди і через ніркові сосочки проходить у чашки, миску та сечовід.

діаметр, ніж приносна. Завдяки цьому створюється **ефективний тиск** клубочкової фільтрації. Таким чином, щоб якась речовина потрапила з крою в порожнину капсули, вона має пройти крізь **систему фільтрів** – ендотелій капілярів і вирости епітеліальних клітин клубочка.

Сечовидільна система: 1 – нижня порожнista вена, 2 – нирка, 3 – сечовід, 4 – загальна клубова артерія, 5 – сечовий міхур, 6 – сечівник, 7 – надніркова залоза, 8 – корковий шар, 9 – мозковий шар, 10 – ниркова миска, 11 – ниркова артерія, 12 – ниркова вена, 13 – черевна частина аорти



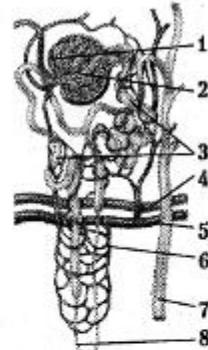
Фільтрації піддаються вода, глюкоза, амінокислоти, деякі гормони, сечовина, іони Na^+ , Ca^{2+} , K^+ . Усі ці речовини утворюють **фільтрат**, або **первинну сечу**. У крові, що відтікає по виносній ар-

теріолі, залишаються лише формені елементи, білки та молекули інших речовин з масою не меншою за 68 000 Да. За хвилину через обидві нирки проходить 1250 мл крові, що приводить до утворення 125 мл фільтрату. Це означає, що 10 % крові, що проходить через нирки, переходить у фільтрат.

Реабсорбція. Далі з ниркового тільця первинна сеча потрапляє в каналцевий апарат нефрому. У каналцях відбувається другий етап сечоутворення – **реабсорбція**, яка становить собою АТФ-залежний процес всмоктування більшості (99 %) молекул (амінокислот, глюкози), що профільтрувалися, назад у кров.

Канальцевий апарат нефрому складається із системи **прямих і звивистих каналців і петлі Генле**, яка глибоко заходить у мозкову речовину нирки. Довжина каналців нефрому становить 35–50 мм, а загальна довжина всіх каналців обох нирок – 70–100 км. Вони утворені одношаровим епітелієм з виростами-війками, що збільшують його поверхню до 40–50 м². У різних відділах каналців реабсорбуються вода, йони, глюкоза, а концентрація сечовини дедалі зростає. Реабсорбція здійснюється епітеліальними клітинами каналцевого апарату, які потім секретують поглинені ними речовини назад у кров. Кров до каналців доставляють виносні артеріоли, які повторно розпадаються на капіляри. Капіляри йдуть уздовж каналців і збираються далі у венули та вени, утворюючи в результаті **ниркову вену**. Таким чином, судини нирок мають важливу особливість: вони формують сітку капілярів як у клубочку, так і по ходу каналців.

Звивистий каналець відкривається в **збирну трубочку**, де відбувається подальше всмоктування води. Саме у збирних трубочках утворюється **вторинна сеча**, яка виводиться з організму. Сеча по системі збирних трубочок надходить у **ниркові чашечки**, а потім у **ниркову миску**, яка переходить



Нефрон: 1 – капсула, 2 – нирковий клубочок, 3 – звивистий каналець, 4 – артерія, 5 – вена, 6 – міжканальцеві капіляри, 7 – збирна трубочка, 8 – петля Генлі



Мікрофотографія ниркового тільця



Будова ниркового тільца: 1 – виносна артеріола, 2 – приносна артеріола, 3 – капіляри клубочка, 4 – клітини капсули Шумлянського–Боумена, що мають вирости, 5 – порожнина капсули

у сечовід 30–35 см завдовжки. Пересування сечі по сечоводу здійснюється завдяки перистальтичним скороченням гладеньких м'язів його стінки (швидкість – 2–3 см/с). Обидва сечоводи відкриваються в **сечовий міхур** – непарний порожністий м'язовий орган, де сеча накопичується (об'єм сечового міхура досягає 0,5 л). Його нижній відділ утворює **сечівник**. Сечівник жінки має довжину 3–6 см, чоловіка – 16–22 см.

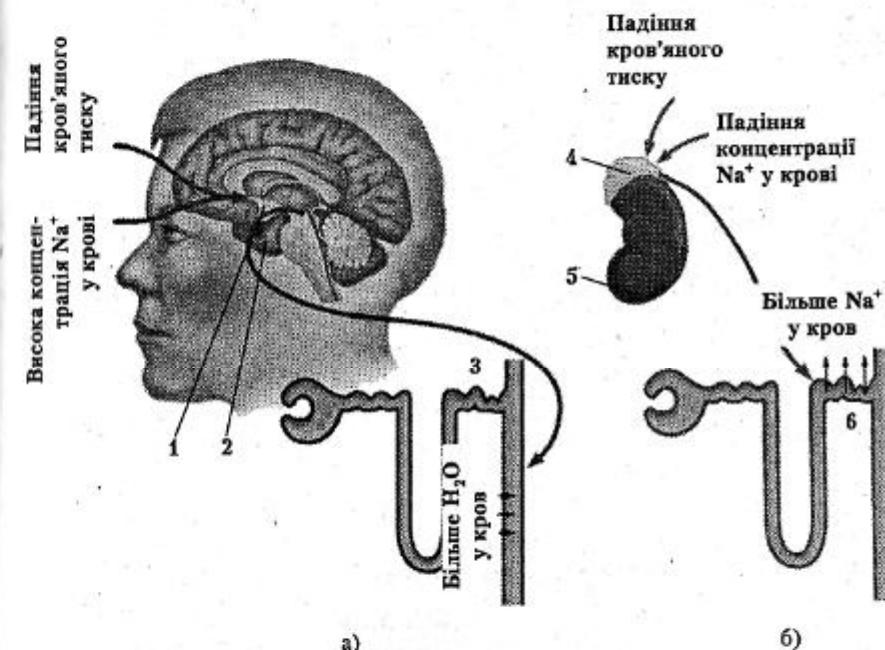
Товщина стінок порожнього сечового міхура складає 1,5 см. У міру наповнення сечею його стінки розтягуються і потоншуються до 2–3 мм. Під час розтягування сечового міхура від рецепторів його слизової оболонки та м'язів імпульси надходять у **центр сечовиділення** (попереково-крижовий відділ спинного мозку). Звідти по рухових волокнах подається команда до випорожнення, яке відбувається завдяки узгодженому скороченню мускулатури міхура і розслабленню двох сфинктерів сечівника.

Таким чином, виділення речовин у нирках починається з відбору частини плазми крові – рідини, що підлягає очищенню. Цей відбір відбувається в процесі фільтрації, а в результаті утворюється первинна сеча. Потім відбувається сортування молекул на корисні й такі, що підлягають виділенню. У процесі реабсорбції корисні речовини повертаються в кров, а всі інші концентруються, і це приводить до утворення вторинної сечі. Вторинна сеча виводиться з організму.

Регуляція роботи нирок

Регуляція роботи нирок здійснюється за двома механізмами: гуморальному та нервовому. В обох випадках сигналом є зміна осмотичного тиску крові, який сприймається осморецепторами гіпоталамуса.

Гуморальна регуляція. Зі зменшенням об'єму крові (наприклад унаслідок сильних кровотеч) активація осморецепторів приводить до викиду **антидіуретичного гормону (вазопресину)**. Через задню частку гіпофіза цей гормон виділяється в кров і впливає на клітини звивистих каналців і збирних трубочок, підсилюючи процес зворотного всмоктування води. У результаті об'єм вторинної сечі, що виділяється, зменшується. Якщо об'єм крові підвищений (наприклад унаслідок поглинання великої кількості рідини), виділення антидіуретичного гормону знижується, що приводить до уповільнення всмоктування води нирками.



Гуморальна регуляція роботи нирок: а) антидіуретичний гормон сповільнює утворення сечі: 1 – гіпоталамус, 2 – задня частка гіпофіза, 3 – збирна трубочка нефрона; б) альдостерон зменшує виділення сечі: 4 – надніркова залоза, 5 – нирка, 6 – дистальний каналець нефрона

На діурез впливає *адреналін*: він звужує виносні артеріоли, завдяки чому підвищується тиск фільтрації і, отже, збільшується утворення первинної сечі. Проте цей ефект викликається низькими концентраціями адреналіну в крові. У разі високого його вмісту спостерігається *анурія* (відсутність виведення сечі з організму). *Альдостерон* кори надниркових залоз стимулює поглинання йонів натрію і води каналцями нирок, зменшуючи виділення сечі.

Нервова регуляція зводиться до зменшення або збільшення просвіту приносних або виносних артеріол, унаслідок чого змінюється тиск фільтрації.

Порушення роботи системи виділення

Велику небезпеку для нирок становлять мікроорганізми, що потрапляють в органи виділення. Найпоширенішим захворюванням нирок є *нephrit* — запалення ниркових клітин, викликане бактеріями. Найважливішою умовою роботи нирки є клубочкова фільтрація з утворенням первинної сечі. Значне зменшення об'єму первинної сечі може настати раптово (*гостра ниркова недостатність*) або розвивається в процесі тривалої хвороби (*хронічна ниркова недостатність*). До розвитку першої може привести порушення кровопостачання нирки або гостра серцева недостатність.

Усілякі інфекції, застій сечі, її нетиповий склад можуть призводити до *сечокам'яної хвороби* — утворення каменів у нирках. Вони можуть утворюватися навіть у маленьких ниркових каналцях, але особливо небезпечна поява у нирковій місці каменів, які збільшуються в розмірах і порушують роботу нирки. Камені не тільки утруднюють відтік сечі, але, просуваючись по сечовивідніх шляхах, травмують їх, спричинюючи сильний біль.

У подряпини може проникнути інфекція, ускладнюючи перебіг сечокам'яної хвороби.

ШКІРА

Функції шкіри

Шкіра виконує такі функції:

- 1) **захисну** — непошкоджений шкірний покрив є міцним захистом від хвороботворних мікроорганізмів;
- 2) **терморегуляційну** — крізь поверхню шкіри постійно відбувається виділення тепла (якщо тільки температура навколошнього середовища нижча за 36,6 °C), випаровування поту також приводить до охолодження організму;
- 3) **виділення** — з поверхні шкіри протягом доби виділяється не менше за 500 мл поту;
- 4) **обміну** — шкіра бере активну участь в обміні вітаміну D, у накопиченні й обміні жирів;
- 5) **рецепторну** — у шкірі міститься безліч рецепторів болювої, температурної і тактильної чутливості.

Будова шкіри

Шкіра складається з *епідермісу*, *дерми* (власне *шкіри*) та *підшкірної жирової клітковини*.

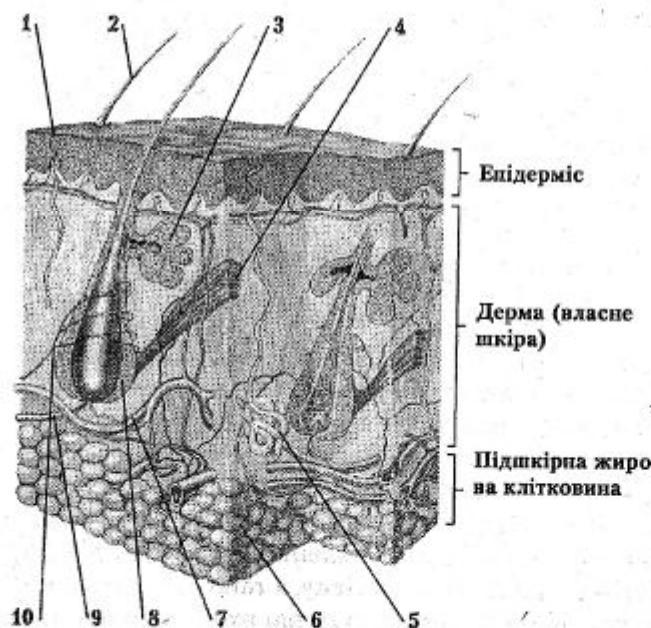
Епідерміс — зовнішній шар шкіри, представлений багатошаровим роговіючим епітелієм завтовшки 0,05–1,5 мм. Внутрішній шар епідермісу складається із живих клітин, що діляться і відповідають за його оновлення. Багато з них містять пігмент *меланін*, що зумовлює колір шкіри й оберігає її від ультрафіолетових променів.



У клітинах шкіри альбіносів не виробляється меланін

Зовнішні шари епідермісу складаються з мертвих клітин — лусок, заповнених білком *кератином*. Вони постійно злущуються з поверхні шкіри, видиляючи налиплі частинки пилу, бруду та мікроорганізми. Таким чином, основна функція епідермісу — захисна.

Дерма утворена сполучною тканиною завтовшки 1–2,5 мм. Вона складається з двох шарів — *сосочкового і сітчастого*. Сосочковий шар (зовнішній) представлений пухкою сполучною тканиною. Він утворює *сосочки*, що заходять до епідермісу. До них підходять кровоносні судини, завдяки чому здійснюється живлення клітин епідермісу (останні не мають власних кровоносних судин і нервів). Сосочки відповідають за формування шкірного рельєфу. Сітчастий шар містить безліч колагенових волокон, що йдуть під кутом одно до одного і надають шкірі пружності



Будова шкіри:

- 1 — потова пора,
- 2 — волосина,
- 3 — сальна залоза,
- 4 — м'яз, що піднімає волосину,
- 5 — потова залоза,
- 6 — жирова кліткова тканина,
- 7 — венула,
- 8 — волосяний фолікул,
- 9 — артеріола,
- 10 — нерви

й еластичності. Тут залягають корені волосся, сальні та потові залози.

Підшкірна жирова клітковина містить жирову тканину й відіграє важливу роль у терморегуляції, є жировим депо організму. Товщина цього шару може досягати кількох сантиметрів.

Волосся

Волосся є похідним епідермісу. Розрізняють виступаючу частину — *стрижень*, що складається з білка кератину, меланіну і пухирців повітря, і занурений в дерму корінь, поміщений у *волосяну сумку (фолікул)*. У волосяну сумку відкривається *сальна залоза*, секрет якої змащує волосся. До сумки підходить *м'яз, який піднімає волосся*. Його скорочення приводить до спорожнення сальної залози й переводить волосся в перпендикулярне до шкіри положення.

Колір волосся залежить від інтенсивності пігменту. В альбіносів пігмент абсолютно відсутній, а посивіння волосся в похилому віці зумовлене збільшенням вмістом пухирців повітря і припиненням синтезу пігменту. Людське волосся росте із середньою швидкістю 1,27 см на місяць.

Потові залози

Кінцеві відділи потових залоз залягають у дермі, а довгі *вивідні протоки* відкриваються на поверхні шкіри в *потовій порі*. Секрет потових залоз — *пот* — містить 97–99,5 % води, невелику кількість солей, сечовини, сечової кислоти, креатиніну. Запах поту зумовлений розкладанням сечовини з виділенням аміаку, а також бактерійним розкладом жирних кислот, що входять до складу



Мікрофотографія волосини

Число волосин на 1 см² шкіри коливається від 320 (на верхній) до 18 (на тильної білки). Загальне число волосин на голові — 80 тис. у рудих, 100 тис. у брюнетів і близько 140 тис. у блондинів

Кількість потових залоз на 1 см² – до 500, усього їх близько 2–2,5 млн.

поту, до більш летких продуктів (наприклад масляної кислоти).

Піт утворюється безперервно – близько 500 мл на добу в спокійному стані за низької температури навколошнього середовища. У разі фізичної роботи або високої температури його відділення різко підвищується. За температури вищої за 37 °C організм віддає тепло тільки шляхом потовиділення. Центри потовиділення розташовані в спинному мозку.

Порівняння складу сечі та поту

Сеча	Піт
Вода (96 %)	Вода (97–99,5 %)
Солі: фосфати, сульфати (1,5 %)	Солі: фосфати, сульфати
Сечовина (2,5 %)	Сечовина (0,1 %)
Іони: Na ⁺ , K ⁺ , Mg ²⁺ , NH ₄ ⁺ , Cl ⁻	Сечова кислота
pH – 5–8	Молочна кислота
	Піровиноградна кислота
	NaCl (0,5 %)
	Креатинін
	Жирні кислоти
	Серин

Нігти

Ніготь є похідним епідермісу. Він складається з нігтєвої пластинки, що лежить на сполучнотканинному нігтєвому ложі. Нігті пальців рук ростуть зі швидкістю 0,05 см на тиждень, що в 4 рази швидше, ніж на ногах. Ріст здійснюється завдяки поділу клітин кореня нігтя.

Рецепторний апарат шкіри

Кількість болючих рецепторів на 1 см² поверхні шкіри досягає 100–200, а загальна їх кількість – близько 1 млн. Кількість тактильних рецепторів складає в середньому 25 на 1 см² (усього 500 тис.). Вони розподілені украй нерівномірно:

найбільша кількість зосереджена на подушечках пальців, на кінчику носа, трохи менше на долоні, ще менше на спині.

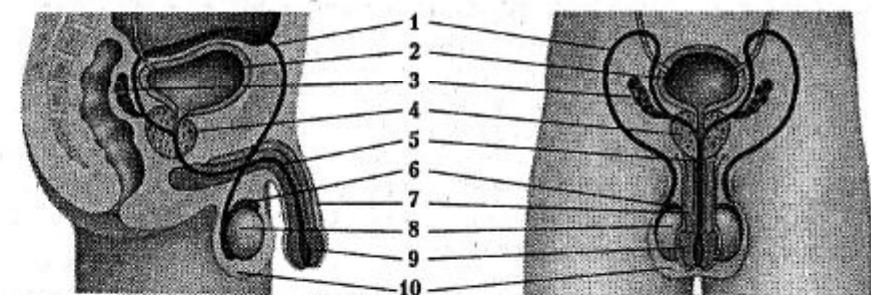
У середньому на 1 см² поверхні шкіри припадає 12–15 холодових терморецепторів і 1–2 теплові.

СТАТЕВА (РЕПРОДУКТИВНА) СИСТЕМА. ОНТОГЕНЕЗ

Статева система людини представлена чоловічими та жіночими статевими органами, які за своїм розташуванням поділяють на зовнішні та внутрішні.

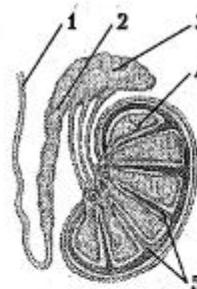
Чоловічі статеві органи

Внутрішні чоловічі статеві органи. До внутрішніх чоловічих статевих органів відносять сім'янники (яєчка), сім'явивідні протоки, передміхурову та деякі інші залози та сечівник. Останній слугує у чоловіків як для виведення сечі, так і для проходження сперматозоїдів.



Чоловіча статева система: 1 – сім'явивідна протока, 2 – сечовий міхур, 3 – нашийний мішечок, 4 – передміхурова залоза, 5 – сечівник, 6 – придаток яєчка, 7 – печеристе тіло, 8 – яєчко, 9 – статевий член, 10 – мошонка

Сім'янники (яєчка) – парні статеві залози, що виконують такі функції: утворення

**Будова яєчка:**

1 – сім'явівідна протока, 2 – протока придатка, 3 – придаток яєчка, 4 – звивисті сім'яні канальці, 5 – сполучнотканинні перегородки яєчка

сперматозоїдів (екзокринна функція) і виділення чоловічих статевих гормонів (ендокринна функція). Сім'яники разом з їхніми придатками містяться в **мошонці** і вкриті безліччю **оболонок**. Сім'яник розділений сполучнотканинними перегородками на 100–300 часточок. У кожній часточці розташований щільно упакований звитий **сім'яний каналець** завдовжки 50–80 см. Загальна довжина всіх каналців одного яєчка складає 300–400 м. У сім'яних каналцях є декілька груп клітин. Одні з них інтенсивно діляться, перетворюючись на **сперматозоїди**, інші доставляють до сперматозоїдів поживні речовини і видаляють продукти обміну речовин. Третя група клітин каналців відповідає за вироблення чоловічого статевого гормону — **тестостерону**.

Сім'яні канальці виходять із сім'яника і впадають в єдину **протоку придатка**, довжина якого досягає 6 м. Дозриваючи, сперматозоїди переміщаються по каналцях у протоку придатка, де вони накопичуються і набувають здатності до запліднення яйцеклітини. Протока придатка переходить у **сім'явівідну протоку**, яка впадає в **сечівник**. Сюди відкриваються протоки ряду залоз: *передміхурової*, залози *Купера*. Секрет цих залоз підвищує життезадатність сперматозоїдів, збільшує їх рухливість, нейтралізує кисле значення pH піхви.

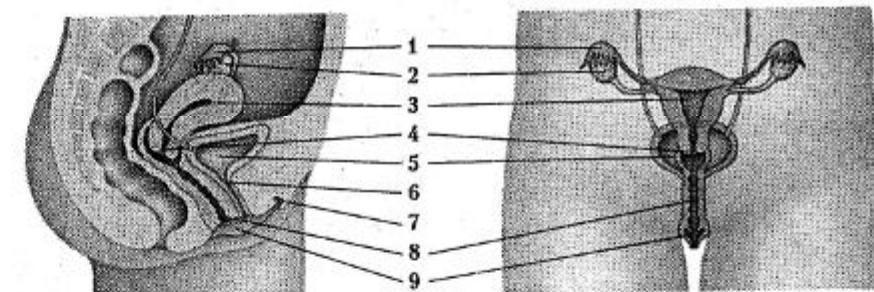
Зовнішні чоловічі статеві органи. До зовнішніх чоловічих статевих органів відносять **мошонку** і **статевий член**.

Мошонка становить собою шкірно-м'язовий мішок, у якому містяться яєчка та їх придатки (у нормі яєчка опускаються в мошонку вже в перші місяці після народження). Вона підтримує температуру яєчок на 2–3 градуси нижче за температуру тіла, оскільки це необхідно для дозрівання сперматозоїдів.

У статевому члені розрізняють **корінь**, який фіксує його до тазових кісток, **тіло** та **голову**, на вершині якої розташовується зовнішній отвір сечівника. Біля основи головки шкіра утворює складку — **крайню плоть**. Статевий член виконує дві функції: слугує для виділення сечі та введення сперми в жіночі статеві шляхи. Останнє стає можливим завдяки його **ерекції**. Ерекція виникає внаслідок наповнення кров'ю **печеристих тіл** — системи судинних порожнин (комірок). До комірок кров підходить по артерії статевого члена; їх заповнення і розтягування перешкоджає відтоку крові по венах. У статевому члені виділяють також **губчасте тіло**, в якому проходить сечівник.

Жіночі статеві органи

Внутрішні жіночі статеві органи. До внутрішніх жіночих статевих органів відносять **яєчники**, **матку**, **маткові труби** та **піхву**.



Жіноча статева система: 1 – фалопієва (маткова) труба, 2 – яєчник, 3 – матка, 4 – шийка матки, 5 – сечовий міхур, 6 – сечівник, 7 – клітор, 8 – піхва, 9 – соромітні губи

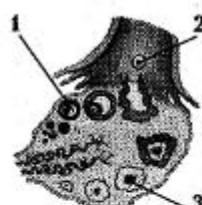
Яєчники — парні органи, що виконують такі функції: утворення яйцеклітин та продукцію жіночих статевих гормонів. Яєчник складається з **кіркової** і **мозкової** речовини. У кірковій

речовині містяться пухирці невеликого розміру — *фолікули*, що несуть жіночі статеві клітини — *яйцеклітини*. У мозковій речовині розташовуються кровоносні судини та нервові закінчення. Кожна маткова труба (яйцепровід) відкривається в черевну порожнину лійкоподібним отвором, а в матку — матковим отвором. *Матка* — порожністий товстостінний орган з добре розвиненою м'язовою стінкою. У порожнині матки відбувається розвиток плода. Через зі в матка сполучається з піхвою. Остання має довжину 7–9 см. Стінка піхви утворена складчастою слизовою оболонкою і гладенькою мускулатурою.

Зовнішні жіночі статеві органи. До зовнішніх жіночих статевих органів відносять *великі та малі соромітні губи*, *клітор* і *переддвер'я піхви*. Соромітні губи становлять собою шкірні складки, що обмежовують вхід до піхви. Між ними розташоване переддвер'я піхви, куди відкривається зовнішній отвір сечівника. Клітор розташований біля місця з'єднання маліх соромітних губ і є гомологом чоловічого статевого члена. Він також має головку і пічеристі тіла.

Дозрівання яйцеклітини

Дозрівання яйцеклітини відбувається у *фолікулі яєчника* — пухирці, клітини якого оточують яйцеклітину, що росте, живлячи її, а також виробляють естрогени. На відміну від сперматозоїдів, утворення яких триває протягом життя чоловіка, первинні яйцеклітини та фолікули формуються вже в ембріональному періоді. У новонародженої дівчинки в оболонках яєчника є до 800 тис. зачатків фолікулів, а до статевого дозрівання їх залишається не більше 400. Кожні 25–30 днів відбувається дозрівання одного фоліку-



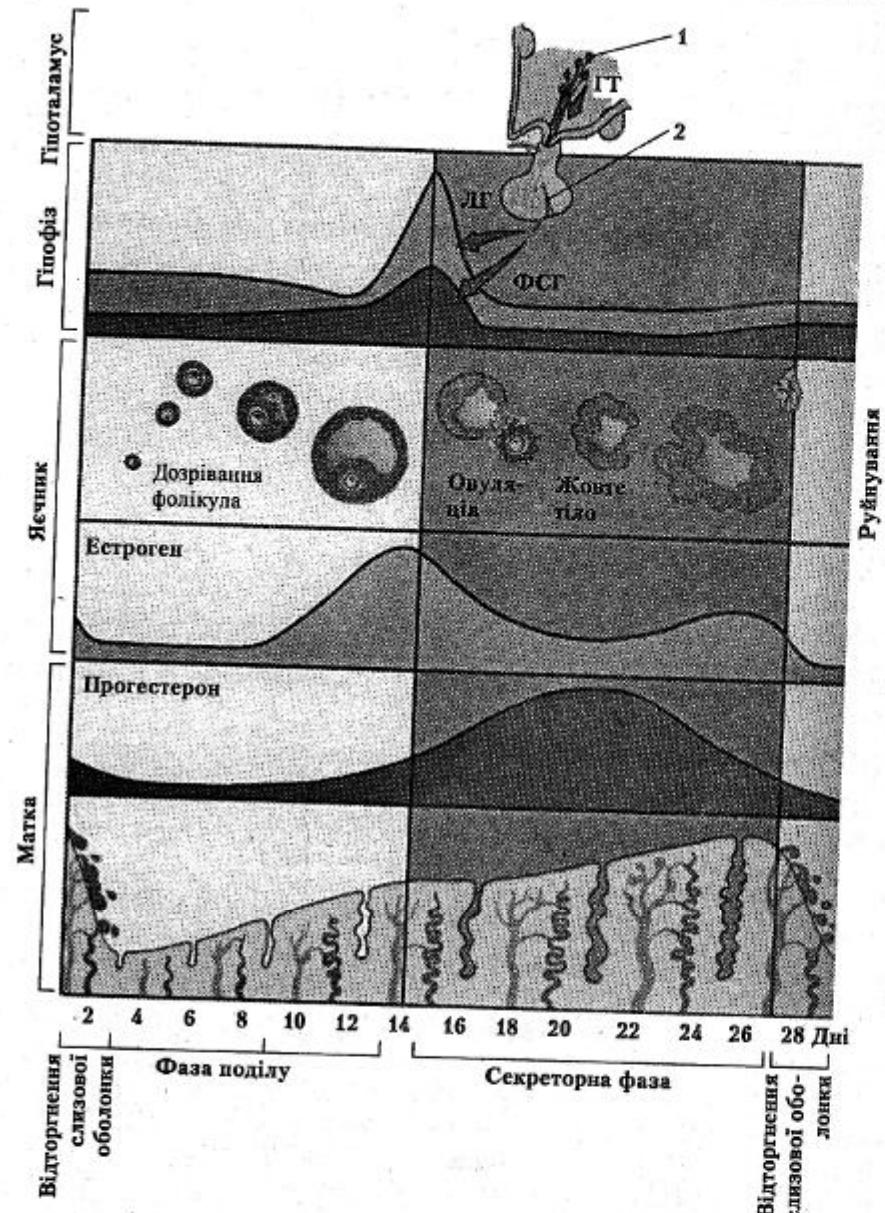
Яєчник: 1 — фолікул, 2 — яйцеклітина в матковій трубі, 3 — жовте тіло

ла. Яйцеклітина, що міститься в ньому, виходить у черевну порожнину, потрапляє в яйцепроводи (маткові труби) і може бути запліднена сперматозоїдом.

Менструальний цикл

Процес дозрівання яйцеклітини називають *менструальним циклом*. Ріст фолікула активується *фолікулостимулюючим гормоном* (ФСГ) гіпофіза. Під дією ФСГ епітеліальні клітини фолікула діляться, оточуючи яйцеклітину. За один цикл — у середньому 28 днів — в одному яєчнику може дозріти лише одна яйцеклітина. Дозрівання фолікула триває 12–14 днів, після чого його стінка лопається, яйцеклітина потрапляє в черевну порожнину, і далі — в маткові труби. Цей процес називається *овуляцією*. На місці фолікула, що лопнув, під дією *лютеїнезуючого гормону* гіпофіза формується *жовте тіло*. Воно також продукує гормон — *прогестерон*. Цей гормон готує організм жінки до вагітності, активує ріст епітелію матки. Якщо запліднення яйцеклітини не відбувається, то через 7–10 днів жовте тіло припиняє виробляти прогестерон, що приводить до відторгнення маткового епітелію, пошкодження судин, які живлять його, і кровотечі. Цей процес називають *менструацією*. Вона триває 4–6 днів. Далі *естроген* яєчника активує відновлення епітелію матки, а ФСГ стимулює дозрівання нового фолікула. Цикл повторюється.

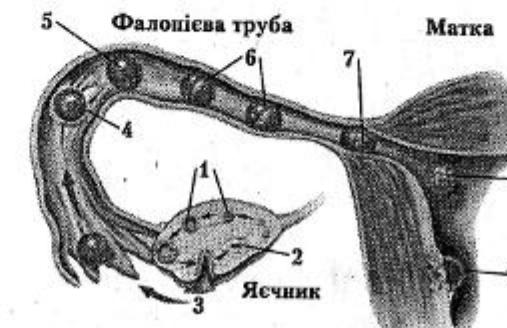
У разі запліднення яйцеклітини зародкові оболонки ембріона і плацента виділяють гормони, що підтримують жовте тіло протягом вагітності. Поступово плацента сама починає синтезувати прогестерон. Усе це приводить до припинення менструації і подальшого розвитку епітелію матки.



Менструальний цикл: 1 – ядра гіпоталамуса, 2 – гіпофіз; ГТ – гонадотропний гормон, ЛГ – лютеїнізуючий гормон, ФСГ – фолікулостимулюючий гормон

Запліднення і розвиток зародка. Вагітність і пологи

Вихід сперми з чоловічих статевих шляхів називають **екуляцією** (сім'явипорскуванням). Під час еякуляції в піхву викидається до 300 млн сперматозоїдів, але лише невелика їх частина проникає в матку і далі в яйцепроводи. Рух сперматозоїдів здійснюється за рахунок джгутиків. Час їх життя не перевищує 48 годин. Зустріч сперматозоїдів і яйцеклітини відбувається у верхній третині маткових труб. Один з них руйнує оболонку яйцеклітини і проникає всередину, запліднивши її (див. с. 115–117). Після цього всі інші сперматозоїди вже не можуть злитися з жіночою статевою клітиною і гинуть.



Просування яйцеклітини по маткових трубах: 1 – дозрівання фолікула, 2 – овуляція, 3 – розрив фолікула і попадання яйцеклітини в порожнину маткової труби, 4 – запліднення, 5 – зигота, 6 – дроблення, 7 – морула, 8 – бластула, 9 – імплантация

Внаслідок злиття сперматозоїда та яйцеклітини виникає одноклітинний зародок – **зигота**. Протягом 3–4 днів зигота просувається по маткових трубах та інтенсивно ділиться. Цей процес називається **дробленням** (див. с. 118). У результаті дроблення виникає одношаровий пухирець – **blastula**. У ній розрізняють заповнену рідиною порожнину – **blastocyst**, оточену численними клітинами – **blastomeres**. Бластомери інтенсивно діляться, утворюючи декілька шарів. Зовнішній шар формує **трофобласт**, що бере участь у живленні зародка, а внутрішній –



Тримісячний зародок людини

ембріобласт, з якого формується зародок (див. с. 125). На 6–7-й день вагітності трофобласт починає виділяти ферменти, що руйнують ділянку епітелію матки. Відбувається імплантація зародка – проникнення його в стінку матки. Зруйновані епітеліальні клітини слугують ембріону поживним матеріалом до формування плаценти. На другому тижні розвитку відбувається **гастроуляція** – ембріобласт формує **ектодермальний** (зовнішній) і **ендодермальний** (внутрішній) зародкові листки. Надалі утворюється третій листок – **мезодерма**. Ці листки дають початок трьом зародковим оболонкам: **хоріону** (формується з мезодерми та трофобласта), **амніону** (з ектодерми) і **жовтковому мішку** (з ендодерми) (див. с. 123). Ворсинки хоріона беруть участь в утворенні **плаценти**, амніон обростає ембріон і утворює водяну оболонку, заповнену амніотичною рідинкою, яка захищає його від ушкоджень. **Жовтковий мішок** функціонує як кровотворний орган. Його похідним є первинний сечовий міхур – **алантоїс**. Із зародкових листків у процесі смбріонального розвитку утворюються всі органи та тканини.

Деякі органи та тканини, що утворюються із зародкових листків

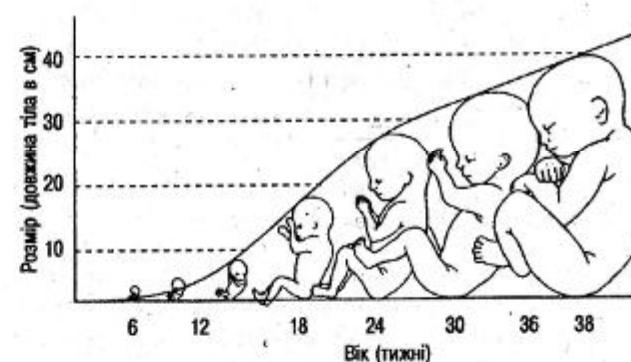
Ектодерма	Ендодерма	Мезодерма
Епідерміс шкіри	Епітелій стравоходу, шлунка, кишечника	Гладенька і поперечнослінгаста м'язова тканина
Нігти, волосся	Епітелій трахеї, бронхів, легенів	Дентин зубів
Потові залози	Епітелій сечового міхура, сечівника	Дерма
Нервова система, органи чуття, кришталік	Щитоподібна залоза	Кровоносні судини
Епітелій ротової та носової порожнини		Нирки
Зубна емаль		Сім'янки, яечники

Закладка основних органів зародка закінчується до 1–3 місяців вагітності, тому організм, що розвивається, називають далі не *ембріоном* (зародком), а *плодом*.

Плацента (дитяче місце) утворюється з хоріону, що має безліч ворсинок, і стінок матки. Кров матері омиває ворсинки хоріону, в які заходить кровоносні судини ембріона. Важливо зазначити, що безпосереднього контакту між кров'ю матері та зародка не відбувається. Плацента виконує такі функції:

- 1) добуває поживні речовини, кисень з крові матері для ембріона;
- 2) видаляє вуглекислий газ і продукти обміну;
- 3) є бар'єром для більшості вірусів і мікроорганізмів;
- 4) секретує гормони підтримки вагітності.

Вагітність у людини триває в середньому 280 днів (40 тижнів). Після закінчення цього періоду в кров починає викидатися велика кількість окситоцину, який стимулює скорочення матки і збільшує розтяжність стінок піхви. Положення плода в матці та його маса дуже важливі для нормального перебігу пологів.



Ріст плода

Періоди життя людини

Прийнята на сьогодні періодизація післяродового (постнатального) життя людини наведена в таблиці. Ми розглянемо детальніше тільки

грудний період, який триває з 10-го дня після народження дитини до одного року.

Періоди життя людини

Періоди	Вік
Новонароджени	1–10 днів
Грудний вік	10 днів – 1 рік
Дитинство (раннє, перше, друге)	1–12 років (1–3 роки, 4–7 років, 8–12 років)
Підлітковий вік	12–16 хлопчики, 12–15 дівчатка
Юнацький вік	17–21 юнаки, 16–20 дівчата
Зрілий вік	22–60 чоловіки, 21–55 жінки
Літній вік	61–74 чоловіки, 56–74 жінки
Старечий вік	75–90 чоловіки та жінки
Довгожителі	90 років і вище

У грудному періоді єдиним джерелом їжі дитини є материнське молоко. Секрецію молока молочними залозами матері стимулює гормон пролактин. У шлунку дитини є фермент, який звурджує білки молока — хімозин. У грудному віці велике значення в житті дитини має сон, під час якого відбувається ріст тіла, внутрішніх органів, розвиток нервової системи.

Тривалість життя, старіння, смерть

Вивчення викопних залишків людей кам'яного віку показує, що їх середня тривалість життя складала 20 років. У середні віки вона збільшилася до 30 років, на початку ХХ ст. складала 46 років. Сьогодні середня тривалість життя складає 76 років для жінок і 69 років для чоловіків. Максимальна тривалість життя 115–120 років досягається дуже рідко.

Старість — період, що включає пізні роки життя, характеризується зниженням психологіч-

ної та фізіологічної адаптації організму. Існує безліч теорій старіння, які можна поділити на дві великі групи: 1) генетичні, згідно з якими старіння пов'язане з порушенням процесів передачі та відтворення генетичної інформації; 2) негенетичні, які пов'язують старіння зі змінами клітин, тканин і органів.

Сам собою процес старіння ніколи не приводить до смерті, вона настає в результаті хвороб літнього віку. Такі хвороби зачіпають усі органи та системи органів: кров (зниження швидкості дозрівання еритроцитів, лейкоцитів, функцій імунної системи), серце (інфаркти міокарда), судини (атеросклероз, гіпертонія, інсульти), органи дихання, травну систему (зниження активності травних ферментів, всмоктування), нирки (зменшення кількості нефронів, нефрит), репродуктивні органи (аденома передміхурової залози, клімакс, менопауза), центральну нервову систему (хвороба Паркінсона, Альцгеймера) тощо.

Смерть. Розрізняють клінічну та біологічну смерть. Клінічна смерть — це стан, за якого відсутні видимі ознаки життя (серцева діяльність, дихання), згасають функції центральної нервоївї системи, але зберігаються нормальні обмінні процеси в тканинах. Клінічна смерть триває всього декілька хвилин, і в цей час сильними терапевтичними діями людину можна повернути до життя. Після закінчення цього періоду настає біологічна смерть, що виражається в необоротних змінах клітин тканин і органів. Відновлення життєвих функцій неможливе.



a)



б)



в)



г)

Вікові зміни особи:

- а) 11 років,
- б) 16 років,
- в) 23 роки,
- г) 90 років

ВИЩА НЕРВОВА ДІЯЛЬНІСТЬ

Вища нервова діяльність

Вища нервова діяльність (ВНД) – діяльність вищих відділів головного мозку, що забезпечує спільно з діяльністю інших відділів головного мозку нормальне існування організму та його постійне пристосування до мінливих умов зовнішнього середовища.

РЕФЛЕКСИ

Основою ВНД є **умовні рефлекси** та складні безумовні рефлекси – **інстинкти**.

I. M. Сеченов вважав, що всі свідомі та несвідомі дії здійснюються за типом рефлексів. Свої дослідження він опублікував у фундаментальній праці «Рефлекси головного мозку» (1863 рік). Сеченов розділив рефлекси на вроджені та набуті, запровадив поняття нервового центру, інстинктів.

I. П. Павлов створив учения про природу умовних рефлексів, установив, що кожний умовний рефлекс виробляється на базі безумовного, розробив методики їх вироблення. Він також відкрив зворотний процес гальмування. Павлов розробив поняття про першу та другу сигнальні системи, про природу свідомості та мислення. Саме Павлов спробував побудувати уявлення про механізми пам'яті.

Безумовні рефлекси

Безумовні рефлекси – рефлекси, що успадковуються нашадками від батьків і зберігаються протягом усього життя. Вони виникають в еволюції у відповідь на тривалу дію життєво важливих подразників і лежать в основі всіх реакцій поведінки тварин і людини.



Орієнтовний рефлекс

I. П. Павлов розділяв безумовні рефлекси за їх складністю на *прості* (рефлекси спинного мозку), *складні* (рефлекторні дуги проходять через підкіркові зони мозку – дихальний рефлекс) і *надскладні* (інстинкти). *Інстинкт* – сукупність складних форм поведінки, які властиві тварині даного виду і виникають у відповідь на подразнення зовнішнього або внутрішнього середовища. Прикладами інстинктів є такі: статевий, батьківський, харчовий, орієнтувальний, захисний, стадний. Статевий інстинкт забезпечує видоспеціфічні форми статевої поведінки. Стадний інстинкт закріпився у стадних тварин – поведінку однієї особини наслідують інші особини стада.

Умовні рефлекси

Умовні рефлекси – рефлекси, які набуваються протягом життя й утворюються в результаті поєднання *байдужого* (умовного, індиферентного) і *безумовного* (життєво необхідного) *подразників*. *Байдужим* називається подразник, що є нейтральним для особини, тобто що не викликає якогось безумовного рефлексу або оборонної поведінки. Наприклад, дзвінок у класичному павлівському умовному рефлексі *слиновиділення* сам собою не викликає посиленого вироблення слизи. *Безумовний подразник* – це подразник, здатний викликати безумовний рефлекс (наприклад, вигляд або запах їжі стимулює секрецію слизи у голодного собаки).

Правила вироблення умовних рефлексів:

- 1) дія індиферентного подразника (який стане умовним) повинна передувати дії безумовного;
- 2) індиферентний подразник повинен бути слабшим, ніж безумовний;
- 3) необхідна деяка кількість повторів;



Іван Михайлович Сеченов (1829–1905) – російський фізіолог, основоположник учения про рефлекси та рефлекторну діяльність. Запропонував класифікацію рефлексів, запровадив поняття нервового центру, інстинктів



Орієнтовний рефлекс на звук



Вироблення умовного слизовидільного рефлексу на звук



Прояв умовного рефлексу

Вироблення умовного рефлексу за І. П. Павловим: 1 — лійка для збирання слизи, 2 — протока слизової залози, виведена назовні, 3 — слизова залоза

- 4) під час вироблення умовних рефлексів на організм не повинні діяти сторонні подразники.

Грунтуючись на цих правилах, опишемо методику утворення умовного рефлексу слизовиділення у собаки, розроблену І. П. Павловим. Індиферентним (умовним) подразником буде звуковий сигнал, а безумовним — іжа. Через 1–30 с після подачі звукового сигналу в кімнату, де перебуває тварина, поміщають миску з іжкою. У перші декілька повторів різкий звук викликатиме у собаки орієнтовну реакцію, і вона не зверне уваги на іжу. Орієнтовна реакція — вроджений рефлекс, який спрямований на з'ясування джерела невідомого подразника та виражається в повороті голови, тулуба й очей до джерела сигналу, в зміні дихання та серцевиття. Проте через деяку кількість повторів орієнтовна реакція зникає, оскільки собака звикає до звуку, він перестає бути для нього новим. Подача звукового сигналу викликатиме тепер стійке слизовиділення ще до появи іжі. Умовний рефлекс вироблений.

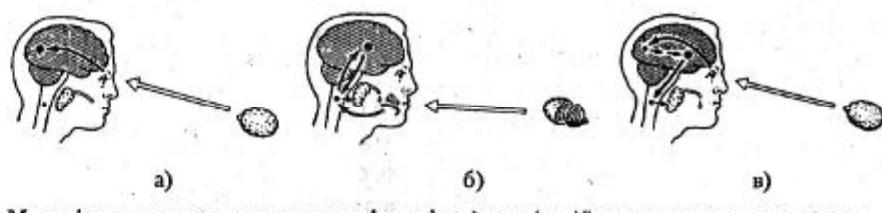
Класифікація умовних рефлексів за ступенем складності:

Рефлекси першого порядку (звичайні) — умовні рефлекси, утворені внаслідок поєдання індиферентного подразника з безумовним. Сюди належать розглянутий вище слизовидільний, а також оборонний рефлекси.

Рефлекси вищих порядків утворюються на базі інших умовних рефлексів. Наприклад, якщо у собаки вироблений умовний слизовидільний рефлекс на дзвінок, то, поєднуючи цей умовний сигнал з іншим індиферентним подразником (наприклад спалахом світла), можна виробити **умовний рефлекс другого порядку**. У цьому випадку у разі незалежного застосування сві-

лового сигналу (без звукового) у тварини відбудеться слизовиділення. У ссавців можна виробити рефлекси четвертого порядку, у людини — шостого.

Механізми утворення умовних рефлексів. Для виникнення умовних рефлексів необхідно, щоб у корі великих півкуль утворилися *тимчасові зв'язки* між нервовими центрами умовного подразника (світло, звук) і центрами безумовного подразника (болові відчуття, смак іжі). Вивчення електричної активності мозку дозволили виявити дві стадії формування умовного рефлексу: *фазу генералізації і фазу спеціалізації*. На початковому етапі (фаза генералізації) умовно-рефлекторна реакція виробляється не тільки на певний умовний подразник, але й на подібні до нього (наприклад звуки різної частоти та гучності). Далі, у разі певної кількості повторів, настає фаза спеціалізації, коли реакція виникає тільки на умовний подразник. Це може говорити про поступову локалізацію зв'язку між центрами, задіяними в рефлексі.



Механізми утворення умовних рефлексів: а) зовнішній вигляд лимона викликає збудження в зоровій корі великих півкуль, б) смак лимона викликає збудження рецепторів ротової порожнини, центру слизовиділення в довгастому мозку та коркового харчового центру, в) між двома корковими осередками збудження утворюється тимчасовий зв'язок

Значення умовних рефлексів. Умовні рефлекси дуже важливі для виживання особин. Умовний рефлекс має випереджаючий характер, забезпечуючи готовність організму до дій ще до появи безумовного подразника (жертви, хижака). Що

вища організація нервової системи, то більшу кількість умовних рефлексів тварина здатна виробити і запам'ятати протягом життя, то вищим є її виживання.

Гальмування умовних рефлексів. Розрізняють два види гальмування: *зовнішнє* і *внутрішнє*.

Зовнішнє гальмування — вроджена властивість нервової системи. Воно викликається деякими зовнішніми подразниками (біль, дуже голосні звуки). Зовнішнє гальмування, що виникає в нервових клітинах головного мозку у відповідь на дуже сильні подразники, називають *охоронним* (*позамежним*). Таке гальмування спостерігається у тварин і людини у вигляді *реакції замірання*, якщо дія подразника перевищує межу працездатності нервових клітин. Воно оберігає нервові клітини від перевантаження і виснаження. Другий вид зовнішнього гальмування — *згасаюче гальмування* — виникає внаслідок дії нового подразника. У цьому випадку будь-який умовний рефлекс тимчасово гаситься орієнтовною реакцією, яка виникає. Коли остання зникає, рефлекс відновлюється знову.

Розрізняють чотири види внутрішнього гальмування: *згасання, диференціювання, запізнювання, умовне гальмування*. Усі вони вимагають вироблення, тобто не є вродженими.

Згасання (не плутати зі згасаючим гальмуванням) виникає у разі припинення підкріплення умовного сигналу (наприклад звуку) безумовним (наприклад їжею). Якщо після подачі звукового сигналу собаці з умовним рефлексом слизовиділення кілька разів не ставити миску з їжею, посила на секреція слини припиниться, рефлекс за-гальмується.

Для розуміння суті *диференціюального гальмування* пригадаємо, що в процесі формування умовного рефлексу виділяють фазу генералізації

та фазу спеціалізації. У першій фазі тварини реагуватимуть на подібні подразники (наприклад на різні дзвінки), а в другій фазі — тільки на певний подразник (тільки на певний дзвінок). Для досягнення такої спеціалізації рефлексу необхідна безліч повторень, у результаті яких тварина вчиться розрізняти звуки. Саме завдяки механізму диференціюального гальмування безумовно-рефлекторна реакція у відповідь на дію подібних умовних подразників гальмується в результаті навчання. Залишається лише один, пред'явлення якого завжди супроводжується появою безумовного подразника.

Якщо при виробленні у собаки умовного рефлексу слизовиділення дедалі збільшувати час між подачею звукового сигналу та появою миски з їжею, можна домогтися того, що посилене відділення слини почнатиметься тільки через декілька хвилин після дії умовного подразника. Це відбувається завдяки особливому виду гальмування — *запізнюванню*.

Дуже часто під час спроби виробити умовний рефлекс II порядку (з двома умовними подразниками) розвивається гальмівна реакція, що дістала назву *умовне гальмування*. Значення має інтервал часу між умовними подразниками. Умовне гальмування розвивається у тому випадку, якщо обидва подразники хоча б приблизно співпадають у часі. Наприклад, якщо рефлекс вироблений на звуковий сигнал, додатковий подразник — спалах світла — повинен застосовуватися одночасно, або на декілька секунд раніше за звук. За більшого інтервалу часу між умовними подразниками виробляється рефлекс II порядку.

Таким чином, гальмування сприяє уточненню умовно-рефлекторної реакції, відкиданню подразників, що не мають чіткого біологічного значення, й оберіганню нервової системи від виснаження.

ПАМ'ЯТЬ, МЕХАНІЗМИ ПАМ'ЯТІ

Вироблення умовних рефлексів, навчання тварин і людини можливі завдяки здатності нервової системи до запам'ятування інформації. **Пам'ять** — властивість нервової системи зберігати інформацію, що зумовлює здатність живих організмів до здобування та використання досвіду.

Види та форми пам'яті

За тривалістю збереження інформації пам'ять поділяють на **сенсорну**, **короткострокову** і **довгострокову** (довготривалу). Сенсорна пам'ять (0,1–0,5 с) — один із перших етапів сприйняття інформації. Її наявність забезпечує збереження зорового образу під час мигання, сприйняття своєї та чужої мови. Короткострокова пам'ять дозволяє утримати інформацію протягом певного, досить короткого проміжку часу (хвилини — доба). Для переходу інформації в короткострокову пам'ять необхідне її повторення. Довготривала пам'ять забезпечує тривале збереження інформації протягом багатьох років або навіть усього життя.

За способом запам'ятування інформації виділяють такі форми пам'яті: **зорову**, **слухову**, **рухову**, **емоційну**. Емоційна пам'ять — це здатність нервової системи відтворювати пережитий раніше емоційний стан з елементами ситуації, що викликала його.

Особливість людської пам'яті — у здатності утримувати не тільки інформації про конкретні предмети, але й їхні словесні позначення. Людина може керувати своєю пам'яттю, довільно запам'ятувати який-небудь матеріал, використовуючи для цього спеціальні прийоми, виділяючи найістотніші ознаки того, що запам'ятується. Таку пам'ять називають довільною. У ранньому



Необхідно до-
клсти чима-
ліх зусиль, щоб
навчитися їди-
ти на велосипеді.
Завдяки руховій
пам'яті це умін-
ня залишає-
ся з нами на все
життя

віці запам'ятування найчастіше мимовільне; у більшості випадків воно здійснюється на неусвідомленому рівні. Феноменом людської пам'яті є також внутрішня мова, тобто можливість подумки вести розмову в словесній формі.

Цікавою особливістю пам'яті є **забування** — неможливість добування інформації в потрібний момент. Забування може відбуватися, якщо інформація не була переведена в довгострокову пам'ять. Іноді забування може бути пов'язане з неможливістю пошуку інформації в даний момент часу.

Механізми пам'яті

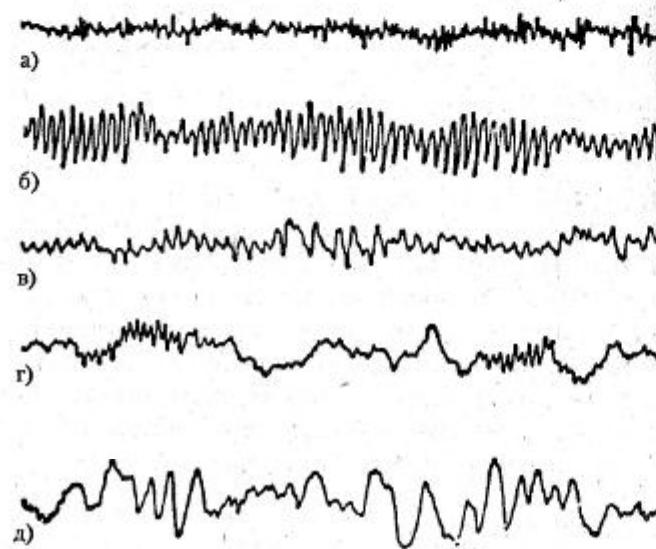
Нейрональні механізми пам'яті досі не відомі. Очевидно, пам'ять забезпечується активністю нейронів, замкнених кільцевими зв'язками. Нервові імпульси постійно циркулюють по кільцевих нейронів, які утворюють між собою безліч зв'язків (синапсів). У запам'ятуванні інформації задіяно багато утворень мозку — таламус, ретикулярна формация, ядра сірої речовини великих півкуль, кора. Останнім часом з нейронів цих відділів виділені білки, названі білками пам'яті. Як саме вони беруть участь у запам'ятуванні інформації, ще належить встановити.

СОН І СНОВИДІННЯ

Фізіологічний сон

Цикл сон—активність належить до циркадіанних (добових) ритмів людини. На підставі електрофізіологічних досліджень (записи електроенцефалограми (ЕЕГ) у піддослідних) виділяють

дві стадії фізіологічного сну: *повільний сон*, під час якого на ЕЕГ реєструються хвилі малої частоти, і *швидкий (парадоксальний) сон*, — у цей період ритми ЕЕГ нагадують такі ж, як і у людини, яка не спить, і спостерігаються швидкі рухи очей сплячого. Протягом ночі послідовність стадій сну повторюється в середньому 3–5 разів, а один цикл повільний–швидкий сон триває 90–100 хв. Вечірньої пори фаза повільного сну переважає, а в ранкові години період швидкого сну різко подовжується і може досягати 30 хв.



Електроенцефалограмами людини у різних фізіологічних станах: а) збудження, б) спокійний стан, в) сонливість, г) стадія повільного сну, д) парадоксальний сон

Сновидіння. Характерною особливістю сну є *сновидіння*. У більшості випадків сновидіння відзначалося у людей, розбуджених під час стадії швидкого сну. Розмови уві сні, сноходіння (*лунатизм*) спостерігаються виключно на стадії повільного сну. Сновидіння бувають у всіх людях, але у деяких вони виникають рідко. Частота появи сновидінь зростає під час інфекційних за-

хворювань, складних життєвих ситуацій. Кожний п'ятий сон зазвичай кольоровий. Рідше сни супроводжуються слуховими образами, ще рідше плюховими. У першу половину ночі сновидіння частіше пов'язані з реальністю, з подіями прожитого дня, а над ранок стають дедалі фантастичнішими, дивними й емоційно насиченими.

Механізми сну досі не зрозумілі. Відповідно до теорії *пасивного засинання* сон — це пасивне явище, яке настає внаслідок стомлення нервової системи. Згідно з іншою точкою зору, сон — активний процес, необхідний для обробки інформації, переведення її в довготривалу пам'ять або стирання. У стані сну мозок працює набагато швидше, ніж під час неспання — цим і пояснюється фантастичне поєднання реальних і вигаданих подій. *Хімічна теорія сну* передбачає, що в період неспання у крові накопичуються специфічні речовини — пептиди сну і серотонін, які викликають засипання. Жодна з теорій досі не отримала чітких експериментальних підтверджень. Центральне місце в контролі ритму сон–активність посідає стовбур мозку — ретикулярна формация, ядра довгастого мозку. Активну участь у регуляції циклу сон–активність бере кора великих півкуль, яка відіграє важливу роль у зміні окремих фаз сну.

Функції сну. Нині вважається, що сон — етап обробки інформації, яка надійшла під час неспання. Сон необхідний для відпочинку нейронів, відновлення ресурсів усього організму.

Гіпнотичний сон

Про природу *гіпнозу* відомо дуже мало. Багато дослідників вважають його своєрідним, близьким до сну станом організму. Виходячи з цього, у людини розрізняють три стадії гіпнозу: сонливість, легкий сон, сомнамбулізм. Саме в останній стадії

І. М. Сеченов визначив сповідіння як «небувалі комбінації бувалих вражень»

піддослідна людина повністю підкоряється наказам гіпнотизера і не пам'ятає після пробудження, що з нею було під час сеансу. Усі люди в різній мірі піддаються гіпнотичній дії, але тільки 20–25 % з них можна довести до стадії сомнамбулізму. За допомогою словесного навіювання можна викликати значні зміни в емоціях і психологічній рівновазі людини. У стані гіпнозу змінюються якість відчуттів, перетворюються особистісні параметри.

Летаргійний сон

Летаргійний сон (увяна смерть) — схожий на сон стан нерухомості з відсутністю реакцій на подразнення, пригніченням усіх ознак життя, зниженням рівня обміну речовин. Про природу летаргії нічого не відомо. Описані окремі випадки, коли летаргійний сон тривав роки та десятиліття.

ОСОБЛИВОСТІ ВНД ЛЮДИНИ

Перша та друга сигнальні системи

Елементи вищої нервової діяльності виявлені навіть у безхребетних. Так, кільчасті черви формують умовні рефлекси на харчові подразники, а комахи (особливо суспільні) здатні до вироблення рефлексів другого порядку та їхнього збереження протягом усього життя; вони мають усі види зовнішнього і внутрішнього гальмування. Серед хребетних найдосконалішу ВНД мають примати. Їм властива елементарна *розсудлива діяльність* — форма поведінки, яка застосовується тваринами в нових умовах на підставі інформації, отриманої з попереднього періоду життя. Антропоїди здатні до процесу *мислення* — вирішення складних ситу-

ативних завдань, узагальнення понять тощо. Мавп можна навчити спеціально розробленій мові, що складається з різних фігур-символів, які позначають певні слова та поняття. Шимпанзе після тривалих тренувань можуть складати нескладні речення, оперувати поняттями «більше», «менше», «дорівнює».

Проте всім тваринам притаманна тільки перша сигнальна система, завдяки якій вони здатні сприймати предмети зовнішнього світу за допомогою органів чуття. Перша сигнальна система — це система рефлекторних реакцій на конкретні подразники. Людина крім першої має другу сигнальну систему, завдяки якій мислення здійснюється не тільки за допомогою конкретних образів, сприйнятих органами чуттів, а за допомогою узагальнених понять — слів, математичних знаків. Слова припускають узагальнення предметів і формування понять. Так, слово «стіл» у дорослої людини асоціюється не з яким-небудь певним столом (наприклад робочим, кухонним), а з цілою групою виробів, що мають загальні ознаки. Таким чином, слово не є звуковим подразником; воно є мовним сигналом, забезпечує абстрагування від дійсності, узагальнення подразників.



Шимпанзе може навчитися користуватися мовою жестів



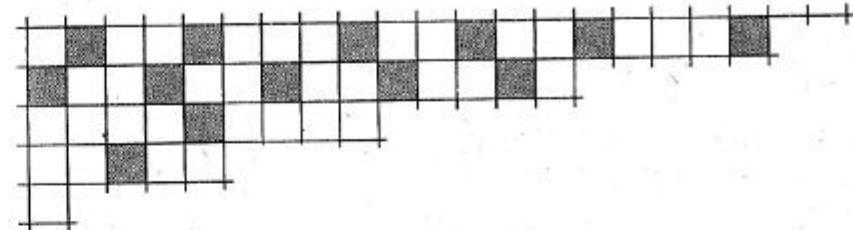
Вербальне спілкування у людини

Здатність до *абстрактного мислення* (формування абстрактних понять) властива тільки людині. Основою для цього є друга сигнальна система, яка становить собою не конкретну сукупність нейронів або нервових центрів, а унікальну властивість ВНД людини. Друга сигнальна система значно розширяє пристосувальні можливості, оскільки людина за допомогою слів може отримати правильне уявлення про предмети або явища навколошнього середовища без безпосереднього контакту з ними. Крім того, за допомогою слів людина може уявити минуле, прогнозувати майбутнє, передавати свої знання нащадкам.

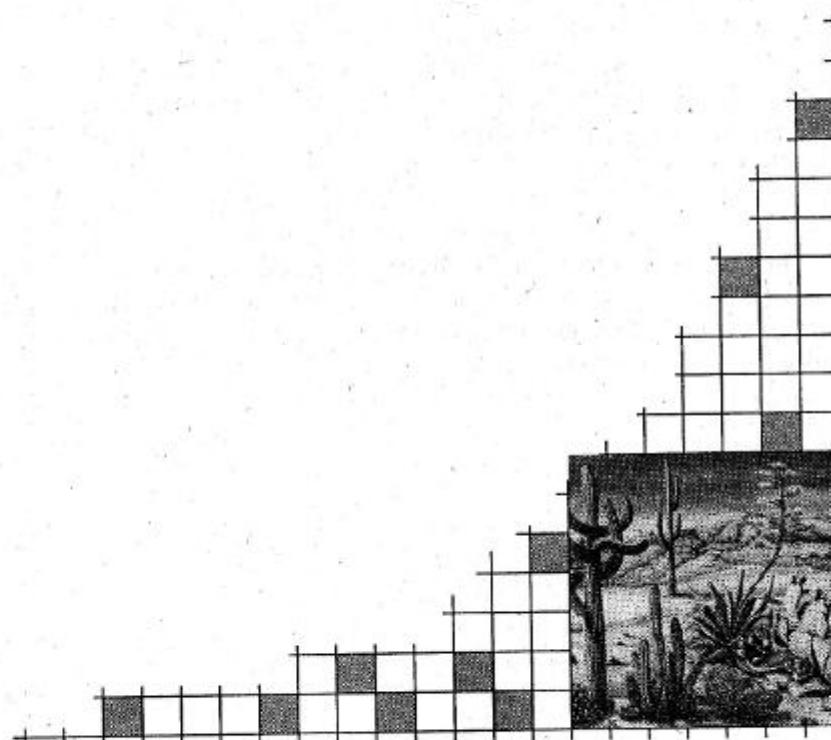
Умовні рефлекси, що формуються на базі абстрактного мислення, гальмуються швидше ніж ті, що виробляються на конкретні подразники.

Свідомість

З фізіологічної точки зору *свідомість* — функція людського мозку, яка полягає у віддзеркаленні об'єктивної реальності через відчуття, мислення, увагу, почуття. Характерною межею свідомості є *суб'єктивність віддзеркалення світу* — усе, що переживається людиною, усвідомлюється нею (людина усвідомлює себе як володаря певних психічних властивостей). Водночас тварини, очевидно, не усвідомлюють своїх суб'єктивних станів, не виділяють себе з навколошнього середовища. Людська свідомість виникла на базі другої сигнальної системи.



ЕКОЛОГІЯ і ВЧЕННЯ про БІОСФЕРУ



ЕКОЛОГІЧНІ ЧИННИКИ

Екологія (від грец. *oikos* — середовище і *logos* — учення) — наука про взаємозв'язки біологічних організмів між собою і з середовищем існування. Термін «екологія» був запропонований у 1866 р. німецьким біологом Е. Геккелем. Сьогодні екологія є біологічною дисципліною, що розвивається, підрозділяється на декілька розділів, які вивчають різні рівні взаємозв'язків організмів. До завдань *популяційної екології* входить дослідження структури та властивостей популяцій, взаємодії між популяціями; *екологія угруповань (біоценологія)* вивчає закономірності організації угруповань і біогеоценозів (екосистем).

Сукупність усіх біогеоценозів на планеті утворює *біосферу* — оболонку Землі, склад і структура якої визначаються діяльністю живих організмів. Вчення про біосферу було значною мірою розроблене видатним українським ученим В. І. Вернадським. Великий вплив на роботи Вернадського зробили праці В. В. Докучаєва — засновника грунтознавства.

Організми схильні до впливу різних чинників середовища — *екологічних чинників*, які за своєю природою можуть бути *абіотичними, біотичними* й *антропогенними*.

Абіотичні чинники

Під абіотичними розуміють чинники неживої природи — фізичні та хімічні умови середовища, що обмежують чисельність і поширення видів. До них відносять температуру, вологість, світло, переміщення повітряних мас (вітер), течію і солоність води, опади, сніжний покрив, магнітне поле Землі тощо.

Температура. На Землі діапазон коливання температури складає від -88°C до $+58^{\circ}\text{C}$. Із пониженням температури швидкість усіх біохімічних процесів знижується, оскільки зменшується кінетична енергія молекул, що беруть участь у реакціях. Водночас надмірне підвищення температури може приводити до денатурації структурних білків і ферментів.

У процесі еволюції в кожного виду тварин, рослин і мікроорганізмів виникли пристосування до високих і низьких температур. Багато комах з настанням холодів ховаються в ґрунт, під кору дерев, деякі тварини впадають у зимову сплячку. Холоднокровні (пойкілотермні) тварини, які не мають системи активної терморегуляції (серед хребетних



Неправильна форма крони — результат постійних і сильних вітрів



Довгі, з густою сіткою кровоносних судин, вуха кролика мають велику поверхню для теплообміну

до них належать риби, амфібії, плазуни), погано переносять коливання зовнішньої температури, тому їх ареали на суходолі обмежені. Теплокровні (гоміотермні) тварини, які мають систему активної терморегуляції (птахи та ссавці), менше залежать від навколишнього середовища і часто переживають несприятливі умови в активному стані. Багато гризунів (соні, бабаки) інтенсивно поглинають їжу в літній і осінній час, а на зиму впадають у *зимову сплячку*. Сплячка (гібернація) гризунів пов'язана з малими розмірами їхнього тіла, що обмежують товщину хутряного покриву і зумовлюють велику тепловіддачу з поверхні тіла (див. с. 130). Узимку ці тварини за знають нестачу їжі, і їм вигідніше знизити активність і витрачати накопичені у вигляді жиру запаси поживних речовин, ніж витрачати на підтримку сталої температури велику кількість енергії.

Пристосування, які оберігають від перегріву в спекотну пору року, виражуються в посиленому випаровуванні води через продихи у рослин, через дихальну систему та шкірні покриви у тварин. Тварини пустелі пристосувалися витримувати спеку за допомогою *літньої сплячки*. Деякі тварини (інфузорії, коловертки, кліщі) можуть декілька років перебувати в стані *анабіозу* – обертоної зупинки життєвих процесів, викликаної глибоким охолодженням або зневодненням.

Вологість. Для тварин, що мешкають у посушливих районах, характерне накопичення жиру – джерела метаболічної води. Наприклад, у верблюда є жировий горб на спині, у бабака Мензбіра – товстий підшкірний шар жиру, у жука пустельного чорниша – масивні жирові тіла в порожнині тіла.

Рослини залежно від вологості їх середовища існування поділяють на декілька екологічних груп. *Ксерофіти* – рослини, що ростуть у посушливих районах. У таких рослин листки часто дріб-



У посушливі періоди дводишні риби зариваються в мул і виділяють слизовий кон



М'ясисті стебла кактусів акумулюють воду

ні, видозмінені (кактуси), зі щільною кутикулою, іноді опушенні, або ж навпаки м'якісті, запасаючі вологу в сезон дощів. Продихи занурені в поглиблена листка, що зменшує випаровування води (алое). Корені, як правило, дуже довгі, досягають ґрунтових вод (верблюжа колючка). *Мезофіти* – рослини помірно зволожених районів. Переважають у помірних поясах (конюшина, тимофеївка, конвалія, кислиця). Одним із пристосувань проти втрати води у рослин цієї групи є сезонне опадання листків (листопад). *Гідрофіти* – рослини, що існують в умовах підвищеної вологості (тропічні ліси, болота). *Гідрофіти* – рослини, пристосовані до проживання у водному середовищі. Зазвичай мають надводну та підводну частини (очерет, тростина) або цілком занурені у воду (елодея, валіснерія). У ґрунті водойми вони утворюють кореневища з численними додатковими коренями. Часто є система добре розвинених міжклітинних просторів, крізь які забезпечуються киснем ті частини, які занурені у воду та ґрунт.

Світло. Світло необхідне для життя як джерело енергії, без якої неможливий фотосинтез. Рослини мають пристосування, що дозволяють уловлювати оптимальну кількість світла. За відношенням до світла виділяють світлолюбні рослини, що ростуть на відкритих місцях, тіньовитривалі, що добре ростуть за цілковитої освітленості, але й адаптується до слабкого освітлення, і тіньолюбні, які не переносять надмірного освітлення.

Істотну роль у житті живих організмів відіграє добова періодичність зміни дня і ночі, сезонна періодичність довжини світлового дня. Ритми освітленості зумовлюють різну активність тварин у денний і нічний час доби, а також сезонні явища: навесні підготовку до розмноження, восени до – зимової сплячки, линьки.

Здатність організмів реагувати на співвідношення тривалості періодів освітленості та темряви



Жировий горб верблюда – джерело метаболічної води



Скоротливі вакуолі видаляють надлишок води з клітин прісноводних найпростіших



Сольові залози виводять надлишок солей з організму морських штаків: 1 – залоза, 2 – ніздра, 3 – сольовий розчин

протягом доби називають **фотoperіодизмом**. Наприклад, личинка метелика капустянки, яку тримали по 15 годин на добу на світлі, перетворюється на метелика, що дає декілька поколінь без перерви; якщо час перебування на світлі менший за 14 годин, утворюється зимуюча лялечка.

Рослини залежно від реакції на довжину дня поділяються на **довгоденні** (рослини середньої смуги, у яких цвітіння викликає подовження дня, — картопля, жито, овес, пшениця) і **короткоденні** (рослини південної смуги, у яких цвітіння викликається скороченням дня — хризантема, жоржини, соя, просо, коноплі, кукурудза).

Солоність води є потужним абіотичним чинником, що обмежує поширення живих організмів. Багато прісноводних риб, найпростіших навіть за незначного підвищення концентрації солей у воді гинуть від зневоднення. Навпаки, деякі морські тварини (наприклад корали) дуже чутливі до опріснення і не зустрічаються в морях із низькою солоністю. Вугор, тихоокеанський лосось пристосувалися до існування в солоних і прісних водах залежно від стадії життевого циклу. Ці пристосування стосуються кровоносної, дихальної, видільної систем.

Солонець, полін солончаковий можуть мешкати тільки в пересолених водах і солончаках. Ці рослини об'єднують у групу *галофітів* (від грец. *hals* — сіль). Вони мають спеціальні залози, що видаляють надлишок солей, накопичують солі в тканинах або мають кореневу систему, малопроникну для іонів.

Біотичні чинники

Під **біотичними** чинниками середовища розуміють взаємний вплив живих організмів один

на одного. Умовно біотичні чинники можна поділити на **внутрішньовидові** та **міжвидові**.

Внутрішньовидові чинники. Особини усередині виду дуже впливають одна на одну, що виявляється в боротьбі за територію, іжу, статевого партнера. Така **внутрішньовидова конкуренція** (див. с. 534) є внутрішньовидовим біотичним чинником. Якщо в лабораторних умовах пристежити за ростом популяції борошняного жука, який перебуває у великій склянці з мукою, то побачимо, що кількість особин збільшується спочатку поволі, потім швидко, але поступово зростання сповільнюється і припиняється зовсім. Це пояснюється тим, що за високої густоти популяції різко підвищується інтенсивність канібалізму: рухомі стадії (личинки та дорослі особини) знищують нерухомі стадії (яйця та лялечки).

Проте взаємини особин усередині виду не обмежуються тільки конкуренцією, а можуть бути також взаємовигідними. Так, густі рослини у молодому віці краще протистоять натиску інших видів, а полярні кайри, що гніздяться впритул одна до одної, спільними зусиллями успішніше охороняють гніздову колонію й водночас своє власне гніздо від нападу хижаків.

Міжвидові чинники. У процесі еволюції в тваринному та рослинному світі сформувалося декілька типів міжвидових взаємин (**конкуренція, хижакство, паразитизм, коменсалізм тощо** (див. с. 535–540)). Усі вони є міжвидовими біотичними чинниками.



Сумісне гніздування

в тому, що у разі інтенсивного випасання він витісняє цінні види кормових рослин, а сам унаслідок споживання у великій кількості токсично діє на тварин. Оскільки через поширення звіробою вівчарство зазнавало великих втрат, почалися пошуки ефективних і недорогих методів боротьби з ним. Зусилля завершилися успіхом: у 40-х рр. ХХ ст. до Каліфорнії був завезений з Європи жук-листогриз хризоліна, який після масового розмноження скоротив чисельність звіробою до такого низького рівня, що вже не було ніякої небезпеки для вівчарства.

Антropогенні чинники

За оцінками ООН в 2025 р. на Землі проживатиме близько 8,5 млрд осіб. Потреба людства в харчових і територіальних ресурсах дедалі зростає, що призводить до знищенння тварин і рослин, витіснення їх із природного місця існування. Багато видів не витримують конкуренції з людиною і перебувають зараз на межі винищенння (див. таблицю на с. 554). Зростання промислового виробництва веде до забруднення атмосфери та гідросфери, вирубування лісів і розорювання степів під сільськогосподарські угіддя. Із середини ХХ ст. почала швидко зростати кількість різноманітних синтетичних речовин, які викидаються в навколошне середовище.

Серед пестицидів (речовин для знищенння шкідників сільського господарства) є група хлорвмісних вуглеводнів, до яких належить дихлордифенілтрихлоретан (ДДТ). Ця речовина отруйна для багатьох тварин і людини, але особливо шкідлива для птахів, риб і безхребетних. У середині 60-х рр. ХХ ст. несподіванкою для багатьох учених стало повідомлення про те, що ДДТ виявлений у печінці пінгвінів, які живуть в Антарктиді, на материкову, дуже віддаленому від районів можливого застосування цього пестициду.

Дія чинників середовища

По відношенню до будь-якого чинника середовища вид має *діапазон стійкості (толерантності)*. Якщо інтенсивність якого-небудь чинника виходить за межі толерантності, особини виду гинуть. *Біологічним оптимумом* називають такі умови, до яких особини виду виявляються найбільш пристосованими. Так, більшість бактерій здатна виживати в діапазоні температур від +50 до -50 °C (діапазон стійкості), але оптимальною для них є температура 25–37 °C (оптимум). За температури 60 °C більшість бактерій гине – інтенсивність чинника виходить за межі толерантності. Але для деяких мікроорганізмів біологічний оптимум складає 80–90 °C, за температури нижчої за 50 °C вони гинуть.



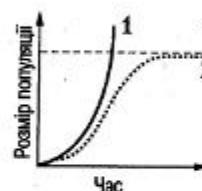
Діапазон стійкості організму до чинника середовища

Чинник, що сильніше за інші впливає на виживання, називають *обмежувальним (лімітуючим)*. Лімітуючими чинниками можуть виступати температура, тиск, солоність води, хижаки тощо.

ПОНЯТТЯ «ВІД» І «ПОПУЛЯЦІЯ»

Вид

Вид — сукупність особин, що мають спадкову подібність морфологічних, фізіологічних і біохімічних особливостей, що вільно схрещуються і дають плідне потомство, пристосоване до певних умов життя. Область поширення виду називається *ареалом*.



Зростання популяції: 1 — геометричне зростання, 2 — логістичне зростання

Критерії виду:

- 1) *морфологічний критерій* заснований на подібності зовнішньої будови особин виду;
- 2) *фізіолого-біохімічний критерій* враховує особливості метаболічних, імунних реакцій і фізіологічних процесів в особин різних видів;
- 3) *генетичний критерій* базується на видовій індивідуальноті кількості та розподілу генетичного матеріалу, активності певних генів;
- 4) *еколого-географічний критерій* характеризує екологічні, територіальні та кліматичні особливості поширення видів.

Тільки у разі збігу всіх критеріїв особини безпомилково можна віднести до одного виду.

Популяція

Структурною одиницею виду є *популяція* — група особин одного виду, що тривалий час живуть на певній території і вільно схрещуються між собою. Популяції є одиницями мікроеволюції (див. с. 569). У популяційній екології існує поняття *динаміки чисельності популяції*, яке відбиває зміну числа особин у популяції. Під *щільністю популяції* розуміють число особин, що при-

падає на одиницю площи (або об'єму) зайятої території. *Абсолютна народжуваність* характеризує число особин, що з'явилися в популяції за одиницю часу, тоді як смертність описує швидкість зменшення чисельності популяції унаслідок загибелі особин.

УГРУПОВАННЯ Й ЕКОСИСТЕМИ

Угруповання, або біоценоз* — угруповання живих організмів, що характеризується певним видовим складом і вступає між собою в складні взаємовідношення.

Простір, який займає біоценоз, називається біотопом. Біотоп є більш-менш обмеженою територією (луга, яр), що має достатні для підтримки життя ресурси.

Екосистема, або біогеоценоз, складається з біоценозу й відповідного біотопу. Більшість біогеоценозів склалися у процесі тривалої еволюції і є результатом пристосування видів до навколошнього середовища.

Біогеоценози характеризуються рядом показників. *Видова різноманітність* — число видів у біогеоценозі. *Біомаса* — загальна суха маса органічної речовини або кількість енергії всієї сукупності особин, яка міститься в ній. *Біологічна продуктивність* — швидкість продукування біомаси. Найважливішою характеристикою біогеоценозів є здатність до *саморегуляції* — підтримки сталості видового складу та чисельності організмів у мінливих умовах середовища.



Вологий тропічний ліс



Савана

* У вітчизняній літературі частіше використовуються терміни «біоценоз» і «біогеоценоз», у той час як у західних публікаціях загальновизнаними є терміни «угрупування» і «екосистема» відповідно.



Пустеля

В екології часто використовується термін *біом*, що позначає велику екосистему, яка характеризується яким-небудь основним типом рослинності, особливостями ландшафту тощо. Наприклад, американські прерії — величезні простори, вкриті травою, позбавлені дерев, населені стадами бізонів; африканська савана з акаціями та баобабами, населена великими травоїдними та хижаками. У наш час на планеті сформовані такі основні типи біомів: тундра, хвойний ліс, степ, листяний ліс, тропічний ліс, пустеля.



Степ



Широколистяний ліс помірних широт

Приклади біогеоценозів

Діброва — широколистяний ліс, який є стійкою, здатною існувати тисячоліттями екосистемою. До її складу входять декілька тисяч видів тварин і понад сто видів рослин. Характерною межею дібрив є **ярусність**. У верхньому ярусі розташовані крони світолюбивих дерев (дуб, ясен, клен), у другому — тіньовитривалих (осика, липа, береза). Ярус підліска розташований нижче і складається з кущів (ліщина, бузина). За ним іде ярус трав'янистих рослин (купина, копитень, снить), з яких у дібриві більш поширені багаторічні рослини, які розвиваються і цвітуть до появи листків на деревах — **ефемероїди** (анемона, чубарка). Із ссавців у дібриві мешкають білки, соні, зайці, кроти, миші, зустрічаються дики кабани, вовки, косулі. Серед птахів численні дятли (великий, малій), зяблик, синиці, з плазунів — зелена і живородяща ящірки, медянка, звичайна гадюка, із земноводних — трав'яна та гостроморда жаби, квакша, тритони. У дібриві налічують понад тисячі видів комах (комар-піскун, жук-носоріг, мураха лісовий, осі), декілька сотень видів павуків і кліщів.

Степ — безлісі простори із чорноземними або каштановими ґрунтами, вкриті трав'янистою рослинністю (shawлія, гусича цибуля, звіробій, ромашка, конюшина, кермек, пиретрум). Колись у безмежних степах України домінувала ковила та супутні їй злаки — типчак, пирій. Зараз зовнішній вигляд степів необоротно змінений господарською діяльністю людини, її острівці ковилової ціліни збереглися лише на території заповідника Асканія-Нова і в деяких районах Криму. Розорювання степів призвело до знищення багатьох видів тварин. Усього декілька сотень років тому на просторах ціліни паслися незлічені стада диких коней — тарпанів. Звичайними видами були тури, дики осли — кулани й антилопи — сайгаки. Проте варварська діяльність людини призвела до їх знищення. Майже цілковито зникли степові птахи — дрофа і кречет. Сьогодні в степах України можна зустріти бабаків, ховрахів, хом'яків. Звичайні дрібні гризуни: полівка, миша хатня, курганчикова. Серед птахів поширені жайворонок, орли, шуліки, кібці, сови. Чорноземи багаті на безхребетних ґрутових кліщів, комах, павуків.



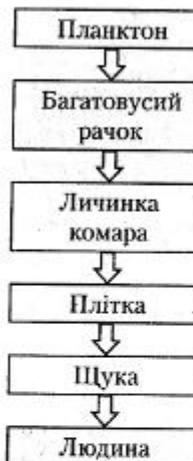
Тайга



Тундра

Потік речовини й енергії в біогеоценозах

Усередині екосистеми органічні речовини утворюються автотрофами та слугують їжею для гетеротрофів. Рослини поїдаються тваринами, які, у свою чергу, можуть поїдатись іншими тваринами. Таким чином відбувається перенесення енергії через ряд організмів — кожний подальший харчується попереднім, споживаючи матеріал і енергію для процесів синтезу. Така послідовність називається **харчовим ланцюгом**, а кожна його ланка — **харчовим рівнем**. Перший харчовий рівень займають автотрофи, або **продуценти**.



Організми другого харчового рівня, що харчуються автотрофами, називаються *первинними консументами*, третього — *вторинними консументами* і т. д. Замикають будь-який харчовий ланцюг *редуценти* — організми, що харчуються мертвими органічними залишками (бактерії, гриби, дошові черви) і руйнують їх до простих неорганічних сполук, які потім використовуються продуцентами.

У харчових ланцюгів рідко буває більше шести харчових рівнів. Обмеженість числа харчових рівнів пояснюється втратою енергії: до кожного подальшого рівня доходить 5–10 % енергії попереднього. Тому число організмів від нижніх до верхніх харчових рівнів зменшується. Так, у дібріві на 1 га припадає 40–60 комахоїдних птахів і лише один хижак.

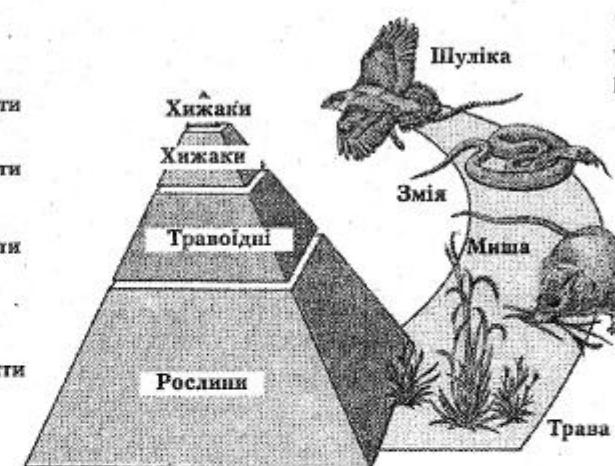
Потік енергії та речовини в харчових ланцюгах описується *правилом екологічної піраміди*: маса кожної наступної ланки харчового ланцюга зменшується в 5–10 разів порівняно з попередньою ланкою. Для побудови екологічної піраміди підраховують кількість організмів на даній території, що групуються за харчовими рівнями. Число особиножної групи зображену у вигляді прямокутника, площа якого пропорційна кількості організмів, які живуть на даній території (або у відповідному об'ємі водної екосистеми). В основі екологічної піраміди є маса рослин-продуцентів, вище — менше число рослиноїдних тварин (первинних консументів). Наступний ярус займає ще менше число дрібних хижаків (вторинних консументів). На вершині піраміди виявляються нечисленні великі хижаки.

Взаємовідношення організмів у харчових ланцюгах можуть бути дуже складними. Жук, що живе в дібровах або в тропічних лісах і харчується рослинами, є їжею для багатьох птахів, павуків, інших комах. У свою чергу кожний з перелічених організмів може бути об'єктом живлен-



Третинні консументи
Вторинні консументи
Первинні консументи

Продуценти



Четвертий трофічний рівень

Третій трофічний рівень

Другий трофічний рівень

Перший трофічний рівень

Екологічна піраміда

ня для багатьох хижих видів. У лісах Амазонії, Екваторіальної Африки, на коралових рифах, що кишать життям, ланцюги живлення фантастично складні й заплутані. У зв'язку з цим термін «ланцюг живлення» сьогодні вважається не дуже вдалим, оскільки припускає тільки послідовне з'єднання ланок; для позначення перенесення речовини й енергії в екосистемах правильніше говорити про *харчові сітки*.

Значення харчових зв'язків між організмами на перший погляд не завжди очевидне. Один з прикладів прихованого зв'язку навів у 50-х роках ХХ ст. американський еколог Л. Коул. Всесвітня організація охорони здоров'я (ВООЗ) намагалася боротися з малярією на острові Калімантан, обприскуючи місцевість пестицидом ДДТ. Як і очікувалося, ДДТ убив комарів — переносників малярії, проте водночас виникли серйозні ускладнення. Препарат потрапляв також в організм тарганів, стіківих до нього; таргани не гинули, але ставали такими млявими, що пойдалися ящіркам в значно більших кількостях, ніж зазвичай. ДДТ викликав у ящірок нервові розлади й ослаблення рефлексів, унаслідок чого вони частіше ставали жертвою кішок. Масове винищення ящірок — хижаків, що живляться гусеницями, які поїдають очеретяні покрівні будинків місцевих жителів, призвело до необмеженого розмноження цих гусениць, і покрівлі почали провалюватися. Крім того, незабаром почалася загибель кішок у результаті

отруєння ДДТ, і селища заповнили паюки, які прийшли з лісів і принесли на собі бліх, заражених чумною паличкою. У результаті ВООЗ припинила обприскування острова ДДТ, а також десантувала в джунглі велику партію кішок. Цей дорогий урок переконливо довів, як важливо уявляти всю харчову сітку, перш ніж втрутатися.

Взаємозв'язки організмів у біогеоценозах

Види, що входять до складу біогеоценозу, можуть вступати один з одним у такі взаємовідношення: **конкуренцію, хижакство, паразитизм, мутуалізм (симбіоз), коменсалізм.**

Конкуренція * — відношення суперництва між організмами, що використовують одні й ті ж ресурси (їжу, територію, світло тощо). Розрізняють **внутрішньовидову і міжвидову конкуренцію.**

Внутрішньовидова конкуренція виникає між особинами одного виду. Яскравим її прикладом може бути доля личинок падальної мухи, що живуть у трупах тварин. Мухи, які знайшли падаль першими, відкладають там яйця, і більша частина личинок, що вилуплюються, забезпечена їжею в кількості, достатній для досягнення зрілості. Проте личинкам, які вилуплюються з яєць, відкладених пізніше, може не вистачити їжі, і вони загинуть.



Внутрішньовидова конкуренція в оленів. У боротьбі за самку самці іноді так міцно зчіплюються рогами, що не можуть звільнитися і вмирають від голоду

* Термін «конкуренція» можна вважати тотожним поняттям «боротьба за існування» (див. с. 561), але деякі еволюціоністи й екологи настоюють на їх відмінному смисловому навантаженні.

У процесі еволюції в організмів виробилися пристосування, що зменшують конкуренцію. Наприклад, у самців і самок деяких видів птахів дзьоб має неоднакову довжину, що дає їм можливість харчуватися різними комахами. У багатьох метеликів, амфібій і риб з личинковою стадією розвитку молодняк і дорослі особини споживають різну їжу. Вивчення популяцій гризунів показало, що у ряді особин існує генетично зумовлена тенденція залишати свою популяцію, якщо вона стає дуже щільною, і переходити на інші місця. Проте в основному особини, які належать до одного виду, потребують тих самих ресурсів і вимушенні конкурувати за них, за винятком тих випадків, коли популяція Українська нечисленна.

Американський еколог П. Еррінгтон протягом 25 років вивчав біологію ондатри на одному з боліт у північноамериканському штаті Айова. Уесь цей час на площі трохи більшій за 100 га жило близько 400 дорослих ондатр. Самці конкурували за території. У межах своїх територій тварини були у відносній безпеці, тому що в добре знайомому місці завжди могли знайти сковок від хижаків. Ондатри, що не досягли успіху в щорічній конкуренції за території, вимушенні були жити в несприятливих умовах на краю болота, де серед них і їхніх нащадків спостерігалася висока смертність у результаті перенаселеності, нестачі їжі, знищення хижаками.

Міжвидова конкуренція виникає між особинами різних видів. Вона виявляється у двох формах: 1) використання різними видами одних ресурсів; 2) безпосереднє придушення одного виду іншим, який з ним конкурує. Прикладом першої форми може бути **пасивна, або неагресивна, конкуренція** за обмежені ресурси ґрунтової вологи між групами різних видів кущів у пустелі. Прикладом другої є конкуренція між різними видами рослин в угрупованні. Більшість рослин виділяють у навколоїнне середовище біологічно активні речовини (алкалоїди, ефірні олії, ферменти),

що затримують ріст, перешкоджають проростанню насіння рослин інших видів. Так, виділення дуба, тополі пригнічують ріст вівса, соняшника, кукурудзи, буряка. Дуже сильну переважну дію мають алкалоїди пирію та полину (післяжнивні залишки, які заорали в ґрунт, можуть знижувати схожість подальшої культури). Шкідливі для одних видів речовини можуть стимулююче діяти на ріст інших. Отже, видовий склад біогеоценозу багато в чому визначається хімічними взаємодіями між рослинами.

Хижакство та паразитизм. Хижакство — тип міжвидових взаємовідношень, за яких жертва убивається хижаком під час нападу, щоб бути використаною ним у їжу. У цьому випадку систематичні відмінності між хижаком і жертвою не повинно складати дуже велике число таксонів. Роль хижака у біогеоценозах величезна. Вони підтримують чисельність популяцій жертв на певному рівні і можуть сприяти збільшенню видової різноманітності.

Паразитизм — особлива група біологічних зв'язків, за яких одні організми використовують інші як місце існування і джерела живлення, покладаючи при цьому (частково або повністю) на своїх хазяїв завдання регуляції своїх взаємовідношень із зовнішнім середовищем. У паразитичних організмів відзначається тенденція до регресу травної, нервової, дихальної і кровоносної систем, органів чуття. Значного розвитку дістають статева система й органи прикріплення до тканин або покривів хазяїна.

Паразити поділяються на *тимчасових*, які відвідують хазяїна тільки на певній стадії життєвого циклу (кліщі), і *постійних*, що живуть у тілі або на покривах хазяїна (хазяїв) усе життя (воши, аскарида, гострик). Розрізняють також *факультативних* і *облігатних* (обов'язкових) паразитів.



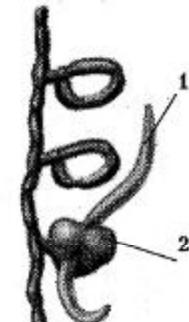
Венерина мухоловка — рослина, що полює на комах

Перші зустрічаються у вільноживучому стані, але за певних умов можуть переходити до паразитизму (дизентерійна амеба). Другі постійно або в певний період життєвого циклу повинні живитися за рахунок хазяїна. Тимчасові паразити є облігатними, оскільки не можуть існувати незалежно від хазяїна все життя.

Паразитизм значно поширений серед тварин. Є ряди, класи і навіть типи, повністю представлени паразитами (брохи, стъожкові черви, споровики). Відомі випадки *надпаразитизму*, за якого в організмі паразитичної особини, що перебуває в тілі хазяїна, у свою чергу, паразитує інший організм. Серед рослин і грибів (іржавні, головневі) також відомо багато паразитів. Деякі рослини-паразити містять хлорофіл і можуть виробляти частину органічних речовин самостійно (омела), інші живляться тільки за рахунок хазяїна (рафлезія).

Основна відмінність між хижакством і паразитизмом полягає в тому, що хижак вбиває свою жертву, тоді як паразит тільки використовує свого хазяїна як джерело живлення і для цього тимчасово або постійно живе на поверхні або усередині його тіла. Хазяїн слугує паразитові не тільки джерелом енергії, але й біотопом, тому між ними складаються значно тісніші функціональні зв'язки, ніж між хижаком і жертвою. У паразитів це приводить до значної зміни загального плану будови.

Паразити відрізняються від хижаків вищою специфічністю у виборі хазяїна, тобто украї вузькими екологічними нішами (див. с. 540). *Ектопаразити*, як правило, вражають лише певні види тварин, причому іноді зустрічаються лише на окремих ділянках іхнього тіла. Те саме стосується й *ендопаразитів*, які живуть усередині клітини (малярійний плазмодій), поза клітиною, у просвіті кишечника (стъожкові черви, аскариди) або



Хижий гриб:
1 — нематода,
2 — грибні гіфи



Рафлесія – паразитична рослина



Риба-клоун вступає у симбіотичні стосунки з морськими актиніями

сполучної тканини (фіни ствожкових червів), при чому завжди паразитують у певних тканинах або органах.

Коменсалізм (нахлібництво) – форма взаємодії, за якої один організм використовує частину ресурсів або місце існування іншого організму, не завдаючи останньому шкоди, але й не приносячи користі. Так, деякі види креветок поселяються парами (самець і самка) у скляніх губках «Венериних кошиках». Вони потрапляють у губку ще личинками, підростають, перетворюються на дорослі особини і вже не можуть вибратися назад. Губка, перекачуючи воду, забезпечує креветок необхідними поживними речовинами і киснем, захищає їх від ворогів. Сама ж губка, мабуть, не отримує від співмешканців ніякої користі. Іншим прикладом коменсалізму можуть бути риби-лоцмани та риби-прилипали, які все життя проводять у подорожах з акулами, китами, дельфінами і задовольняються залишками їхньої їжі. Деякі рослини також використовують інші види як місцепроживання. Епіфіти (папороті, мохи) закріплюються на гілках дерев'яних рослин, живляться за рахунок відмираючих тканин хазяїна та шляхом фотосинтезу. Епіфіти особливо поширені у вологих тропічних лісах; їхні повітряні корені, що звисають з гілок дерев, поглинають воду з насичено-го водяними парами повітря.

Мутуалізм (симбіоз*) – взаємовигідні міжвидові взаємозв'язки. Класичним прикладом є симбіоз раків-самітників (під цією назвою

* Спочатку під терміном «симбіоз» розуміли всі типи відносин між двома особинами, за яких один з них або обидва покладали на іншого завдання регуляції своїх відносин із навколошнім середовищем. За цим визначенням виділяли декілька типів симбіозу: коменсалізм, паразитизм, мутуалізм. Надалі використання терміна звузилося до позначення лише взаємовигідних відносин між партнерами, проте в сучасній екології термін «симбіоз» дедалі частіше застосовують у первинному, широкому значенні.

об'єднуються до 400 видів ракоподібних) з актиніями. Рак перебуває під захистом жалких клітин актинії, тоді як його рухливість допомагає актинії добувати їжу. У цих взаємовідношеннях можна виділити декілька етапів посилення зв'язку між партнерами. Деякі раки-самітники шукають черепашки, на яких вже поселилися актинії; інші займаються активним пошуком і в разі виявлення актинії захоплюють її і переносять на свою черепашку, знайдену раніше або відібрану у законного власника. Взаємини рака придо і актинії адамсії зайдуть так далеко, що вони вже не можуть жити окремо: адамсія без рака-самітника гине через два-три місяці, а беззахисний рак дуже швидко з'їдається восьми ногами або кальмарами (такий симбіоз є облігатним на відміну від факультативного в попередніх прикладах).

Актинія розташовується на черепашці самітника таким чином, що її рот розміщений недалеко від ротового отвору рака. У цьому випадку частинки їжі, що поглинаються раком, захоплюються щупальцями актинії. Із часом рак росте, і роти симбіонтів усе більше віддаляються один від одного. Актинія починає виділяти слиз, який твердне, утворюючи навіс над краєм черепашки, по якому вона перебирається ближче до головного відділу рака.

Морський черв'як *нереїлепас* також часто вступає у симбіотичні відношення із самітниками. Він живе у черепашці, ніколи її не залишаючи, у зв'язку з чим окремі м'язові тяжі його тіла атрофовані. Черв'як отримує від рака їжу, а сам очищає заховане в черепашці черевце самітника від паразитів.

Симбіотичні бактерії кишкового тракту людини (кишкові симбіонти) виробляють вітаміни й амінокислоти. Деякі з них синтезують амінокислоти із сечовини й аміаку, на що тварини не



Рак-самітник



Мурашки розвивають тлю, живлячись її солодкими виділеннями



Бульби на корінні бобів

здатні. Це джерело амінокислот особливо важливе, якщо їжа містить мало білків. Так звана мікрофлора людини включає декілька видів стафілококів, які містяться на шкірі та в ніздрях, а також кишкову паличку *Escherichia coli*. Okрім кишкових бактерій з тваринами співіснують бактерії, що живуть на відмерлих клітинах шкіри, і паразитичні бактерії, що існують у живих тканинах. Ці мікроорганізми конкурують з хвороботворними бактеріями, займаючи їх екологічні ніші й знижуючи їх чисельність. Деякі бактерії продукують антибіотики, що пригнічують ріст інших мікроорганізмів. Водночас компоненти нормальної мікрофлори здатні викликати захворювання, з'являючись в тих тканинах, де їх зазвичай не буває. Так, кишкова паличка у разі потрапляння в сечовий міхур може викликати цистит, а стафілокок у разі потрапляння в рани — небезпечні інфекційні захворювання.

Деякі види бактерій (*Rhizobium*, *Azotobacter*) вступають у симбіотичні зв'язки з рослинами родини Бобові. У бульбах, що утворилися внаслідок цього на корінні рослин, іде фіксація молекулярного азоту, яку рослини здійснюють не здатні. Нітроген використовується рослинами для побудови власних білків. Рослини поставляють бактеріям готові органічні речовини.

Екологічна ніша

Спроба описати відношення між видами, що населяють екосистему, привела до появи терміна «екологічна ніша». Екологічна ніша — комплекс чинників, необхідних для існування виду. Поняття екологічної ніші включає чинники жivoї та неживої природи, а також зв'язки виду з іншими видами угруповань. Ніша, яка займається видом, визначає його поширення і роль в екосис-

темі. Ніші перекриваються, якщо на один і той самий ресурс одночасно претендують популяції двох або більше видів. Перекриття ніш приводить до конкуренції між видами, яка обмежує число особин у популяціях. Згідно з концепцією екологічної ніші два види, що потребують ідентичних ресурсів, не можуть існувати в одному й тому ж місці в один і той же час. У процесі еволюції види пристосувалися до розділення екологічних ніш у просторі, у часі, за ресурсами.

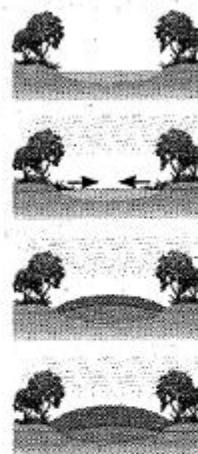
Чи існують вакантні, ще не зайняті екологічні ніші? Звернемося до екології островів (див. також с. 583). Потужне виверження вулкану на острові Кракатау в 1883 р. знищило на ньому все живе. Проте вже через 50 років після катастрофи весь острів був вкритий молодим тропічним лісом, у якому жили 47 видів хребетних тварин, більше 100 видів комах, 4 види слімаків. Кракатау розташувався всього за 40 км від іншого багатого на життя островів, звідки по воді та по повітря відбувалося його заселення. Якщо ж найближче джерело життя віддалене на тисячі кілометрів, то заселення триватиме сотні тисяч і мільйони років. Так, далеко не всі вершини гір островів Суматри та Яви поросли рослинами, навіть, здавалося б, цілком пристосованими до місцевих кліматичних і ґрунтових умов. Ці вершини є вакантними екологічними нішами, які ще не встигли заселитися зважаючи на віддаленість островів від материка (2400 км). Незайняті ніші утворюються після пожарищ, вивержень вулканів, відступу льдовикові та інших природних катастроф.

Зміна біогеоценозів

Біогеоценози розвиваються й еволюціонують. Вони змінюються в певному напрямі — від менш стійких до стійкіших, тобто таких, у яких колообіг речовин повніший і збалансованіший.

Послідовну зміну в часі одних біогеоценозів іншими називають сукцесією. Прикладом змін біогеоценозу може бути заростання водойми:

- 1) застій води викликає нестачу кисню на глибині та накопичення не цілком окиснених продуктів;



Заростання водими

- 2) на дні відбувається накопичення дрібнозернистого мулу (із залишків планктону);
- 3) утворюється торф (із залишків рослин прибережної зони);
- 4) відбувається обміління водойми.

Інший приклад сукцесії — відновлення біогеоценозу ялинника після пожежі. Ялина не росте на пожарищі, оскільки на відкритому просторі заморозки ушкоджують сходи. Тому в перші роки розвиваються трав'янисті рослини й лише пізніше — береза, осика або сосна. Під захистом дерев з'являються тіньові сходи ялини. Досягнувши верхнього ярусу, ялина витісняє листяні дерева приблизно через 100 років після пожежі.

Штучні біогеоценози (агроценози)

Агроценоз — екосистема, структуру та функцію якої підтримує людина у своїх інтересах (поля пшениці, сади, городи).

Основні відмінності штучних і природних біогеоценозів

Біогеоценоз	Агроценоз
Рушійною силою формування є природний добір, спрямований на виживання організмів, стійких до несприятливих умов середовища	Рушійною силою формування є штучний добір, спрямований на підвищення врожайності сільськогосподарських культур
Єдине джерело енергії — Сонце	Разом з енергією Сонця використовується енергія, що вноситься людиною (штучне освітлення, добрива)
Усі елементи, спожиті продуктами, повертаються в ґрунт	Частина елементів і неорганічних речовин виносиць з урожаєм з ґрунту

БІОСФЕРА, ЇЇ СТРУКТУРА ТА ФУНКЦІЇ

СТРУКТУРА ТА ВЛАСТИВОСТІ БІОСФЕРИ

Біосфера — оболонка Землі, у межах якої існує життя. Біосфера об'єднує тропосферу, гідросферу та верхні шари літосфери.

Живі організми населяють нижній шар атмосфери — тропосферу. На висоті близько 20 км під дією ультрафіолетового проміння кисень перетворюється на озон. Останній розміщується у вигляді озонового екрану, який не пропускає основну частину космічних і ультрафіолетових променів, які у великих дозах згубно діють на живі організми. Найстійкіші до несприятливих умов спори бактерій і грибів рухом повітряних потоків можуть бути занесені на висоту близько 20 км, проте зберігають життєздатність; вище вони гинуть у результаті інтенсивного ультрафіолетового випромінювання Сонця.

Води океанів, морів, річок і озер, які займають близько 70 % земної кулі й утворюють гідросферу, практично повсюдно заселені різноманітними рослинами та тваринами, аж до максимальних глибин — 11 км.

Життя присутнє і у верхніх шарах літосфери — твердої оболонки Землі. Найпримітивніші організми — бактерії виявлені в товщі Землі на глибині 3 км, у зоні залягання нафти.

До складу біосфери входять такі компоненти:

- 1) жива речовина, тобто самі живі організми;
- 2) біогенна речовина, що утворюється в процесі життєдіяльності живих організмів;



Володимир Іванович Вернадський (1864—1945) — український природодослідник, основоположник геохімії і вчення про біосферу. Розглядав біосферу як сферу життя, що включає не тільки живі организми, але й середовище їхнього існування

- 3) інертна речовина, що утворюється без участі живих організмів,— базальт, граніт тощо;
- 4) біоінертна речовина — результат взаємодії живих організмів з інертною речовиною, наприклад з речовою літосфери.

До біогенних речовин відносять:

- 1) кисень і вуглекислий газ атмосфери, які утворилися за рахунок фотосинтезу, дихання та руйнування загиблих рослин і тварин;
- 2) кам'яне вугілля і торф, що виникли в результаті мінералізації стародавніх або сучасних рослин;
- 3) вапняк, що утворився з черепашок, скелетів водних тварин та інших викопних залишків.

Функції живої речовини. Жива речовина біосфери безпосередньо впливає на формування вигляду Землі, виконуючи ряд важливих функцій.

Газова функція — утворення атмосфери, до складу якої входять кисень, що виділяється зеленими рослинами внаслідок фотосинтезу (20,9 %), і карбон діоксид (0,03 %), що утворюється внаслідок дихання живих організмів, бродіння та гниння органічних решток. Основний компонент атмосфери — азот (69 %) залишається до біотичного колообігу завдяки діяльності азотфіксуючих бактерій.

Концентраційна функція — поглинання й акумуляція живими організмами хімічних елементів, розсіяних у навколошньому середовищі. Рослини акумулюють під час фотосинтезу елементи з ґрунту (К, Р, Н, N та ін.) та повітря (С), включаючи їх до складу органічних речовин, з яких складаються живі клітини.

Оксисно-відновна функція — перетворення хімічних елементів зі змінною валентністю (Fe, S, Mn, N та ін.), наприклад у процесі хемосинтезу ґрутових бактерій. У результаті діяльності

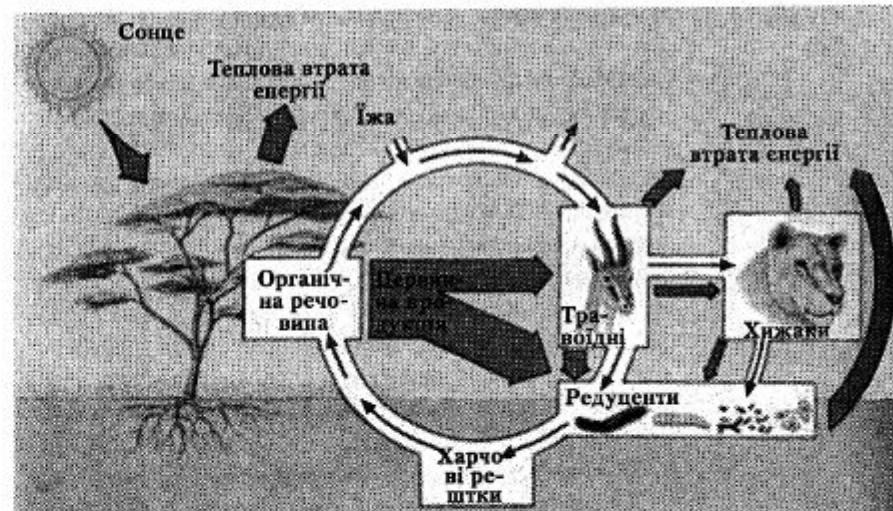
цих бактерій утворюються H_2S , деякі види залізняку, оксиди Нітрогену.

Основні властивості біосфери:

- 1) безперервність розвитку органічного світу;
- 2) мозаїчність будови (біосфера складається з окремих екосистем);
- 3) швидке відновлення живої речовини;
- 4) колообіг хімічних елементів, що входять до складу живих організмів.

КОЛООБІГ РЕЧОВИН І ЕНЕРГІЇ В БІОСФЕРІ

Біотичний колообіг хімічних елементів — це постійна циркуляція речовин між ґрунтом, гідросфорою, атмосферою та живими організмами. Він відбувається за участю всіх живих організмів, які населяють Землю. Завдяки колообігу можливе існування та розвиток життя за обмеженого запасу речовин, необхідних для забезпечення життєдіяльності.



Колообіг речовин і енергії

На Землі запаси необхідних і доступних організмам хімічних елементів не є нескінченними. Якби вони тільки споживалися, життя рано чи пізно мало б припинитися. Проте в природі відбувається природний колообіг. Зелені рослини утворюють органічні речовини, а інші організми їх руйнують. З мінеральних сполук, що утворилися, зелені рослини будують нову органічну речовину.

Головним джерелом енергії, що забезпечує колообіг речовин на Землі, є Сонце. Потік енергії Сонця складає 1024 кДж/год. Близько 42 % цієї енергії відбивається в космос; 58 % поглинається атмосферою і ґрунтом, з них 20 % випромінюється у вигляді теплоти, а 10 % витрачається на випаровування води. Випаровуючись з поверхні водоймищ і ґрунту, вода переноситься повітряними потоками на великі відстані та випадає у вигляді опадів, які руйнують поверхневий шар гірських порід, сприяючи ґрунтоутворенню. Осідання вимивають з ґрунту водорозчинні хімічні сполуки, які переміщаються річками на великі відстані й потрапляють у моря й океани. Тут ці речовини беруть участь у життедіяльності морських організмів і накопичуються у глибинах. Незважаючи на те, що циркуляція води в біосфері в цілому пов'язана з такими фізичними явищами, як випаровування за рахунок енергії Сонця та конденсації, колообіг води між суходолом і Світовим океаном має вигляд найважливішої ланки у підтримуванні життя на Землі.

Близько 0,1–0,2 % сонячної енергії, що досягла поверхні Землі, використовується рослинами в процесі фотосинтезу. Ця енергія дуже мала порівняно з тією, яка йде на випаровування води або нагрівання земної поверхні, але робота з переміщенням хімічних елементів, яка здійснюється завдяки їй, величезна. За рахунок енергії Сонця рослини щорічно утворюють 10^{11} т органічних ре-

човин, перетворюють 18×10^{17} кДж енергії Сонця на енергію хімічних зв'язків, поглинають 17×10^{11} т вуглекислого газу, виділяють $11,5 \times 10^{10}$ т кисню та випаровують 16×10^{12} т води.

У колообігу речовин беруть участь основні компоненти екосистеми — консументи, продуценти та редуценти. Особливу роль виконують бактерії. Ці мікроорганізми мають унікальні ферментні системи, завдяки яким вони здатні руйнувати практично всі органічні сполуки, брати участь у циклах біологічно важливих елементів і забезпечувати ключові реакції колообігу речовин у біосфері (нітрифікація, окиснення та відновлення сполук Сульфуру).

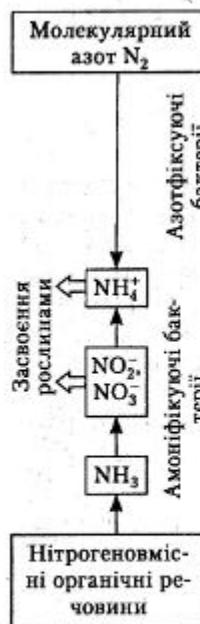
Колообіг карбону

Єдиним джерелом вуглецю, який використовується автотрофними організмами для синтезу органічної речовини, є вуглекислий газ CO_2 , що входить до складу атмосфери або розчинений у воді. У процесі фотосинтезу CO_2 засвоюється зеленими рослинами — *продуцентами*, перетворюється на органічні речовини (вуглеводи, білки, ліпіди, нуклеїнові кислоти), які переходят по ланках ланцюгів живлення до консументів і редуцентів. Гниття рослинних і тваринних решток за обмеженого доступу повітря і під тиском приводить до утворення пластів кам'яного вугілля, торфу, нафти. Повернення CO_2 в атмосферу відбувається внаслідок дихання, бродіння та спалювання палива.

Колообіг Нітрогену

Основними формами Нітрогену на Землі є газоподібний молекулярний азот атмосфери та зв'язаний азот літосфери. В атмосфері запаси

Запаси Карбону в атмосфері оцнюються в 700 млрд т, у гідросфері — у 50 000 млрд т. Кількість Карбону, яка щорічно засвоюється рослинами, складає 46–50 млрд т



молекулярного азоту (N_2) оцінюються величиною 4×10^{15} т. Такий азот не засвоюється вищими рослинами, але може переходити в доступну для них форму завдяки діяльності *азотфіксуючих бактерій* (*Rhizobium*, *Azotobacter*). Ці бактерії вступають з рослинами (переважно з родини бобових) у симбіотичні зв'язки. Рослини поставляють бактеріям поживні речовини, а бактерії фіксують атмосферний азот N_2 , переводять його в розчинну форму, яка поглинається коренями. Дуже незначна частина газоподібного азоту може перетворюватися на катіони амонію або нітрати у результаті електричних розрядів в атмосфері та потрапляти в ґрунт з атмосферними опадами.

Лише невелика частина літосферного азоту зосереджена в ґрунті та доступна рослинам. Цей азот представлений іонами амонію та нітратами. Органічний азот рослинних і тваринних решток (основна частина ґрутового азоту) не може поглинатися коренями рослин і повинен бути заздалегідь перетворений на форму NH_4^+ . Такі реакції здійснюються *амоніфікуючими бактеріями*. У цьому випадку азот органічних сполук спочатку перетворюється на амоніак (NH_3), далі нітратифікуючими бактеріями — на нітрати (NO_2^-) та нітрати (NO_3^-).

Азот, поглинений рослинами у складі розчинних солей, включається у структуру амінокислот, нуклеотидів, коферментів, хлорофілу й інших сполук. Із тканин рослин у складі нітрогенвмісних органічних сполук азот потрапляє в організм тварин. Під час розпаду білків і амінокислот він виводиться у вигляді сечовини, сечової кислоти або амоніаку.

Діяльність *денітрифікуючих бактерій*, у протилежність фіксаторам, спрямована на перетворення нітратів і нітритів на вільну форму — N_2 . Цей азот повертається в атмосферу.

Колообіг фосфору

Основні запаси фосфору містяться в гірських породах, які поступово віддають свої фосфати наземним біогеоценозам. Фосфати споживаються рослинами (продуцентами) й використовуються ними для синтезу органічних речовин. В організм первинних консументів фосфоромісні сполуки (АТФ, фосфатна кислота, нуклеїнові кислоти, фосфоліпіди) потрапляють із тканин рослин. Вторинні консументи отримують фосфор унаслідок поїдання первинних. Унаслідок розкладу мертвих організмів бактеріями (редуцентами) фосфати повертаються в ґрунт і знову використовуються рослинами. Частина фосфатів виносиється в ґідросферу, де забезпечує розвиток планктону й існування харчових ланцюгів, що залежать від нього. Частина фосфору ґідросфери може повернутися на суходіл по харчових ланцюгах.

Колообіг Сульфуру

Сірка залягає у вигляді руди на суходолі та в глибоководних відкладеннях. У доступну для засвоєння рослинами форму (сульфати) сірку переводять бактерії, що використовують енергію окиснення сульфуровмісних сполук для синтезу АТФ. У рослинах сірка сульфатів включається до складу амінокислот (цистеїн, метіонін), ацетил-КоА, вітамінів — біотину (вітамін H), тіаміну (вітамін B₁). В організм тварин сірка потрапляє з тканинами рослин у вигляді сульфатів і у складі сульфуровмісних органічних речовин. Органічна сірка з рослинними та тваринними рештками потрапляє в ґрунт і водойми й завдяки діяльності редуцентів перетворюється на сірководень (H_2S). Велика частина сірководню окиснюється бактеріями до вільної сірки та сульфатів. Останні накопичуються у ґрунті та знову поглинаються рослинами.

Роль ґрунту в біосфері та колообігу речовин

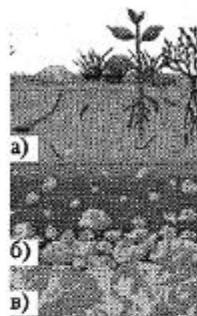
Грунт — це біогеоценоз, який становить собою розпушений верхній шар земної кори, що змінюється атмосферою та живими організмами, який постійно поповнюється органічними рештками.

Особливе значення має основа ґрунту — перегній, товщина якого в підзолистих ґрунтах складає 5–10 см, а в чорноземі — 1–1,5 м.

Грунт густо заселений живими організмами. Коріння дерев опускається на 10 м і більше вглиб, причому в ґрунті йде постійна конкуренція між рослинами за площу, воду, мінеральні солі та повітря. На різних глибинах розташовані нори кротів, бабаків, червів, скupчення комах та їхніх личинок.

У ґрунті проходять процеси зміни речовин. Дощові та снігові води поставляють кисень і розчиняють мінеральні солі. Частина розчинів виносяться в річки й океани. Грунт випаровує ґрутову воду, яка піднімається по капілярах між її частинками, внаслідок чого відбувається колообіг розчинів і випадання солей у різних ґрутових горизонтах.

У ґрунті здійснюється газообмін. Уночі, внаслідок охолодження, гази стискаються, і в ґрунт проникає більша кількість повітря. Кисень повітря поглинається тваринами та рослинами і входить до складу органічних сполук. Азот повітря засвоюють азотфіксуючі бактерії. Удень внаслідок нагрівання ґрунту виділяються вуглекислий газ, сірководень, амоніак. Усі процеси, що відбуваються в ґрунті, пов'язані з колообігом речовин у біосфері.



Грутові горизонти: а) переважає органічна речовина; б) органічна і неорганічна речовина; в) материнська гірська порода

БІОСФЕРА ТА ЛЮДИНА: ПРИРОДА В НЕБЕЗПЕЦІ

Ще на зорі існування людства люди вибірково винищували деякі види тварин у кількості, більшій, ніж це було необхідно для харчування. Існує

думка, що вимирання великих ссавців, що повільно розмножувались, на зразок мамонтів або шерстистих носорогів, у Північній Євразії зумовлене винищуванням мисливцями кам'яного періоду. Проте у той період зникнення великих ссавців не призвело до необоротних наслідків у біосфері, іхне місце в біоценозах зайняли копитні та гризуни. Приручення й одомашнення тварин, землеробство привели до серйозніших зрушень у біосфері. Природні біогеоценози змінилися штучними, почалося перетворення ландшафтів. Ера науково-технічної революції, що почалася понад 100 років тому, супроводжується швидкою перебудовою всієї природи, змінами тваринного та рослинного світу. У наш час людство стоїть перед реальною загрозою екологічної кризи — такого стану середовища існування, яке стає несприятливим для життя.

Ерозія ґрунтів

Ерозія ґрунтів — одна з найскладніших глобальних проблем, яка загрожує майбутньому біосфери. Через неї щороку втрачаються мільйони гектарів орних земель. У результаті природного геологічного колообігу, вивітрювання гірських порід ґрунт утворюється постійно, але швидкість цього процесу дуже мала; для формування ґрутового шару завтовшки 2,5 см необхідно декілька століть. У результаті людської діяльності ґрутовий шар у деяких районах світу був зруйнований за значно коротший час.

Підвищення рівня ґрутових вод

Зміна людиною гідрологічних умов супроводжувалася низкою небажаних побічних ефектів. Один з них — підвищення рівня ґрутових вод у результаті зрошування оброблюваних земель. Вода, яка використовується для зрошування,

просочується в ґрунт і накопичується; у результаті підвищується рівень ґрутових вод. Це викликає не тільки затоплення коренів рослин, що перешкоджає їх росту, але й засолювання ґрунту, оскільки після випаровування води в його верхньому шарі залишаються концентровані відкладення солей.

Використання корисних копалин

На Землі відбувається великомасштабний колобіг енергії. Сонячна енергія потрапляє на поверхню Землі, мала частина її використовується зеленими рослинами, що утворюють багаті на енергію органічні сполуки. Деякі з них накопичуються в земній корі у вигляді викопного палива. Вивільнюючи енергію хімічного палива, людина прискорює повільні природні колообіги.

Уже зараз цілком очевидно, що неможливо відновити викопне паливо за осяжний проміжок часу. Вугілля спалюється протягом майже восьми сторіч, нафта та природний газ — з 90-х рр. ХІХ ст. Вважається, що вугілля може бути основним джерелом енергії для промисловості ще два століття, а нафта — не більше 70—80 років. Ера викопного палива наближається до завершення.

Забруднення атмосфери

Внаслідок спалювання викопного палива в атмосферу виділяються вуглекислий газ та інші компоненти — чадний газ, оксиди Сульфуру, вугледовні, оксиди Нітрогену та тверді частинки.

Наслідком швидкого зростання вмісту вуглекислого газу в атмосфері може стати підвищення температури на Землі через парниковий ефект — вуглекислий газ поглинає енергію, яка випромінюється земною кулею в космос, унаслідок чого нагріваються нижні шари атмосфери.

Сірка, що міститься у вигляді домішок у викопному паливі, належить до ряду найнебезпечніших забруднювачів повітря. Виміті дощами з атмосфери сполуки сірки підвищують кислотність дощової води. У результаті випадання кислотних опадів закиснюються ґрунти та води дрібних озер і річок, що ставить під загрозу їхні екосистеми.

Реагуючи у присутності ультрафіолетового випромінювання з оксидами Нітрогену, вуглеводні утворюють фотохімічний смог. Частина продуктів цієї реакції, наприклад озон і складні органічні молекули, мають шкідливу біологічну дію, деякі з них вважаються канцерогенними.



Дерева, знищені кислотними дощами

Забруднення гідросфери

Людство майже повністю залежить від поверхневих прісних вод суходолу — річок і озер. Води річок і озер задовольняють потреби людей у питній воді, використовуються на зрошування полів і плантацій, у промисловості, слугують для охолоджування атомних і теплових електростанцій. Небезпека полягає в забрудненні водоймищ промисловими та транспортними відходами й отрутохімікатами, мінеральними добривами. Ці речовини викликають загибелю риби, накопичуються в мулі та тканинах організмів, які складають харчові ланцюги. У разі потрапляння в організм людини вони викликають тяжкі отруєння й пороки розвитку.

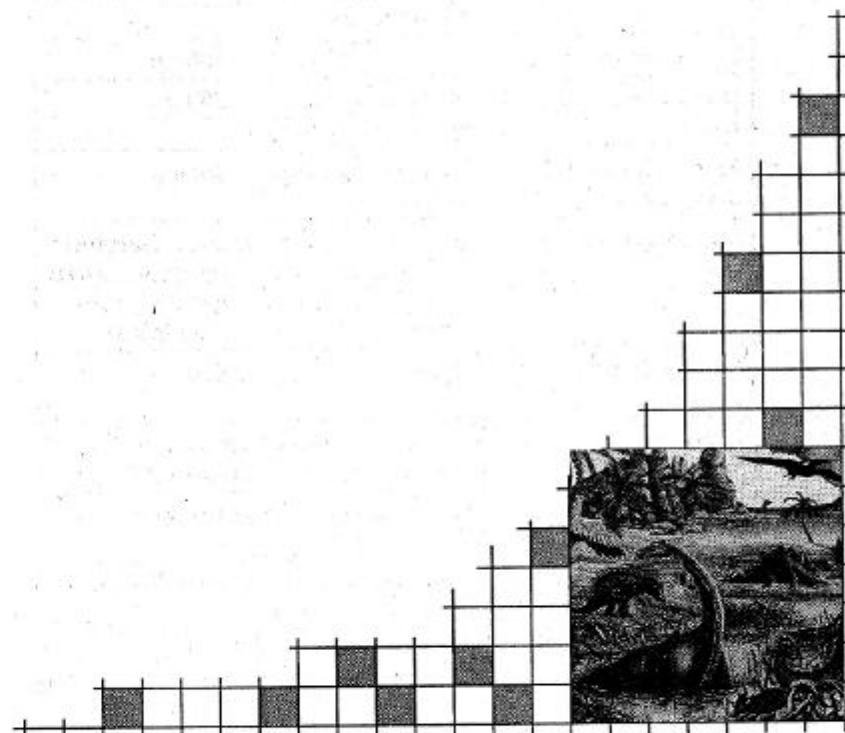
Знищення тварин і рослин

Промислова і сільськогосподарська діяльність, освоєння нових територій призводять до витіснення тварин і рослин з їх природного середовища існування. Пристосування, вироблені ними за мільйони років до певних умов, стають неефективними, наслідком чого є вимирання видів.

Деякі тварини, яким загрожує вимирання

Клас	Вид	Відомості
Ссавці	Тасманійський сумчастий вовк	Останній екземпляр номер 7 вересня 1936 р. в зоопарку Бомаріс
	Каліфорнійська морська свиня	Не спостерігалася з 1980 р. Можлива причина вимирання – тралове рибництво
	Чорний носоріг	Під загрозою вимирання (причина – полювання)
	Сніжний барс	Під загрозою вимирання (причина – полювання)
	Амурський тигр	Відомо близько 50 особин
Птахи	Темний прибережний горобець	Останній самець номер 16 травня 1987 р. Частина його тканин була заморожена у сподіванні на успіхи клонування
	Гуамська мухоловка	Не спостерігалася з 1984 р.
	Імператорський дятел	Не спостерігався з 1960 р. (можливо, 1977 р.)
	Морська скеляста ластівка	Не спостерігалася з 1984 р.
	Малий блакитний ара	На волі не зустрічається. Останні 10 екземплярів продовжують жити в зоопарках світу. (Причина знищенння – полювання за пір'ям)
Рептилії	Каліфорнійський кондор	Окільцовано 38 особин
	Болотяна черепаха	Розмір природної популяції не перевищує 30 екземплярів (1994 р.)
Амфібії	Чорночеревна дискоязична жаба	Виявлено п'ять екземплярів
Комахи	Понад 1,5 тис. видів відомо в поодиноких екземплярах і, можливо, вже вимерли	

ЕВОЛЮЦІЯ ОРГАНІЧНОГО СВІТУ



ІСТОРІЯ РОЗВИТКУ ЕВОЛЮЦІЙНИХ ІДЕЙ

Еволюційне вчення – це наука, яка вивчає причини та механізми історичного розвитку живих організмів. Еволюційне вчення є теоретичною основою біології й узагальнює дані інших біологічних дисциплін. Термін «еволюція» вперше був ужитий М. Хейлом у 1677 р. для позначення індивідуального й історичного розвитку організмів, у зв'язку з чим його іноді використовують як синонім терміна «філогенез». У більшості випадків під еволюцією розуміють необоротні зміни живого. Ці зміни спрямовані на виникнення адаптацій організмів до умов існування. У цьому розділі обговорюються причини, рушійні сили та механізми еволюції.

Еволюційні уявлення до Ч. Дарвіна

Традиційний історичний опис додарвінівського періоду розвитку еволюційного вчення починають з імені шведського природодослідника Карла Ліннея. Проте сам Лінней не припускав існування процесу історичного перетворення живого. Він вважав усі живі організми постійними та незмінними, тобто такими, якими вони були створені Творцем. Лінней увійшов до науки як створювач класифікації рослинного та тваринного світу.

Лінней запропонував також спосіб опису приналежності того або іншого виду до певної таксономічної групи – *бінарну* (подвійну) *номенклатуру*. За його пропозицією вид почали називати двома словами, перше з яких визначає рід, а друге – вид. Усі видові назви даються латинською мовою. Після видової назви в скороченій формі зазначається прізвище автора, який дав назву. Наприклад, горобець польовий – *Passer montanus L.* (L. – Лінней). Бінарна номенклатура, запропонована Ліннеєм, виявилася настільки вдалою, що нею користуються й досі. Лінней описав і дав назви більш ніж 1 тис. раніше невідомих видів рослин і тварин, запровадив понад 100 наукових термінів (наприклад маточка й тичинка).



Карл Лінней (1707–1778) – шведський природодослідник. Описав понад 1000 нових видів, запровадив у біологію бінарну номенклатуру виду



Жан Батіст Ламарк
(1744–1829) – французький біолог, директор зоологічного музею в Парижі. Творець першої еволюційної теорії

Французький зоолог Жан Батіст Ламарк у 1809 р. запропонував *першу концепцію еволюції*. Вона ґрунтувалася на двох головних передумовах: внутрішнє прагнення організмів до самовдосконалення, закладене Творцем, і успадкування набутих ознак. Учений вважав, що вся різноманітність видів на Землі з'явилася завдяки тому, що Творцем були створені найпростіші одноклітинні організми й задана їх подальша градація (розвиток шляхом ускладнення). Пристосування видів до навколоїшніх умов є результатом діяльності або бездіяльності органів. На думку Ламарка, довгі шия та ноги жирафа – наслідок того, що багато поколінь його короткоших і коротконогих предків харчувалися листям дерев, за яким доводилося тягнутися все вище та вище. Незначне подовження шії та ніг, що відбувається в кожному поколінні, передавалося спадково, поки довжина цих частин тіла не досягла сучасної. Таким чином, в основі виникнення нового виду, за Ламарком, лежать такі механізми:

- під дією зовнішнього середовища відбуваються корисні для організму зміни;
- ці зміни успадковуються нащадками;
- діяльність або бездіяльність органів прискорює процес видоутворення.

Теорія Ламарка підготувала ґрунт для сучасної еволюційної теорії, але його погляди на механізми мінливості не дістали широкого визнання. Було виявлено, що умови зовнішнього середовища впливають на фенотип, не зачіпаючи генотипу. Щоб довести це, німецький зоолог і теоретик еволюційного вчення А. Вейсман протягом багатьох поколінь відрізав хвости мишам, але це не привело до очікуваного скорочення довжини хвостів у їхніх нащадків. Виходячи зі своїх експериментів, учений дійшов висновку, що ознаки, які набуваються тілом і приводять до зміни фенотипу,

прямо не впливають на статеві клітини (гамети), за допомогою яких ці ознаки передаються наступному поколінню.

Чарлз Дарвін і його еволюційне вчення

Англійський дослідник Чарлз Дарвін, з ім'ям якого пов'язаний переворот у біології, у 1831 р. вирушив як натуралист на військовому кораблі «Бігль» у навколосвітню подорож уздовж берегів Південної Америки, Нової Зеландії, Південної Африки. Подорожуючи, Дарвін велику частину часу займався геологічними дослідженнями, але під час п'ятитижневого перебування на Галапагоських островах увагу молодого вченого привернула подібність між флорою і фаunoю цих островів і материка. Зібрани ним численні дані про мінливість організмів переконали його в тому, що види не можна вважати незмінними. Повернувшись до Англії, Дарвін розпочав вивчення практики розведення голубів і свійських тварин, що привело до створення концепції штучного добору. Проте він все ще не уявляв собі, як діє добір у природних умовах.

У 1778 р. священик Т. Мальтус у своєму «Трактаті про народонаселення» показав, до чого могло б привести зростання населення нашої планети, якби воно нічим не стримувалося. Ч. Дарвін поширив ці уявлення на біологічні процеси, звернувши увагу на те, що, хоча розмноження організмів відбувається постійно, кількість окремих груп (популяцій) залишається порівняно стабільною. Порівнюючи величезну кількість даних, він почав розуміти, що будь-які зміни, сприятливі для виживання за певних умов, підвищують здатність особин розмножуватися і давати плідне потомство; за несприятливих змін,



Чарлз Дарвін
(1809–1882) – англійський природодослідник. Творець еволюційної теорії, принятої в наш час



Альфред Рассел Волліс
(1823–1913) —
англійський на-
тураліст. Сфор-
мулював
еволюційну тео-
рію, аналогічну
теорії Ч. Дарвіна
(1858 р.)

навпаки, шанси на успішне розмноження зни-
жується.

Одночасно з Дарвіном до аналогічних виснов-
ків дійшов натуралист Альфред Рассел Волліс.
У 1858 р. Дарвін і Волліс виступили з доповідями
на засіданні Ліннеївського товариства в Лондоні.
У 1859 р. Дарвін опублікував книгу «Походження
видів шляхом природного добору». Усі 1250 при-
мірників її були продані першого ж дня.

Згодом погляди Дарвіна були підтвердженні
і доповненні фактами з галузі генетики, біохімії,
молекулярної біології. Великий внесок у розвиток
еволюційної теорії зробили М. І. Вавилов,
Ф. Г. Добржанський, Дж. Гекслі, Н. В. Тимофеєв-
Ресовський, С. С. Четвериков, С. Райт, О. М. Се-
верцов, І. І. Шмальгаузен та інші вчені. Сучасні
погляди на походження і розвиток життя на землі
дістали назву *синтетичної теорії еволюції*.

ОСНОВНІ ПОЛОЖЕННЯ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ ТЕОРІЇ

Основні положення еволюційної теорії.

- 1) Умови зовнішнього середовища викликають зміну організмів, але ці зміни (модифікації) не успадковуються і не відіграють важливій ролі в еволюції.
- 2) Випадкові, неспрямовані зміни в окремих особин (мутації) можуть передаватися спадко-
во, якщо вони відбуваються у статевих клітинах. Саме такі зміни важливі для ево-
люції.
- 3) Усі успадковані зміни відносні, тобто за од-
ніх умов вони можуть бути корисними, за інших — шкідливими або нейтральними.
Якщо за даних умов вони виявляються ко-
рисними, то організми з такими змінами ви-
живають і дають потомство.

Головні рушійні сили еволюції:

- боротьба за існування;
- природний добір на основі спадкової мін-
ливості.

Основні чинники еволюції:

- спадкова мінливість;
- штучний добір;
- ізоляція;
- популяційні хвилі;
- дрейф генів.

Результати еволюції:

- відносна пристосованість видів;
- ускладнення організації;
- видоутворення.

Боротьба за існування

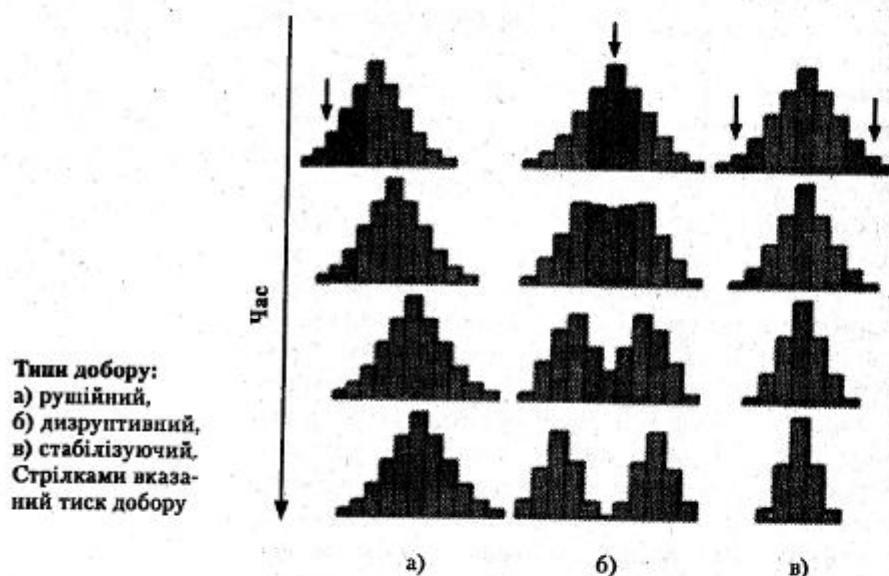
Боротьба за існування — це активна або па-
сивна конкуренція між організмами, що виникає
через невідповідність між здатністю видів до не-
обмеженого розмноження й обмеженістю природ-
них ресурсів. Розрізняють такі види боротьби за
існування: *внутрішньовидова, міжвидова, бороть-
ба з несприятливими умовами середовища*. Внутрі-
шньовидова боротьба викликається однаковою
у всіх особин даного виду потребою в їжі, території
та інших ресурсах. Міжвидова боротьба ви-
никає між особинами різних видів, що викорис-
товують одні й ті самі харчові ресурси, територію.
Боротьба з несприятливими умовами середовища
полягає у виживанні організмів за постійної дії
абіотичних чинників середовища — повеней, по-
сух, морозів, приливів і відливів, штормів, заболо-
чування, сніжних лавин, селів, пожеж тощо.

Результатом боротьби за існування є *вижи-
вання найбільш пристосованих і їхнє розмножен-
ня*. Слабкі особини гинуть або не народжують

потомства, їх гени елімінують. У процесі боротьби за існування відбувається *природний добір* — вибірне знищенння одних особин і вибірне виживання інших.

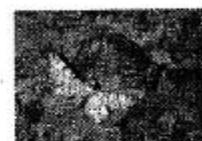
Природний добір

Природний добір — процес, у результаті якого найбільш пристосовані організми виживають і розмножуються, а менш пристосовані — гинуть і не залишають потомства. Природний добір — це єдиний чинник еволюції, що здійснює спрямовану зміну генотипного складу популяцій. Виділяють три типи добору — *рушійний*, *стабілізуючий* і *дизруптивний* (розриваючий).



Рушійний добір викликає односпрямовані зміни генетичного складу популяції. Він спостерігається у тих випадках, коли популяція пристосовується до нового середовища. Прикладом

спрямованого добору є зміна забарвлення крил у метелика п'ядуна березового. У промислових районах Англії частіше зустрічаються темнозабарвлени метеилики, тоді як у сільській місцевості переважають світлозабарвлени. У сільській місцевості темні форми швидко знищуються птахами, оскільки вони помітно виділяються на тлі світлої кори дерев, а в містах темні форми майже немітні на посірілій від промислового пилу корі. Це явище дістало назву *індустріального меланізму* (інтенсивність забарвлення лусок крил метеликів визначається пігментом меланіном).



Індустріальний меланізм

Було виявлено, що на Кергеленських островах більшість комах безкрила. Це пояснюється постійно віючими сильними вітрами, тож літаючі комахи заносяться вітром у море і гинуть. Дія добору на цих островах спрямована на поширення безкрилих форм і елімінацію крилатих. Але втрата крил імаго — це не єдиний результат добору. У мух Кергеленських островів описаний комплекс фенотипічних ознак і природжених рефлексів, спрямованих на боротьбу зі стихією. Лапки мух мають безліч чіпких кігтиків, якими вони утримуються на рослинах. До того ж, мухи завжди тримаються на нижньому боці листка, а після заходу сонця йдуть у ґрунт. Ще одна цікава особливість: на Кергеленських островах, що обдуваються вітром, ростуть лише рослини, які запилюються вітром.

Стабілізуючий добір не сприяє еволюційним змінам і з покоління в покоління підтримує фенотипну стабільність популяції. Якщо популяція добре пристосована до стабільного середовища, то добір зводиться до елімінації мутантних особин, які дуже відхиляються від норми.

Під час бурі 1898 р. у США загинула велика кількість горобців. Виявилось, що серед загиблих птахів більшість мала дуже довгі або дуже короткі крила, тоді як особин з крилами середньої довжини загинуло небагато. Мала місце вибірна елімінація особин з відхиленнями довжини крила від середньої норми.

Дизруптивний (роздираючий) добір спрямований проти особин із середнім і проміжним характером ознак, тобто веде до стабілізації крайніх форм і встановлення поліморфізму в популяції. Популяція в цьому випадку підрозділяється за даною ознакою на декілька груп.

Мінливість

Мінливість – властивість живих організмів існувати в різних формах (див. с. 155–160).

Неспадкова (модифікаційна) мінливість – це зміни фенотипу організмів, які відповідають характеру дії навколошнього середовища і не передаються нащадкам. Так, рослини, що ростуть за нормальнюю вологості, мають більшу вегетативну масу, ніж рослини того ж виду, які перебувають в умовах нестачі вологи. Ці фенотипні відмінності не пов'язані зі зміною генів і не успадковуються.

Спадкова мінливість пов'язана зі зміною генетичного матеріалу. Вона є головною умовою здатності організмів до еволюційного розвитку. Спадкова мінливість може бути **комбінативною** (пов'язана з особливостями статевого розмноження – кросинговером і незалежним розходженням хромосом у мейозі) і **мутаційною** (зумовлена різними типами мутацій).

Відносна пристосованість видів

Результатом дії рушійних сил еволюції є **відносна пристосованість** видів до умов навколошнього середовища. До поняття «пристосованість» входять забарвлення, форма тіла, поведінка, особливості фізіологічних і біохімічних процесів тощо.

Одним з найяскравіших прикладів пристосованості є захисне забарвлення, що робить тварину подібною до навколошніх предметів. Так, біла куріпка, що мешкає у північних районах Росії, взимку має біле оперення, а влітку – строкате; це робить її непомітною серед навколошнього ландшафту. Деякі тварини можуть змінювати забарвлення тіла під колір місцевості, наприклад хамелеони та восьминоги. Різновид захисного забарвлення – смугасте, як у тигра і зебри. Чергування різокольорових вертикальних смуг розбиває обриси тварини на тлі навколошнього пейзажу й інших особин стада.

Деякі тварини мають не тільки захисне забарвлення, але й маскуванчу форму тіла. Класичним прикладом є морський коник **листкоподібний морський дракон**, що мешкає в Саргасовому морі, тіло якого за формую і коліром подібне до водоростей. Орхідейний богомол усе життя проводить серед білих квітів орхідей. Його тіло абсолютно біле, має форму пелюстки, і лише верхня частина черевця несе зелену смугу, наслідуючи чашолисток. Камбала, вилупившись з ікринки, незабаром сплющується, втрачає плавальний міхур, опускається і лягає боком на дно, маскуючись під навколошній пейзаж.

Застережне (погрозливе) забарвлення попереджає хижаків, що його власник отруйний або неістівний – наприклад, помітне, яскраве забарвлення **сонечка**. Деякі беззахисні види мають забарвлення, подібне до такого у неспоріднених, але добре захищених і маючих застережне забарвлення видів. Таке наслідування називається **мімікрією**. Деякі мухи мають черевце з почерговими чорними та жовтими смугами, як у бджоли. Неотруйна змія **сімофіс** наслідує коралового аспіда. Мімікрія ефективна тільки в тому випадку, якщо вид-імітатор значно поступається за чисельністю наслідувочому виду. Інакше



а)



б)

Протекційна форма тіла: а) крила комах подібні до листка, б) гусінь подібна до сухої гілки



а)



б)

Застережне забарвлення:
а) плями, що нагадують очі, на тілі гусениці,
б) яскраві жовті плями на тілі саламандри



а)



б)

Мімікоя:
а) оса, б) квітко-
ва муха

у хижаків не виробляється стійкий умовний рефлекс уникнення на застережне забарвлення.

Мімікрай відома і у рослин. Так, позбавлені нектару квітки *блізору* зовні подібні до медоносних, тому вони принаджують комах, які у пошуках нектару запилюють їх. Ловильний апарат комахоїдної рослини *непентес* нагадує яскраві квітки інших рослин. Квітки орхідей з роду *офрис* за формою, кольором і навіть запахом подібні на самок ос; приваблені самці запилюють рослину.

Пристосувальна поведінка має велике значення для виживання організмів у боротьбі за існування. Існують різні варіанти пристосувальної поведінки: зачавання у разі небезпеки, демонстративна та відлякуюча поведінка у разі наближення ворога, запасання корму на несприятливий сезон, різноманітні форми турботи про потомство.

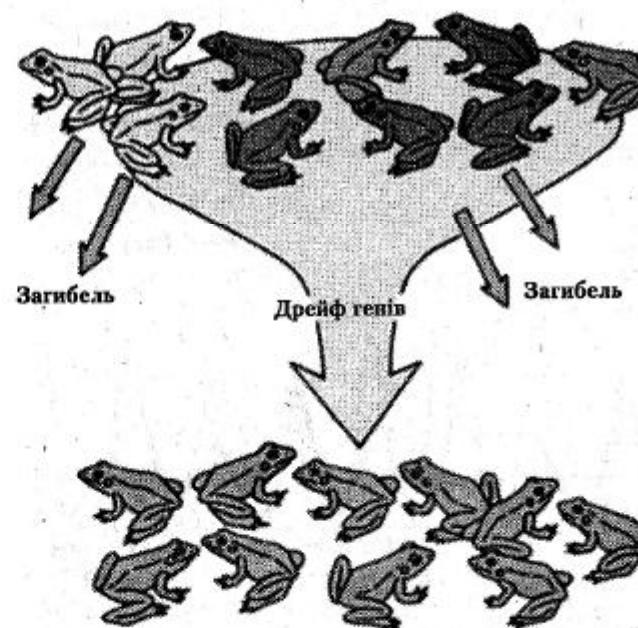
Деякі тварини перед загрозою бути спійманими хижаком імітують власну смерть. Жук блакитний довгоносик під час зустрічі з пустельною ящіркою молохом падає як «мертвий». Свинопоса змія імітує агонію. Жук-бомбардир у разі нападу ворога викидає із заднього кінця черевця ідку рідину, яка на повітрі миттєво випаровується, утворюючи ідку хмару. Так він відлякує амфібій і рептилій. Але немає нічого досконалого. Павук-мандрівник так швидко рухається, що встигає обмотати жука-бомбардира павутиною ще до першого «пострілу». А павутина працює як глушник, захищаючи павука від ідких виділень бомбардира.

Наведені приклади, безперечно, свідчать про пристосованість видів до умов середовища. Але всі пристосувальні ознаки відносні: вони не забезпечують абсолютноного захисту й повинні постійно вдосконалюватися під тиском добору. У разі зміни умов середовища (кліматичних, зміни біогео-

ценозів, зміни рельєфу) набуті протягом еволюції ознаки перестануть бути ефективними.

Дрейф генів

Дрейф генів — випадкові, неспрямовані зміни частот алелів у популяції. Роль дрейфу генів особливо зростає, коли чисельність популяції різко скорочується (у результаті катастроф, зміни середовища, популяційних хвиль (див. с. 568)). У цьому разі через випадковість у популяції можуть значно зрости або знизитися частоти тих або інших алелів. Через зростання частки близькоспоріднених скрещувань деякі алелі можуть повністю зникнути з популяції, а інші, навпаки, стати домінуючими.



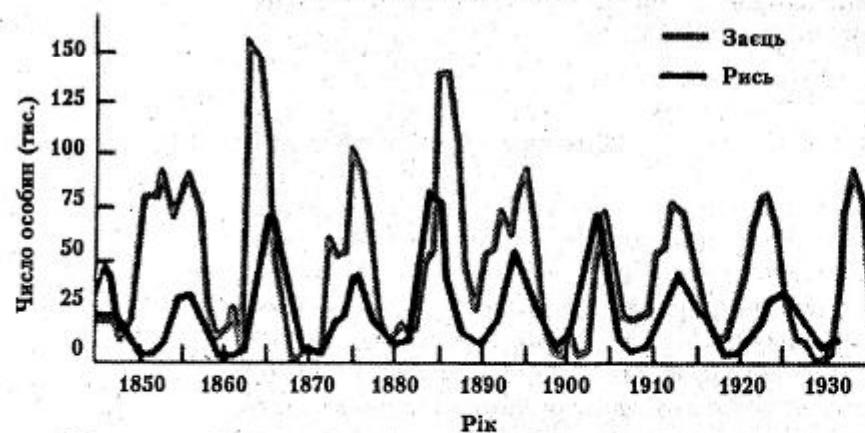
Дрейф генів

Популяційні хвилі

Популяційні хвилі (коливання чисельності особин, з яких складається популяція) — це чинник еволюції, що припускає невибірне, випадкове знищення особин, завдяки чому рідкісний генотип (алель) може стати звичайним і підхопитися природним добором.

Причини коливання чисельності популяцій:

- 1) періодичні (сезонні) коливання чисельності характерні для короткоживучих організмів — комах, найпростіших, однорічних рослин;
- 2) неперіодичні коливання чисельності залежать від складного поєднання ряду чинників — чисельності хижаків, великої кількості кормових ресурсів;
- 3) спалахи чисельності видів спостерігаються в нових для них районах, де відсутні їхні природні вороги (кролики в Австралії, хатні горобці в Північній Америці);
- 4) різкі коливання чисельності пов'язані з природними катастрофами (посухою, пожежами, повенями тощо).



Співвідношення чисельності хижака і жертв

У популяції, що зазнала катастрофічного скорочення чисельності, частоти алелів будуть іншими, ніж у вихідній популяції. У цьому випадку деякі алелі, присутні в малих концентраціях, можуть зникнути з популяції, а концентрація інших алелів може випадково підвищитися у разі подальшого спалаху чисельності.

Штучний добір

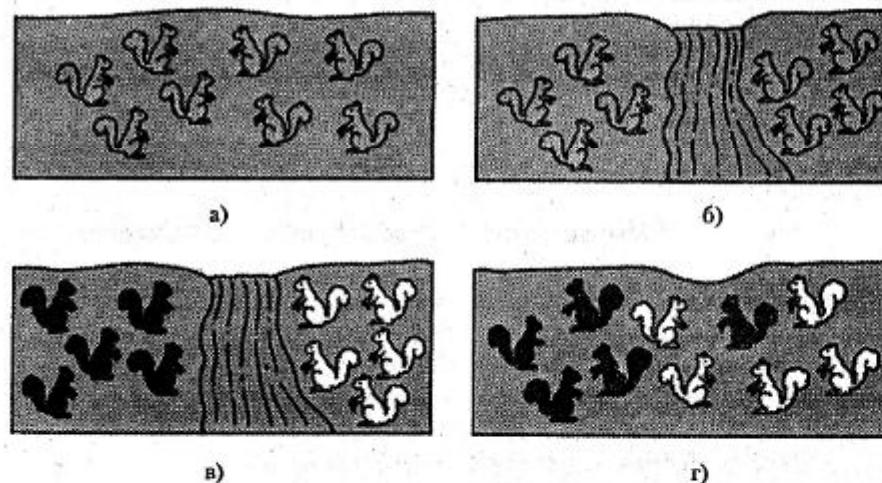
Штучний добір — це здійснюваний людиною вибір і подальше розмноження організмів, що мають цінні господарські або декоративні ознаки та властивості (продуктивність, довжина шерсті, кількість молока, розмір плодів, кількість насіння тощо). Виведені сорти рослин або породи тварин несуть одну або декілька гіпертрофованих ознак, зумовлених надмірною активацією певних генів. Такі організми не можуть вижити в дикій природі. Ч. Дарвін показав, що між природним і штучним добором сполучною ланкою є несвідомий добір (див. с. 167) як основна форма добору, який здійснюється людиною на перших ступенях її культурного розвитку.

Мікроеволюція і видоутворення

Мікроеволюція — еволюційні перетворення виду на рівні популяцій, які ведуть до внутрішньовидової дивергенції та видоутворення. Мікроеволюційний процес починається з відносної ізоляції популяцій і поступової зміни їх генетичного складу за рахунок накопичення мутацій. Це приводить спочатку до дивергенції в результаті незалежної дії природного добору й інших чинників еволюції, а потім — до видоутворення.

Ізоляція

Вирішити проблему видоутворення означає пояснити, яким чином елементарні еволюційні зміни в популяції здатні врешті-решт привести до утворення нового виду, родів, родин, рядів; і як саме виникають перепони, які перешкоджають міжвидовому схрещуванню. Коли випадки схрещування між групами усередині якоїсь популяції стають дедалі рідшими, а отримані внаслідок цього гібриди дедалі менш плідними, такі групи, нарешті, перетворюються на окремі види. Будь-який чинник, який ускладнює схрещування між групами або організмами, називається ізоляючим механізмом. *Ізоляція* — широкий комплекс явищ, пов'язаних з різким обмеженням або повним припиненням схрещувань між представниками різних груп. Розрізняють *первинну ізоляцію* — процес, прямо не пов'язаний з дією при-



Видоутворення шляхом географічної ізоляції: а) одна популяція; б) виникнення географічного бар'єру; в) генетичні зміни; г) існування репродуктивної ізоляції

родного добору, і *вторинну*, або *репродуктивну ізоляцію*.

Первинна ізоляція умовно поділяється:

- на *просторову* (географічну) — групи споріднених організмів виявляються розділеними фізичною перепоною, наприклад морем, гірським хребтом, річкою, пустелею;

- *часову* — розмноження у різних груп організмів, що мешкають на одній території, відбувається в різний час (удень/уночі, навесні/осені).

Вторинна ізоляція поділяється:

- на *біологічну* — представники різних видів відрізняються за будовою статевих органів, що перешкоджає міжвидовому схрещуванню (а якщо схрещування все ж таки відбулося — розвитку плідного потомства);

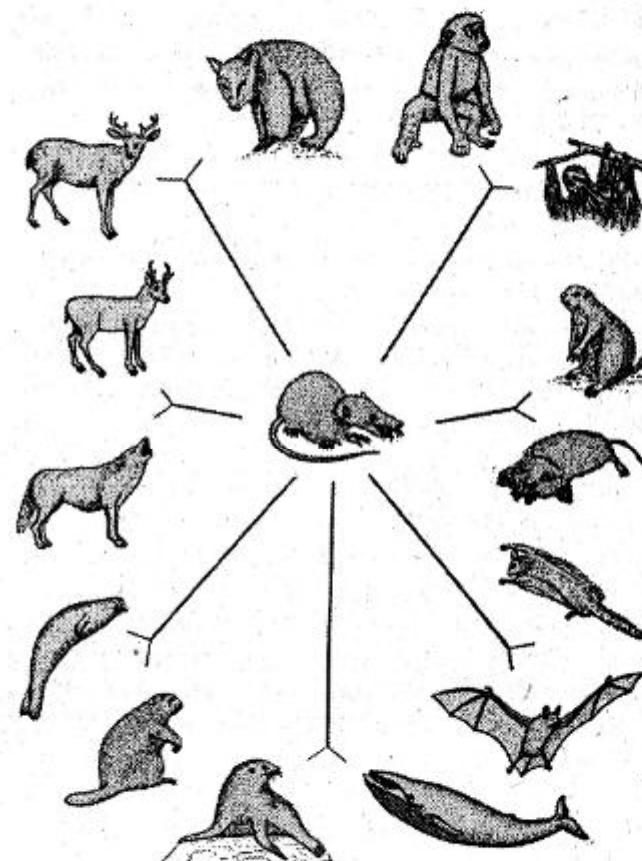
- *етологічну* — видоспецифічна статева поведінка (шлюбні танці, ритуали залицяння тощо).

Генофонд ізольованих популяцій із часом змінюється. Накопиченні мутацій можуть торкатися генів, що кодують забарвлення, довжину кінцівок та інші ознаки, тож члениожної популяції стають дедалі більше фенотипно різними. Такий процес приводить зрештою до утворення двох видів.

Ізоляція зазвичай не буває безперервною: не виключено, що дві розрізнені групи знову зустрінуться і між ними відбудеться схрещування. Різні людські раси виникли в результаті ізоляції і накопичення мутацій, але оскільки міжрасова стерильність відсутня, расові відмінності швидко зникають, як тільки руйнуються географічні перешкоди. Цей процес відбувався б значно швидше і привів би до повного зникнення відмінностей, якби не існували соціальні перешкоди змішаним шлюбам, що також є однією з форм ізоляції.

Дивергенція і конвергенція

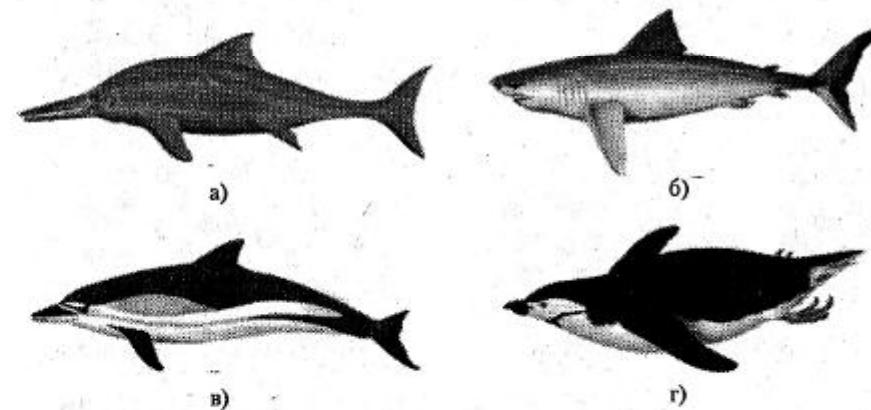
Боротьба за існування, природний добір і ізоляція приводять до дивергенції (*дивергентної еволюції*) — розходження ознак організмів порівняно з вихідною предковою формою. Еволюція, в результаті якої з однієї форми предка виникає безліч різноманітних форм, що займають різні житла, називається *адаптивною радіацією*. Адаптивна радіація спостерігається у тих випадках, коли група організмів потрапляє в нові житла, де у неї є шанси вижити. У результаті конкурентної бо-



Адаптивна радіація ссавців

ротьби за харчові ресурси і життєвий простір кожна група прагне поширитися й зайняти якомога більше доступних екологічних ніш. Вона вигідна тим, що дає можливість тваринам використовувати нові джерела їжі й уникати деяких ворогів. Класичним прикладом такого явища є еволюція плацентарних ссавців. Усі їхні сучасні форми утворилися від примітивного комахоїдного предка з п'ятьма пальцями на коротких ногах, що ступав на землю всією підошвою.

Якщо групи організмів адаптуються до подібних умов середовища, у них виникають риси, які мають поверхневу подібність. Розвиток подібних комплексів ознак у групах різного еволюційного походження називається *конвергенцією* (*конвергентною еволюцією*). Прикладом конвергенції є розвиток крил у літаючих плазунів, птахів і ссавців, а також у комах. У дельфінів (клас Ссавці), вимерлих іхтіозаврів (клас Плезуни) і риб виникли обтічні контури тіла, плавці та ластоподібні кінцівки — ознаки, які надають цим тваринам зовнішню подібність.

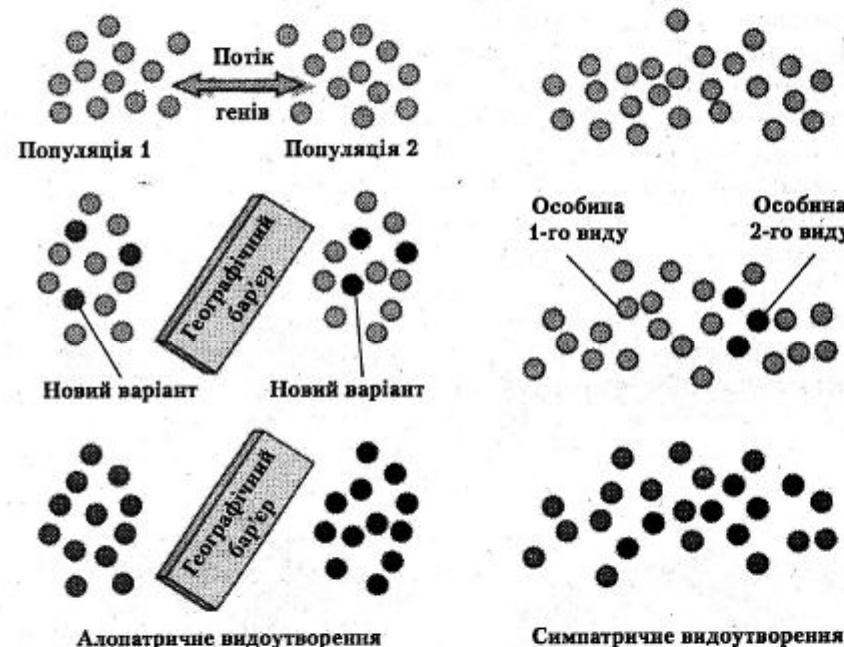


Конвергентна еволюція форми тіла плаваючих хребетних: а) іхтіозавр; б) акула; в) дельфин; г) пінгвін

Видоутворення

Розрізняють декілька типів видоутворення.

У разі алопатричного (географічного) видоутворення види утворюються в результаті просторової ізоляції популяцій. Один із способів — розрив ареалу предкового вида. Наприклад, вихідний вид конвалії був поширеній у широколистяних лісах Євразії 3,2 млн років тому; у четвертинному періоді через різке похолодання скротилися площі широколистяних лісів, і єдиний ареал конвалії був розріваний на декілька частин (Далекий Схід, Закавказзя, Південна Європа). На сьогодні конвалія, повторно поширившись по всій лісовій зоні, утворила три види.



Інший спосіб алопатричного видоутворення — розселення вихідного вида. Так, уздовж

узбережжя Балтійського та Північного морів жити, не схрещуючись, два види чайок — срібляста і клуша. Декілька сотень тисяч років тому в районі Берингової протоки мешкала предкова форма цих птахів, яка поступово поширювалася уздовж морського побережжя на схід і захід, утворюючи безперервний ланцюг підвідів. Особини сусідніх підвідів схрещувалися і давали плідне потомство. У районі Північного та Балтійського морів відбулася зустріч кінцевих ланок східного та західного ланцюгів. Накопичені в процесі мікроеволюції відмінності виявилися достатніми, щоб підвіди на кінцях ареалу не схрещувалися і відносилися один до одного як різні види. І зараз видоутворення в цій групі чайок перебуває в процесі становлення, даючи нам можливість спостерігати еволюцію у дії.

За симпатричного видоутворення види утворюються з популяції предкового вида на одній географічній території; у цьому випадку чинниками видоутворення є репродуктивна тимчасова ізоляція, спонтанні зміни генетичного матеріалу та поліплоїдія. Наприклад, у рослини погремка великого існують виражені сезонні раси; ранньоцвітні та пізньоцвітні форми репродуктивно повністю ізольовані і з часом повинні набути рангу нового вида.

Виникнення нового виду симпатричним шляхом відбувається в десятки та сотні разів швидше, ніж у разі алопатричного видоутворення, а новоутворені форми завжди морфологічно та фізіологічно близькі вихідному виду.

Макроеволюція

Макроеволюція — еволюційні перетворення надвидового масштабу, що відбуваються на великих територіях протягом тривалих періодів часу,

в результаті яких створюються великі систематичні групи — роди, родини, ряди. Макроеволюція відбувається на основі мікроеволюційних процесів.

ГОЛОВНІ НАПРЯМИ ЕВОЛЮЦІЇ



Олексій Миколаївич Северцов (1866–1936) — радянський біолог, теоретик еволюційного вчення. Вивчав еволюційні зміни органів та їхні функції, сформулював головні напрями еволюції, розробив ученння про біологічний прогрес.

В еволюційному процесі можна виділити два основні напрями: *біологічний прогрес* і *біологічний регрес*.

Біологічний прогрес — збільшення чисельності таксону, розширення ареалу, зростання числа дочірніх таксонів. Основними шляхами досягнення біологічного прогресу є *ароморфоз*, *ідіоадаптація* та *дегенерація*.

Ароморфоз — шлях еволюції, за якого ускладнення будови тіла та вдосконалення фізіологічних функцій істотно підвищують рівень організації еволюціонуючої групи. У результаті ароморфозів організми дістають якісно нові можливості для пристосування до умов зовнішнього середовища. Ароморфози є характерними особливостями великих таксонів. Прикладом можуть бути ароморфози, що дозволили ссавцям стати панівним класом: чотирикамерне серце, здатність підтримувати постійну температуру тіла, істинне живородіння, прогресивний розвиток переднього мозку. Для покритонасінних рослин ароморфозом є наявність репродуктивного органа — квітки й плоду, які сприяють поширенню насіння.

Ідіоадаптація — зміни приватного порядку, які є результатом пристосування до різних умов середовища, без підвищення рівня організації. Ідіоадаптації ведуть до збільшення видової різноманітності, швидкого зростання чисельності таксону. У результаті ідіоадаптацій виникли такі

різноманітні ряди ссавців, як Рукокрилі, Хоботні, Китоподібні, Примати. Прикладом ідіоадаптації покритонасінних рослин є суцвіття кошик (Складноцвіті), стебло соломина (Злаки), плід біб (Бобові). І дивергенція, і конвергенція здійснюються шляхом ідіоадаптації.

Дегенерація — спрощення рівня організації в результаті переходу до паразитичного або прикріплених способу життя. Дегенерація пов'язана з крайньою спеціалізацією і часто супроводжується редукцією окремих органів і систем. Редукція дихальної, кровоносної та нервової систем у печінкового сисуна, котячого сисуна, бичачого ціп'яка є результатом пристосування до ендопаразитизму. Предками перелічених видів були вільно живучі форми, подібні до молочно-білої планарії.

Біологічний регрес — зменшення чисельності таксону, звуження ареалу і зменшення числа підлеглих систематичних груп. Як правило, зниження чисельності виду є наслідком нездатності адаптуватися до умов навколошнього середовища. Частіше регресу піддаються вузькоспеціалізовані види.

На шляху біологічного регресу перебуває клас Гінкгові, єдиним представником якого в наш час є рослина гінкго дволопатеве. Клас Гінкгові в юрському періоді був представлений безліччю видів, об'єднаних у шість родів; до кінця крейдяного періоду більшість із них вимерла. Нині регресують сумчасті ссавці. Вони збереглися тільки в Австралії та Південній Америці, які відокремились до появи плацентарних ссавців. Утворення перешейка між Південною та Північною Америкою привело до масової міграції плацентарних ссавців, які, заселивши Південну Америку, почали витісняти менш пристосованих сумчастих. На Австралійський континент плацентарні були



Листки гінкго

завезені людиною відносно недавно, тому кількість видів сумчастих тут більша.

ДОКАЗИ ЕВОЛЮЦІЇ

Теорію еволюції шляхом природного добору підтверджують дані багатьох наук — палеонтології, порівняльної анатомії та фізіології, ембріології, біохімії та біогеографії.

Дані палеонтології

Палеонтологія вивчає викопні залишки організмів. На основі палеонтологічного літопису можна описати живі організми, які існували мільйони років тому, й умови їхнього життя. Проте цей літопис неповний, у ньому бракує багатьох ланок — *перехідних форм*. Такі розриви нерідко використовуються як аргументи проти теорії утворення нового виду шляхом еволюційних змін. Поступово були знайдені деякі перехідні форми, наприклад *археоптерикс* (плазуни → птахи), *циногнатус* (плазуни → ссавці). Існує також думка, що проміжних форм не існувало, а новий вид виникав раптово (*стрибкоподібна еволюція*).

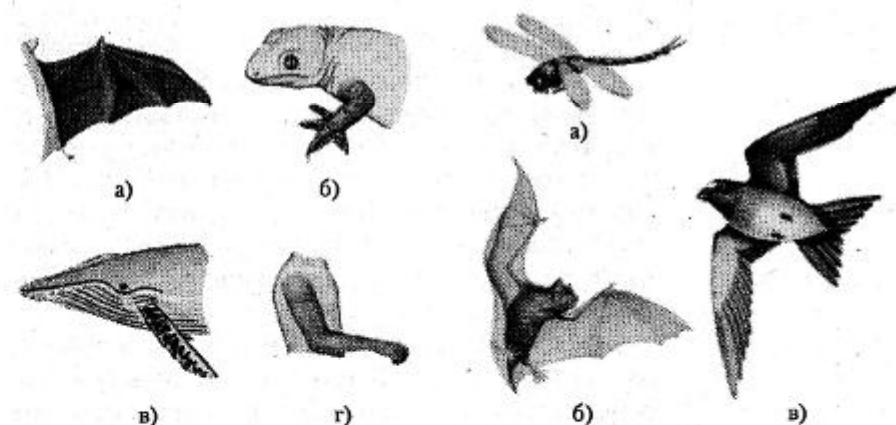
Класичним прикладом повністю відтвореної картини історичного розвитку виду (*філогенетичного ряду*) може слугувати еволюція коня, предкова форма якого — *еогіпус* — мешкала в лісах близько 15 млн років тому й мала чотирипалі кінцівки. У результаті еволюційних перетворень відбувалася подальша редукція пальців у *міогіпуса* і *парагіпуса*. Пліогіпус мав лише один палець, жив приблизно 5 млн років тому в степовій зоні Північної Америки. Його поширення 2 млн років тому по Євразії привело до появи сучасних коней.

Дані порівняльної анатомії

Порівняльна анатомія вивчає форму й будову окремих органів, а також їх еволюційні зміни. Під час порівняльного вивчення анатомічних особливостей окремих груп тварин або рослин між ними виявляється подібність. Наприклад, про єдність походження хребетних тварин свідчать такі ознаки.

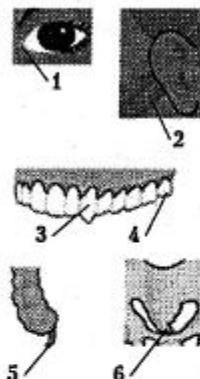
Загальний план будови — двостороння симетрія, наявність порожнини тіла, спинного та головного мозку.

Гомологічні й аналогічні органи. Органи, які відповідають за будовою і походженням один одному, називаються **гомологічними** (лада собаки, нога слона, ластоподібні кінцівки моржів, крило птаха). Органи, які мають загальні риси в будові та функціонуванні, але формуються у процесі ембріонального розвитку з різних клітинних елементів (мають різне походження), називають



Гомологічні органи: крило кажана (а), нога ящірки (б), плавець кита (в), рука людини (г)

Аналогічні органи: крила бабки (а), кажана (б), птаха (в)

**Рудиментарні органи людини:**

- 1 – третя повіка,
2 – м'яз, що рухає вухо, 3 – ікла,
4 – зуби мудрості,
5 – апендікс,
6 – куприк

аналогічними. Наприклад, крило метелика (складка на другому сегменті грудей) – крило птаха (видозмінена кінцівка) – крило кажана (шкірна складка між передньою і задньою кінцівками). Гомологія може бути наслідком дивергенції, тоді як поява аналогічних органів свідчить про конвергентну еволюцію.

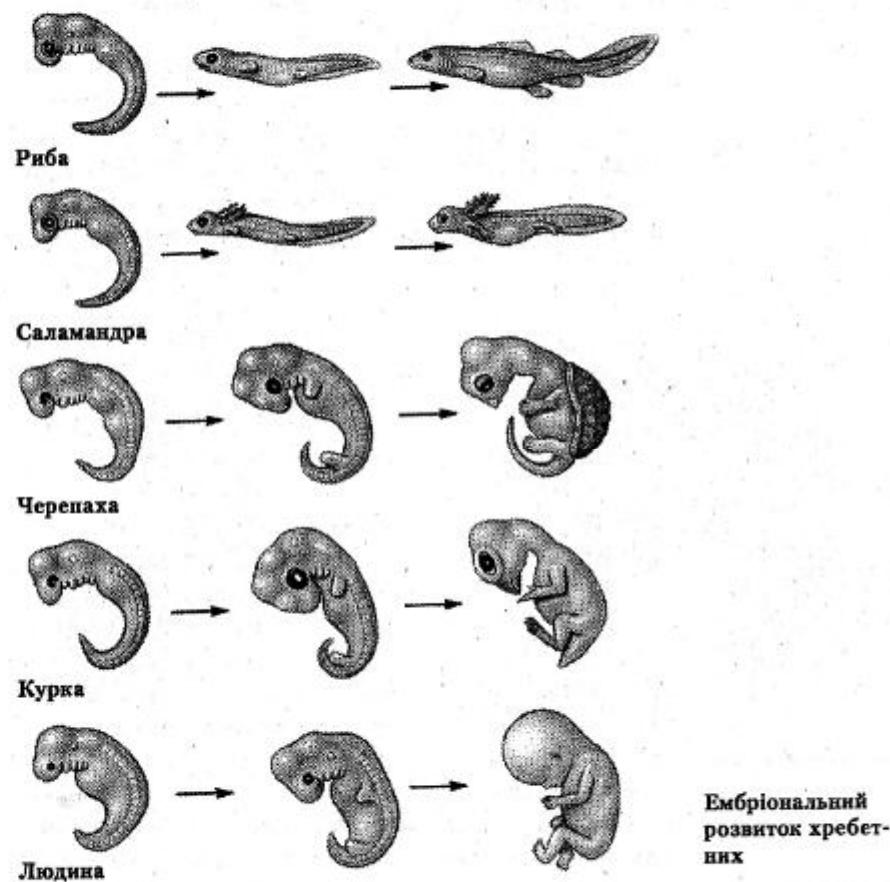
Рудименти – органи, які в процесі еволюції втратили своє первинне значення й перебувають на стадії зникнення. Третя повіка в оці ссавців –rudiment третьої повіки плазунів; куприк у людини –rudimentарний залишок хвостового відділу хребта, розвиненого у його предків; недорозвинені очі у підземних тварин.

Атавізми – прояв в окремих особин ознак, властивих далеким предковим видам (багатососковість, густий волосяний покрив у людини). Наявність атавізмів добре підкріплює уявлення про те, що у далеких предків ці ознаки були присутні, а в сучасних нащадків збереглися лише генетичні системи, здатні в окремих (патологічних) випадках до реактивзації.

Дані порівняльної ембріології

Вивчення ембріонального розвитку організмів показало, що кожна особина в індивідуальному розвитку (онтогенезі) коротко та швидко повторює історію розвитку свого виду (філогенез). Наприклад, зародок хордових послідовно проходить стадії розвитку інших, еволюційно більш ранніх типів тварин: цайпростіших, кишковорожніх, безчерепних. У людського зародка є зябра, пуголовки земноводних дуже нагадують риби, гусениці метеликів і жуків подібні до кільчастих червів, зі спори моху спочатку з'являється зелена нитка, подібна до нитчастої водорості. Ця закономірність називається **біогенетичним законом Мюллера – Гекеля**. Проте біогенетичний закон не

завжди виконується. У зародків деяких хордових онтогенез не повністю відображає філогенез у результаті появи мутацій, які змінюють хід розвитку зародка (наприклад, у птахів випала п'ятипалі стадія розвитку кінцівки: у зародка закладаються чотири пальці, а не п'ять, проте виростають лише три). Крім того, в онтогенезі відбувається повторення зародкових стадій розвитку, а не дорослих форм (ланцетник в онтогенезі повторює загальні стадії з вільноплаваючою личинкою асцидії, а не з її дорослою прикріпленою формою).

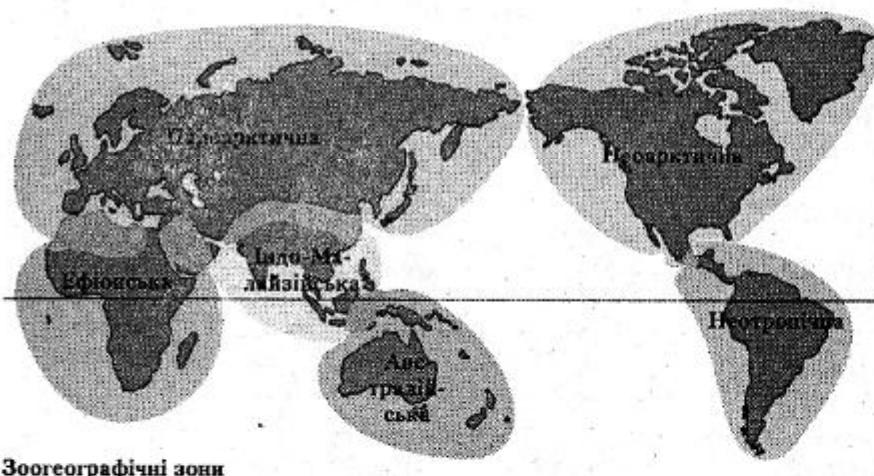


Російський учений-еволюціоніст О. М. Северцов показав, що в результаті мутацій можуть: 1) випадати деякі стадії розвитку зародка; 2) виникати зміни органів зародка, яких не було у предків; 3) з'являтися нові ознаки.

Дані біогеографії

Біогеографія вивчає розподіл тварин і рослин на Землі. На нашій планеті існує декілька зоogeографічних зон: *Палеарктична, Неоарктична, Indo-Малайзійська, Ефіопська, Австралійська, Неотропічна*. Деякі з цих зон викликають особливий інтерес із погляду еволюції.

В Австралії живуть сумчасті ссавці, ростуть стародавні голонасінні (саговники) і дерев'яністі папороті. Ця частина світу раніше ніж інші відокремилася від первинного загального материка й тому відрізняється своєрідністю флори та фауни, а також повільними темпами еволюції.

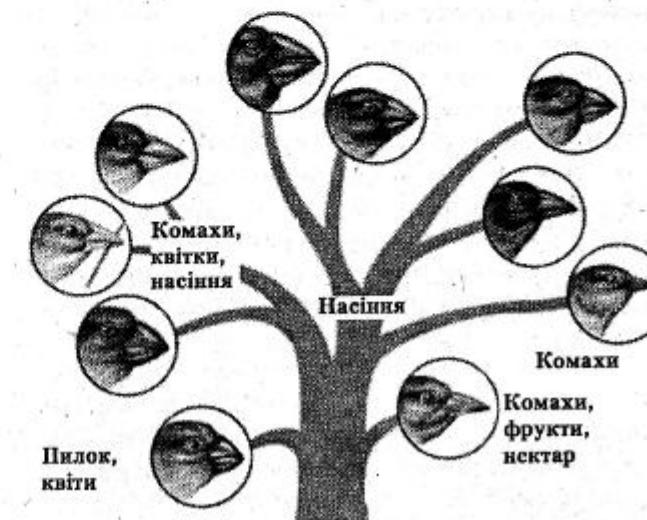


Істотно розрізняється тваринний і рослинний світ Північної і Південної Америки. Це пояс-

нюється тим, що два континенти з'єдналися порівняно недавно.

Дуже своєрідні флора і фауна озера Байкал, три чверті видів якого є *ендемічними* — більше ніде не зустрічаються.

Пояснити особливості сучасного географічного розміщення тварин і рослин на Землі можна тільки за допомогою еволюційних уявлень. Що сильнішими були окремі ізольовані ділянки



Форма дзьоба в'юрків з Галапагоських островів залежно від об'єкту живлення

біосфери, то глибші наявні відмінності їхнього тваринного і рослинного світу. Яскравим прикладом може слугувати флора і фауна островів. Виявилось, що розподіл тварин і рослин на островах тим більше відрізняється від континентального, що раніше вони відокремилися від материка. Британські острови, які втратили зв'язок з Євразією порівняно недавно, мають безліч загальних видів. Із 36 родів ссавців Мадагаскар (відокремився від Африки декілька десятків мільйонів років тому) 32 є *ендемічними*. Класичним прикладом

острівної еволюції групи близьких видів вважається еволюція галапагоських в'юрків. У минулому на Галапагоський архіпелаг, віддалений на 1000 км від Південної Америки, потрапила вихідна форма в'юрків. На кожному з островів у результаті різних чинників середовища і відносної географічної ізоляції виник новий вид, пристосований до живлення комахами, насінням рослин тощо.

Дані порівняльної біохімії

Біохімічні дані є дуже зручним критерієм для визначення спорідненості еволюційних груп.

Чим більш подібною є структура ДНК тих чи інших організмів, тим у більшій спорідненості вони перебувають. Те саме стосується будови деяких білків, первинна структура яких у багатьох організмів практично однакова. Прикладом може бути *цитохром С* — білок мітохондрій, який бере участь у перенесенні електронів по дихальному ланцюгу (див. с. 87). У представників найрізноманітніших таксонів, від бактерій до людини, первинна послідовність амінокислот білка виявилася майже ідентичною. Подібні дані отримані внаслідок вивчення *гемоглобіну* та *міоглобіну*, що беруть участь у транспорті і накопиченні кисню (див. с. 457).

Імунологічні дослідження виявляють ступінь еволюційної спорідненості між видами. Наприклад, людська сироватка, введена іншим ссавцям, викликає у них утворення антитіл до сироваткових білків людини. У цьому випадку кількість комплексів антитіло—антіген перебуває у прямій залежності від філогенетичної спорідненості між видами.

Біохімічну гомологію підтверджує наявність у хребетних подібних або ідентичних гормонів, які виконують аналогічні функції.

ВИНИКНЕННЯ І РОЗВИТОК ЖИТТЯ НА ЗЕМЛІ

ПОХОДЖЕННЯ ЖИТТЯ

Існує декілька теорій походження життя на Землі. Найпоширеніші з них стверджують, що життя:

- було створене Богом (креаціонізм);
- виникло з неживої речовини (теорія мімовільного зародження);
- існувало завжди (теорія стаціонарного стану);
- занесене на нашу планету ззовні (теорія панспермії);
- з'явилось у результаті фізичних і хімічних процесів на Землі (теорія біохімічної еволюції).

Прихильники креаціонізму уявляють створення світу одноразовим актом, який не піддається спостереженню. У кожній релігії є своє уявлення про те, як і коли саме Бог створив життя.

Теорія мімовільного зародження життя бере початок від гіпотези Арістотеля, згідно з якою певні частини речовини містять «активний початок», який за відповідних умов може створити живий організм. «Активний початок», на думку Арістотеля, мали запліднені яйця, сонячне світло, твань і гниюче м'ясо. У 1862 р. французький учений Луї Пастер довів, що бактерії поширяються повітрям, і якщо повітря, яке потрапляє в колби з пастеризованим (нагрітим до 60 °C протягом 20 хв) бульйоном, позбавлене іх,



Луї Пастер (1822–1895) — французький мікробіолог і хімік. Вважається засновником мікробіології. Встановив, що різні типи бродіння викликаються специфічними мікроорганізмами. Спростував гіпотезу мімовільного зародження життя. Запропонував у науку термін «анаероби». Розробив принцип вакцинації

Твердження Л. Пастера «все живе походить від живого» було узагальнене в концепцію, що дісталася назву «біогенез». Концепція біогенезу протиставлялася теорії самозародження життя.



Луї Пастер
(1822–1895) – французький хімік та біохімік. Він вивчав спіння, аеробні та анаеробні процеси в органічних та неорганічних речовинах. Його дослідження зробили можливим вивченням мікроорганизмів та їх ролі в еволюції живої природи.

то бактерій у бульйоні не буде. Пастер використовував у своїх дослідах колби з вигнутим S-подібним горлом, яке слугувало пасткою для бактерій. Повітря ж вільно проходило в колби та виходило з них. Таким чином Пастер довів, що все живе походить тільки від живого й остаточно спростував теорію мимовільного зародження життя. Це означало, що живі організми будь-якого розміру походять тільки від інших живих організмів. З того часу питання про те, звідки уявся перший живий організм, стало найгострішим питанням біології.

У 1924 р. радянський академік О. І. Опарін, а в 1929 р. американський учений Дж. Холдейн висловили думку, що атмосфера первинної Землі була не такою, як тепер. Головними її особливостями були відновний характер і відсутність вільного кисню. У цих умовах під дією потужних електричних зарядів і сонячного випромінювання в атмосфері з амоніаку, метану та води могли утворитися прості органічні сполуки.

У 1953 р. С. Міллер провів ряд експериментів, у яких відтворив умови первісної Землі. Йому вдалося довести можливість добування з амоніаку, метану, сірководню, вуглекислого газу та води величезного набору різних органічних сполук: вуглеводнів, сечовини, карбонових кислот, вуглеводів, амінокислот, альдегідів, пуринів і піримідинів. Обов'язкова умова перебігу всіх процесів синтезу – відсутність кисню.

Наступним кроком стало утворення великих полімерів з малих органічних мономерів. Стабільність полімерних молекул зростає зі збільшенням їхньої довжини, оскільки вони здатні скручуватися в глобули або інші, ще стійкіші структури. Серед полімерів у первинному океані Землі з'явилися білки, нуклеїнові кислоти, ліпіди, полісахариди й інші речовини.

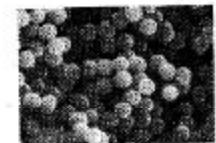
О. І. Опарін вважав, що вирішальна роль у пепетворенні з неживого на живе належить білкам. Саме вони могли виявляти каталітичну активність, об'єднуватися в агрегати й, головне, каталізувати реакції власного подвоєння. Дійсно, молекули білків, нуклеїнових кислот і інших біополімерів у водному розчині здатні створювати згустки, подібні до тих, що спостерігаються у водних розчинах желатину. Такі згустки Опарін називав *коацерватами*, або *коацерватами* (від латин. *coacervus* – згусток). Коацервати могли бути вкриті оболонкою й обмінюватися деякими речовинами з навколошнім середовищем. Природно припустити, що всередині коацерватних крапель якісь речовини вступали в хімічні реакції. Такий хід подій, на думку О. І. Опаріна, приводив до ускладнення коацерватів, поки у них не з'явилася здатність до самоподвоєння. З цього моменту, очевидно, можна говорити про виникнення примітивного гетеротрофного організму, який самовідтворюється, поживним середовищем для якого слугували органічні речовини «первинного бульйону».

Таким чином, за уявленнями Опаріна та Холдейна, можна виділити такі стадії біогенезу:

- 1) утворення абіогенним шляхом органічних молекул;
- 2) утворення полімерів – білків і нуклеїнових кислот;
- 3) утворення коацерватів (агрегація, об'єднання коацерватів у дискретні групи);
- 4) формування ліпідних мембрани навколо молекул білків і нуклеїнових кислот; завдяки мембранам стає можливим вибраний транспорт речовини;
- 5) виникнення метаболізму (обміну речовин між коацерватом і середовищем);



Олександр Іванович Опарін (1894–1980) – радянський біохімік. Один із засновників теорії походження життя в результаті тривалої еволюції карбоновмісних сполук



a)



b)

Доказування утворення: а) протеїнові мікросфери, б) ліпосоми

- 6) набуття коацерватами здатності до відтворення (простий поділ на основі редуплікації ДНК).

Хоча гіпотезу походження життя О. І. Опаріна визнають багато учених, американський астроном Ф. Хайл недавно висловив думку, що припущення про виникнення життя у результаті описаних вище випадкових взаємодій молекул «таке саме безглузде і неправдоподібне, як твердження, що буревій, який пронісся над сміттевим звалищем, може привести до складання Бойнга-747». Із цього випливає, що проблема виникнення життя залишається невирішеною. Наукової теорії, яка пояснювала б цей процес, досі не існує. Механізм переходу від складних неживих речовин до простого живого організму все ще належить до нерозкритих таємниць природи.

ІСТОРИЧНИЙ РОЗВИТОК ОРГАНІЧНОГО СВІТУ

За тривалу історію Землі не раз змінювалися клімат, склад атмосфери, контури материків і океанів. В окремих місцях суходіл вкривали льодовики. Замість тропічних лісів з'являлися пустелі, на зміну їм приходили моря. На рівнинах виникали гори, які поступово руйнувалися і перетворювалися на плоскогір'я. Дно морів піднімалося, виступали ділянки суходолу. Ці зміни, безумовно, впливали й на органічний світ нашої планети. Життя розвивалося від простих форм до складних у різних напрямах. Історію розвитку життя ділять на більш-менш тривалі відрізки часу — *ери* й *періоди*. Кожному такому відрізку властива характерна тільки для нього флора і фауна. Усі ери й періоди дістали свої назви.

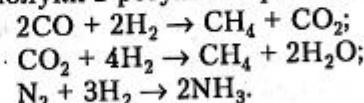
Геохронологічна шкала

Ера	Тривалість	Особливості
Архейська (архей) — понад 3500 млн років тому	1000 млн років	Найстародавніша ера в історії розвитку Землі, ера виникнення життя
Протерозойська (протерозой) — 2500—570 млн років тому	2000 млн років	Ера найпростіших організмів
Палеозойська (палеозой) — 570—230 млн років тому	345 млн років	Ера стародавнього життя, що характеризується формуванням усіх типів рослин і тварин
Мезозойська (мезозой) — 230—66 млн років тому	170 млн років	Ера розвитку пізазунів, птахів і перших ссавців
Кайнозойська кайнозой) — 66 млн років тому — наш час	67 млн років	Ера формування сучасних форм рослин і тварин. Триває і в наш час

Архейська ера

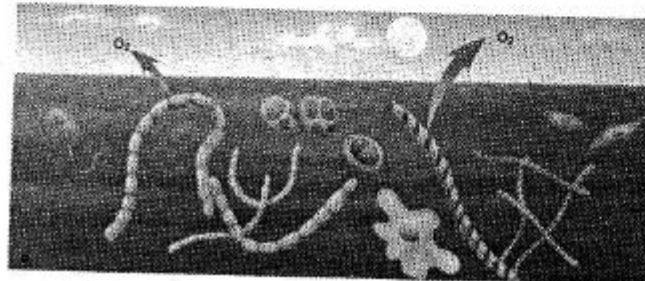
Архей почався відтоді, коли Земля сформувалася як планета — близько 3,5—4 млрд років тому. Тривалість його — 1 млрд років. В архей виникли умови для зародження життя: молода Земля почала охолоджуватися; пари води, які оточували планету, почали конденсуватися — утворилися моря й океани. Кисень, що міститься в атмосфері у дуже малій кількості, окиснював метали.

З газів первинної атмосфери — водню, оксидів Карбону та Нітрогену — спочатку виникали їхні сполуки в результаті реакцій трьох типів:



У сучасних лабораторних дослідженнях CO_2 , H_2 і NH_3 взаємодіють за температури 420–750 °C у присутності катализаторів – нікелю, алюмінію або глинистих мінералів. Серед продуктів реакції виявляється багато органічних речовин, включаючи амінокислоти. Енергії блискавок, ультрафіолетового випромінювання, температури вулканів було досить для утворення перших органічних сполук. Шляхом природного добору виділилися основні класи органічних речовин: білки, жири, вуглеводи та нуклеїнові кислоти. У цей час починає діяти природний добір на молекулярному рівні. З нуклеїнових кислот, білків і жирів формуються подібні до клітин структури – коацерватні краплі.

Архейська ера:
різні типи прокаріотичних і еукаріотичних організмів



Ароморфози архейської ери.

- 1) Утворення первинної клітини.
- 2) Виникнення мітозу, що поклало початок еволюції; унаслідок мітозу дочірні клітини отримували від материнської всю повноту генетичної інформації.
- 3) Поява статевого процесу, який сприяв генетичній різноманітності та прискоренню еволюційних змін.
- 4) Формування примітивних багатоклітинних (починаючи з колоніальної форми існування).
- 5) Виникнення автотрофних (фотосинтезуючих) організмів (синьо-зелені водорості), гетеротрофних організмів (бактерії).

6) Виникнення перших еукаріотичних клітин.

7) Виникнення організмів аеробів.

У середині архейської ери припускають існування періоду, який називається **Першою кризою життя**, викликаною нестачею речовин небіологічного походження. У результаті кризи відбувся поділ примітивних організмів за способом живлення: одні з них розширили сферу живлення за рахунок набуття нових ферментних систем, другі перейшли до активного поглинання інших клітин, а треті почали синтезувати для себе поживні речовини за допомогою сонячної енергії (фотосинтезуючі організми).

Наприкінці архейської ери змінилася атмосфера й почалася **Друга криза життя** на Землі. Вона пов'язана з тим, що завдяки фотосинтезу атмосфера почала збагачуватися киснем. У результаті кризи загинула більшість анаеробних організмів, за винятком деяких бактерій, які сковалися від окисника під землею, у товщі води тощо. Клітини, які вижили, стали аеробами, і саме тоді з'явився такий спосіб добування енергії клітиною, як гліколіз.

Перші живі істоти не мали ні панцирів, ні чепашок, ні твердих скелетів. Тому в породах архейської ери не залишилося їх відбитків. Проте поклади валняку та графіту архейської ери, які утворилися в результаті діяльності живих організмів, свідчать про їх існування.

Протерозойська ера

У відкладеннях протерозойської ери, що почалася приблизно 2,7 млрд років тому, вже знаходять скам'янілі сліди повзаючих червів, відбитки кишковопорожнинних, голки губок, черепашки найпростіших.

Першими з відомих у наш час груп живих організмів були джгутикові, які й тепер займають проміжне положення між рослинами та тваринами. Можливо, що саме від них походять водорості, гриби й усі різноманітні групи тваринного світу.

У протерозойську еру з колоніальних одноклітинних організмів виникли перші багатоклітинні губки. Близько 600 млн років тому вже існували всі типи безхребетних (губки, кишковопорожнинні, черви, членистоногі, молюски та голкошкірі).

Палеозойська ера

Палеозойська ера почалася 570 млн років тому. Її поділяють на шість періодів: *кембрійський, ордовицький, силурійський, девонський, кам'яновугільний, пермський*.

Життя в кембрійському періоді (тривалість складає 70 млн років) було пов'язане з водним середовищем. Водорості, які виділяли внаслідок фотосинтезу вільний кисень, значно змінили склад атмосфери. Це дало можливість розвинутися іншим формам життя, зокрема тим групам тварин, які дихають киснем повітря.



Моря протерозойської ери



Моря кембрійського періоду

В ордовицькому періоді (тривалість складає 50 млн років) водорості практично не змі-

нилися, проте морська фауна характеризувалася величезною різноманітністю форм. У цей період близько 450 млн років тому з'явилися перші хордові.

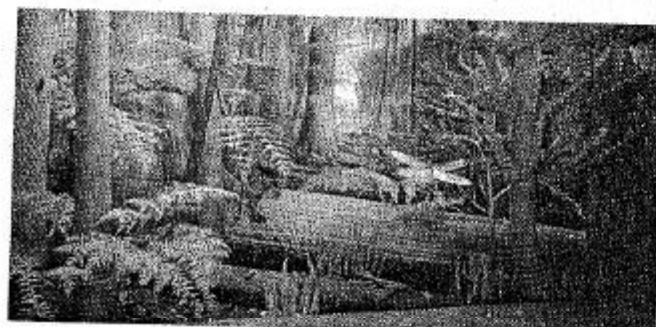
У силурійському періоді (тривалість складає 30 млн років) життя виходить на суходіл. У перших наземних рослин псилофітів у зв'язку з виходом на суходіл почала відбуватися диференціація тканин. Тваринний світ силурійського періоду представлений тими ж групами безхребетних, що й в ордовицькому. У пізньому силурі з'являються перші наземні тварини — стародавні павукоподібні.

У водах морів і океанів девонського періоду (тривалість складає 60 млн років) існували численні водорості. Псилофіти, які з'явилися в силурі, у девонському періоді відзначалися складнішою організацією, інше тіло чітко поділялося на корінь, стебло та гілки. Виникли й інші групи наземних рослин — папороті та плауни; поступово вони витіснили своїх предків і склали основу флори. Девон називають періодом риб. І дійсно, моря й озера того часу населяла безліч різних видів риб (кістепері, двошипні, променепері). Наприкінці девону з'явилися перші комахи та наземні хребетні.

У кам'яновугільному періоді (тривалість складає 70 млн років) великого поширення набули плауни, хвощі, папороті, які утворили безліч дерев'янистих форм. Дерев'янисті плауни мали до 2 м у діаметрі і до 40 м заввишки. У лісах цього періоду росли перші гриби, мохи та лишайники. Відмираючи, рослини потрапляли у воду, заносилися мулом і, пролежавши мільйони років, перетворювалися на вугілля. Перші насінні рослини з'явилися в середині карбону. На верхівках їх спеціалізованих листків розташувалися насінні зачатки, які лежали на спорофілах відкрито, тому такі рослини дістали назву голонасінних.

Процес їхнього розмноження не залежав від води, на відміну від папоротей і плаунів. Це створило можливість голонасінним поступово завоювати панівне положення серед рослин.

У дрібних озерах кам'яновугільного періоду жили ракоподібні, скорпіони, комахи, на суходолі — *гастраподи*, перші наземні тварини, які дихали легенями. У морях панували акули. Теплий вологий клімат карбону сприяв бурхливому розвитку земноводних. Через свій низький дахоподібний череп уся група раних земноводних дістала назву *стегоцефалів* (панцирголових). У черепі земноводних налічувалося п'ять отворів: два носові, два очні і тім'яне око. У процесі еволюції тім'яне око перетворилося на шишкоподібну зализу (епіфіз) ссавців.



Ліси
кам'яновугільного
періоду

Флора першої половини цермського періоду (тривалість складає 45 млн років) представлена папоротевими та новими групами голонасінних рослин. Поширювалися хвойні, гінкгові та саговники. З гінкгових до наших днів дожив один вид — *гінкго дволопатеве*.

Серед хребетних у пермських морях панували акули. Великої різноманітності досягли земноводні, які ставали дедалі менше пов'язаними з водою. Перші плазуни за формою і статуорою нагадували стегоцефалів. Проте навіть найпримітивніші представники цього класу виявилися краще пристосо-

ваними до життя на суходолі — запліднення у них було не зовнішнім, яке обов'язково відбувалося у водному середовищі, як у земноводних, а внутрішнім, яйця ж мали товсту шкірясту оболонку, яка оберігала зародки від механічних пошкоджень і різкої зміни температури. Еволюція плазунів відбувалася дуже швидко, оскільки на суходолі ще не було тварин, здатних конкурувати з ними. Ще задовго до кінця пермського періоду плазуни витіснили стегоцефалів.

Мезозойська ера

Мезозойська ера почалася 230 млн років тому. Під час мезозою формувалися сучасні контури материків і океанів, сучасна морська флора і фауна. Ця ера поділяється на три періоди: *триасовий, юрський і крейдяний*.

Сезонна зміна температур у тріасовому періоді (тривалість складає 35 млн років) почала помітно впливати на рослини та тварин. Перші групи плазунів пристосувалися до холодних сезонів. Саме вони дали початок ссавцям. Виникли листопадні дерева, які в холодні сезони частково або цілковито скидають листки. Ця особливість рослин є пристосуванням до холодного клімату.

Риби в тріасі були представлені в основному акулами, іншими великими хрящовими рибами та першими примітивними кістковими рибами; земноводні — *лабіринтодонтами* (їхні зуби мали складну лабіринтоподібну складчасту емаль). Плазуни в тріасі характеризуються великою різноманітністю: це *текодонти, крокодили та динозаври*.

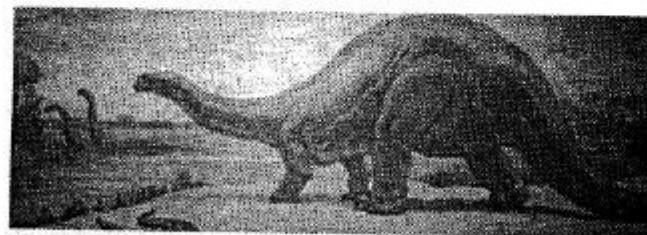
Клімат юрського періоду (тривалість складає 58 млн років) сприяв розвитку рослинності. У середині юрського періоду на півночі



Скам'ялій відбиток археоптерикса (150 млн років тому)

Археоптерикс уже мав примітивні пір'я і задні кінцівки, подібні до пташиних

з'явилися квіткові рослини, які дуже швидко розселилися по всій планеті, витісняючи спорових і голонасінних. Розкішна флора, у свою чергу, сприяла надзвичайному поширенню динозаврів. З юрських динозаврів найбільші розміри мав *брахіозавр* — 26 м завдовжки, маса складала близько 50 т. У юрському періоді вперше з'являються літаючі ящери — безхвості *птеродактилі* та хвостаті *рамфоринхи*. Слід зазначити, що літаючі ящери не були предками птахів і кажанів. Усі ці групи виникли і розвивалися різними шляхами. Єдина їхня загальна риса — здатність до польоту.



Динозавр
юрського періоду

Моря юрського періоду населяли дельфіно-подібні плазуни — *іхтіозаври*. Довжина черепа деяких з них досягала 3 м, а довжина тіла — 12 м. Виникли черепахи, а трохи пізніше — і перші птахи.

Предками птахів вважаються плазуни *псевдоузхи*, які були також родоначальниками динозаврів і крокодилів. Імовірно, переходною формою між плазунами та птахами був *археоптерикс*.

Серед ссавців, що з'явилися в цьому періоді, виділилися хижаки. Найдавнішим ссавцем був *дроматеріум*, який досягав 12 см завдовжки та належав до яйцепладних ссавців.

У крейдяному періоді (тривалість складає 70 млн років) клімат значно змінився. У високих широтах уже була справжня зима зі снігом.

У межах помірної зони частина деревних порід (горіх, ясен, бук) нічим не відрізнялася від сучасних. У стародавніх лісах пилок дерев переносився вітром. Пізніше цю функцію почали виконувати комахи. Частина пилку прилипала до їхніх кінцевок і крил, і вони переносили її з квітки на квітку. Комахи також дуже змінилися з появою квітів. Сформувалися групи, які не могли жити без пилку та нектару, — метелики, бджоли. Наприкінці крейдяного періоду, коли клімат став ще холонішим, виникло багато холодовитривалих рослин, характерних і для флори нашого часу: верба, тополя, береза, дуб, калина.



Динозавр крейдяного періоду

У крейдяних морях панівне положення зайняли костисті риби. Плазуни все ще характеризувалися великою різноманітністю. Серед птахів з'явилися форми, що добре літали. Повністю вимерли археоптерики. Багато видів птахів мали зуби. Наприклад, у *гесперорніса* — водоплавного птаха було 96 зубів. У пізньокрейдяному періоді вже існували беззубі птахи, родичі яких — флагінго — існують і донині.

Земноводні вже нічим не відрізнялися від сучасних форм. Ссавці були представлені хижими та рослиноїдними, сумчастими та плацентарними видами. Наприкінці крейдяного періоду

ссавці широко розселилися на Землі, зайнявши екологічні ніші вимерлих динозаврів.

Існує багато гіпотез, які пояснюють причини вимирання динозаврів. Деякі вчені вважають, що основною причиною регресу цієї групи була конкуренція з боку ссавців. Хижі ссавці знищували динозаврів, а травоїдні перехоплювали у них рослинну їжу. Велика група ссавців харчувалася яйцями динозаврів. На думку інших дослідників, головна причина масової загибелі динозаврів — різка зміна клімату наприкінці крейдяного періоду. Похолодання й посухи істотно зменшили кількість рослинності на Землі. Величезним ящерам, яким для підтримки маси тіла потрібно було поїдати тонни рослин, стало нічим харчуватися, й вони гинули. Хижі динозаври, що поїдали травоїдних, теж гинули з голоду. Можливо, їм не вистачало сонячного тепла для розвитку зародків. Похолодання згубно впливало й на дорослих динозаврів, які, не маючи постійної температури тіла, залежали від температури середовища. Подібно до сучасних змій і ящірок вони були активні й рухливі тільки в теплий час, а в холод рухалися мляво й могли впадати в зимове зачинення, стаючи легко здобиччю хижаків. Шкіра динозаврів не захищала їх від холоду. Турбота про потомство не була розвинена: батьківські функції обмежувалися відкладанням яєць.

На відміну від динозаврів, ссавці мали стала температуру тіла й тому менше залежали від температури середовища. Вони вигодовували своїх дитинчат молоком, виявляли складні форми турботи про потомство.

Вижили й птахи, які також мали стала температуру тіла й були захищені від холоду пір'ям. Вони висиджували яйця, вигодовували пташенят. Із плазунів залишилися тільки ті, які ховалися від холоду в норах, і ті, що жили в тропічних та екваторіальних широтах. Від них, очевидно,



Терапсиди — можливі предки ссавців (170—230 млн років тому)

і походять сучасні ящірки, змії, черепахи, крокодили.

Кайнозойська ера

Кайнозойська ера — ера нового життя, почалася близько 67 млн років тому й триває в наш час. У цю еру сформувалися сучасний рельєф, клімат, атмосфера, флора та фауна Землі, з'явилася людина. Кайнозой поділяється на два періоди — *третинний і четвертинний*.

На початку третинного періоду (триадість складає 65 млн років) широко розповсюдилися сумчасті ссавці. З'явилися перші коні — *eogipуси*, предки носорогів — невеликі безрогі тварини.

На території сучасної Азії в третинному періоді клімат був теплим і вологим. У лісах і степах жило багато безрогих оленів. Водилися також довгошиї індрикотерії. Довжина їхнього тіла досягала 8 м, висота — близько 6 м. Сформувалися предки сучасних хоботних тварин розміром з тапіра, предки маві і лемурів, перші свині, бобри, ховрахи, карликіві безгорбі верблуди, кажани, примати. З'явилися безліч беззубих птахів, характерних для нашого часу, але поряд із ними існували гіантські нелітаючі птахи, які повністю вимерли наприкінці третинного періоду, — *діатрима* і *фороракос*. Діатрима досягала 2 м заввишки. У пізньому третинному періоді жили величезні лінівці — *мегатерій* (до 8 м завдовжки). Ліси населяли олені, лісостеп — жирафи, території біля озер і боліт — бегемоти, свині, тапіри. Серед хоботних виділилися *мастодонти* й сучасні слони. На деревах, поряд із нижчими приматами, поселялися перші людиноподібні мавпи. Пізніше з'явилися дельфіни, тюлени, моржі. Наприкінці третинного періоду частими стають кліматичні

Кайнозойська ера окрім періодів підрозділяється також на ряд відділів (епох) — палеоцен, еоцен, олігоцен, міоцен, плюоцен, плейстоцен, голоцен. Останні два відділи належать до четвертинного періоду, інші — до третинного



Мамонт (плейстоцен)

коливання, що зумовили появу тварин, пристосованих переносити льодовикові періоди,— *мамонтів* і *шерстистих носорогів*, які досягали 3,5 м заввишки. Флора пізнього третинного періоду в середній смузі представлена грабом, тополею, каштаном, дубом, березою; на півночі — ялиною, сосною, вербою, буком, ясеном, дубом, кленом, сливою. На півдні Європи росли пальми та лаври.



Саванні олігоцену

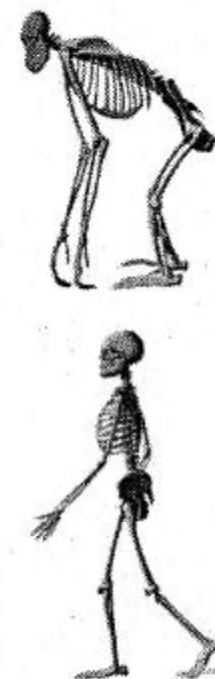
Протягом четвертинного періоду, який почався 2 млн років тому, материки й океани набули сучасних обрисів. Кілька разів змінювався клімат Землі. Типова полярна фауна (песець, полярний вовк, північний олень) заселила північну тундуру. Південніше жили довгорогі бізони, коні, олені, сайгаки, бурі та печерні ведмеді, вовки, лисиці, носороги, *смайлодони* (шаблезубі тигри), печерні та звичайні леви. У саванах Європи існували гієни, тигри, леопарди. У горах водилися тури, барси. У повноводних європейських річках розселилася безліч видів костистих риб. На Мадагаскарі жили страусоподібні птахи — епіорніси, заввишки до 4 м. Їхні яйця і тепер знаходять у болотах острова. У Новій Зеландії до історичного часу збереглися нелітаючі птахи — *моа*, *дронти*. Мандрючі голуби ще в XIX ст. величезними згаями селилися в Америці. В Ісландії жили безкрилі гагари. Багато з цих птахів знищенні людиною.

ПОХОДЖЕННЯ ЛЮДИНИ

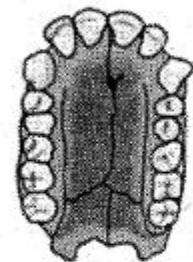
БІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ЛЮДИНИ

Представники виду *Людина розумна* (*Homo sapiens*) характеризуються як розумні, суспільні й такі, що мають самосвідомість істоти. Люди мають чотири унікальні особливості, властиві тільки цьому виду: вертикальний скелет, рухливі руки, здатні маніпулювати предметами, тривимірний колірний зір і унікальний за своєю складністю мозок. Вертикальний скелет дає людині можливість пересуватися на двох ногах, переносячи вагу із стопи на пальці ніг. Це перетворює кожний крок на вправу з балансування, що вимагає миттєвої координації роботи м'язів спини, стегон і ніг. У нас чутливі пальці, які можуть обмачувати поверхню предметів і стискати їх з необхідною силою і точністю. Чутливі до світла очі чітко бачать зображення, здатні визначати відстань до предметів, розрізняти їх колір і форму. Наш мозок, дуже великий щодо розмірів тіла, має прекрасну здатність до навчання, логічного мислення, управління мовою, точної координації рухів. Усі ці можливості людського організму є результатом тривалого еволюційного розвитку.

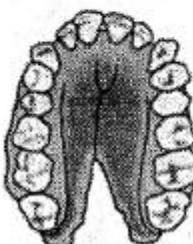
Незважаючи на численні переваги, тіло людини має свої недоліки. Більшість проблем пов'язана з вертикальним положенням скелета. Для того, щоб людина могла повернати тулуб і нахилятися, у неї з'явилися клиноподібні хребці, які спираються на свої масивні передні краї. Це ослаблює нижню частину хребта, й тому підняття ваги



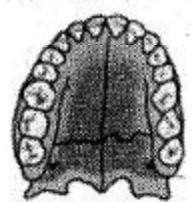
Зміни скелета внаслідок прямотходіння



а)



б)



в)

Щелепи: а) шимпанзе, б) австралопітека, в) людини

може призвести до зсуву хребця або зношування міжхребцевого хряща (диска). Оскільки тіло спирається на дві кінцівки, ноги можуть страждати від перевантаження, а стопи прогинатися, що викликає плоскостопість, зміну форми кісток і викривлення пальців ніг.

Вертикальне положення тіла заважає і кровопостачанню. Щоб пройти зворотний шлях від ніг до серця, венозній крові доводиться подолати силу тяжіння протяжністю приблизно 1,2 м. Якщо пошкоджені клапани вен нижніх кінцівок не здатні перешкодити зворотному пливу крові, ми відчуваємо тяжкість, біль у ногах та інші симптоми варикозного розширення вен. Поганий відтік венозної крові може спричинити запалення стегнової вени лівої ноги під час вагітності, коли посиленій тиск внутрішніх органів притискає цю вену до місця з'єднання двох хребців у нижній частині хребта.

Погіршення прохідності родового каналу в результаті прямоходіння і збільшення черепа дитини створюють складнощі під час пологів.

Ще однією «платою» за перехід до ходіння на двох ногах є грижа. У чотириногих тварин кишечник прикріплений до хребта широкою зв'язкою, у людини ж, він закріплений не так міцно. Тому через ослаблену черевну стінку кишечник може випинатися вперед, утворюючи грижу.

Зменшення довжини щелеп приводить до надмірно ущільненого розташування зубів. Їжа застряє між ними, піддається руйнуванню бактеріями. Продукти життєдіяльності бактерій руйнують емаль зубів, викликаючи каріес. Недаремно каріес і періодонтит (запалення корінної оболонки зуба) є найпоширенішими неінфекційними захворюваннями в людській популяції.

ЕВОЛЮЦІЯ АНТРОПОЇДІВ

Антропоїди

Антропоїди (вищі примати) походять від предків сучасних *довгоп'ятів* (можливо, від *лемурів*). Вони з'явилися в Північній Америці й Євразії близько 40 млн років тому. Сучасні антропоїди різні за розмірами: від крихітних мавів не більших за білку, до горил, які важать втричі більше за середню людину. Проте для всіх антропоїдів характерні такі загальні ознаки.

- 1) На руках і ногах є по п'ять гнучких пальців з нігтями (а не кігтями). Великі пальці рук і ніг протипоставлені іншим, що дозволяє хапати предмети. Чутливі кисті слугують органами дотику.
- 2) Зуби пристосовані для подрібнення, а нижня частина кишечника з апендиксом — для перетравлювання рослинної їжі, хоча багато приматів є всеїдними.
- 3) Зір відіграє більшу роль, ніж нюх; носи у антропоїдів коротші, а нюх гірший, ніж в інших ссавців.
- 4) Великі очі з бінокулярним зором дають можливість точно оцінювати відстань під час стрибків або бігу.
- 5) Мозок великий, має дуже розвинені ділянки, що координують складні рухи (стрибки) й діяльність органів чуття. Укорочення лицьового черепа, збільшення очей і мозку привело до зміни форми черепа антропоїдів.
- 6) Після тривалого періоду вагітності у більшості самок народжується одна дитина. Молодняк довго перебуває під опікою матерів.



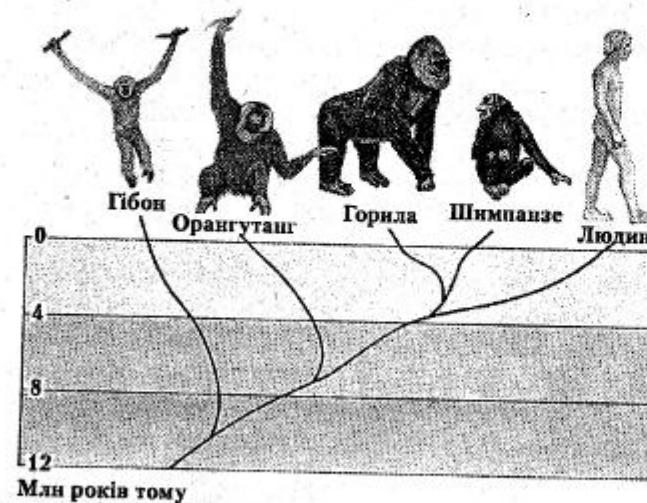
а)



б)

Довгоп'ят (а) і лемур (б)

- 7) Груповий спосіб життя дає можливість обмінюватися відомостями про місця, де є їжа, об'єднуватися для загального захисту і передавати один одному засвоєні навики поведінки.



Еволюція антропоїдів

Ранні гомініди

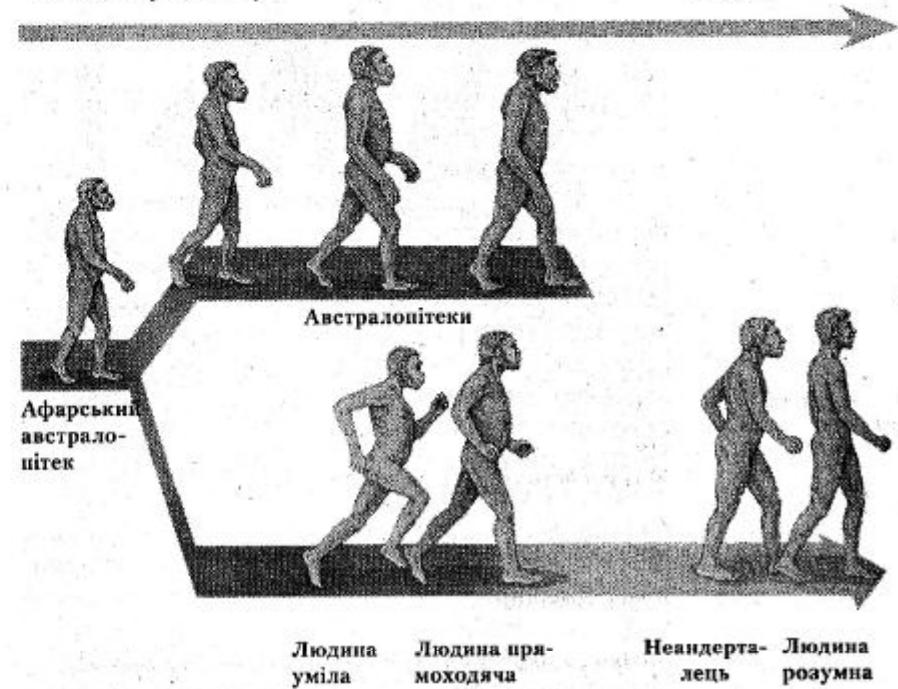
Існує немало доказів того, що людина походить від представників ряду приматів. Але яка іх лінія дала початок виду *Homo sapiens*? Вважається, що предки людей належали до надродини *Гомінід*, наймовірніше, до *парапітеків* і *пропліопітеків*. Вони мали малі або середні розміри, видовжене лице, статурою були подібні до мавпи ревуна, пересувалися на чотирьох кінцівках, лазили по деревах, хапаючись ними за гілки. Місцем їх походження вважається північний схід Африки.

Пропліопітеки стали предками *дріопітеків* (деревних мавп). Дріопітеки – це ранні людиноподібні примати, які з'явилися в Африці та прийшли до

Європи під час пересихання доісторичного моря Тетіс. Групи цих мавп лазили по деревах, харчувалися плодами, оскільки їх корінні зуби, вкриті тонким шаром емалі, не були пристосовані для пережовування грубішої їжі.

Мільйони років тому

Наш час



Еволюційне дерево людини

Традиційно на основі незначних викопних даних вважається, що розходження еволюційних ліній людини і людиноподібних мавп відбулося 20 млн років тому. Згідно з даними біохімії (на підставі молекулярних годин), великі людиноподібні примати й гібони розійшлися 10 млн років тому, тоді як спільній предок людини, шимпанзе та горили, жив усього 6–8 млн років тому, тобто значно більше до нашого часу.

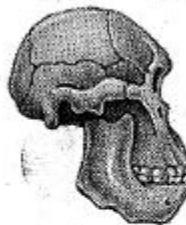
Австралопітеки

Близько 3,5 млн років тому холод льодовикового періоду перетворив на лід так багато води в океані, що кількість дощових опадів у світі різко зменшилася, ліси змінилися тропічними саванами. В Африці почали розмножуватися травоїдні й інші тварини, пристосовані до життя в савані, тоді як жителі лісів позбулися природного середовища існування.

Деякі антропоїди, що походили від діопітеків почали адаптуватися до існування в умовах відкритої місцевості. Це були *австралопітеки*. Зріст австралопітеків складав 120–130 см, маса 30–40 кг, об'єм мозку 500–600 см³. Вони мали такі характерні особливості: пересувалися на двох ногах; вживали і рослинну, і тваринну їжу; жили в саванах; використовували палиці й камені; жили групами.

Викопні відбитки стоп австралопітеків віком 3,8 млн років доводять, що на той час ходіння на двох ногах звільнило руки, що дало можливість перейти до виробництва й постійного використання знарядь праці. Розміри іклів поступово зменшувалися, ймовірно через те, що знаряддя стали виконувати частину функцій зубів. Виготовлення знарядь і прямоходіння стимулювали розвиток головного мозку й привели до спрямованої на виживання нової стратегії поведінки, яка полягала в заготовлюванні рослинної їжі та дичини. З часом деякі австралопітеки практично втратили волосяний покрив на тілі, що допомагало уникати перегріву тіла в жаркому кліматі.

Полювання на велику дичину й поїдання м'яса тварин, які були вбиті хижаками, привели до того, що цілі групи гомінід змогли спільнотою запасати їжу та ділитися нею, а це сприяло їх взаємному спілкуванню, яке передувало появлі



Череп австралопітека

мови. Саме тут молодь вчилася у старших виготовленню й використанню знарядь. Уперше в історії еволюції перевагу отримав інтелект: тепер уже й від мозку, а не тільки від м'язової сили або швидкості ніг, залежало, хто виживе в боротьбі за існування.

Відомо декілька видів австралопіtekів. Їхні останки знайдені в Південній і Східній Африці: у межигір'ї Олдувай (Танзанія), долині річки Омо і в місцевості Хадар (Ефіопія), у районі озера Рудольфа (Кенія).

Людина уміла (*Homo habilis*)

Найбільш прогресивна гілка австралопіtekів перейшла до виготовлення знарядь. Першими знаряддями були уламки кісток, гострі палиці й таці з кори для збирання їжі. Відомо, що ранні гомініди свідомо дробили невеликі камені, щоб отримати тверді гострі краї. У період від 2,5 млн до 5–10 тис. років тому основним матеріалом для виготовлення знарядь був камінь. Використовувалися досить тверді гірські породи, які давали можливість різати, довбати, розкривати або скребти рослинні й тваринні матеріали,— кремінь, крем'яністий сланець, кварц і гірський кришталь; у Східній Африці стародавні знаряддя виготовлялися із застиглої лави.

Найвідомішими стародавніми інструментами є типові знаряддя з Олдувайського межигір'я в Танзанії. Тут 1,9 млн років тому *Homo habilis* розколював базальт і кварцову гальку, надаючи їм форми, які тепер називають грубими рубилами, скребачками, різцями, сокироподібними знаряддями.



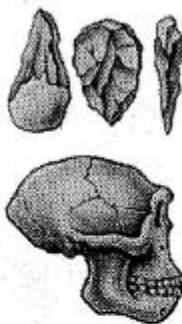
Знаряддя праці та череп Людини умілої

Людина прямоходяча (*Homo erectus*)

Імовірним нащадком людини умілої вважають людину прямоходячу. Людина прямоходяча багато в чому була подібна до сучасної людини. Зріст її досягав 180 см, об'єм мозку складав 880–1100 см³. Череп був довгим і низько посадженим, зі скошеним лобом, плоскою лицьовою частиною, великими випинаючими вперед щелепами й великими зубами.

Людина прямоходяча жила 1,6 млн – 200 тис. років тому, а можливо, й раніше. З'явившись уперше в Африці, окремі групи поширилися потім у Європі, Східній Азії (пекінська людина, або синантроп) і Південно-Східній Азії (яванська людина, або пітекантроп). На деяких стоянках людини прямоходячої знайдені переконливі докази того, що ці гомініди не просто збирали рослини та зрізали м'ясо з туш убитих хижаками тварин, але й самі активно полювали на велику дичину, об'єднувшись для цього в групи, плануючи й здійснюючи переслідування або засідку. Знахідки, виявлені на трьох континентах, дають уявлення про засоби полювання і тварин, які були його об'єктом.

Є підстави стверджувати, що *Homo erectus* першою почала систематично використовувати вогонь для обігріву, приготування їжі, захисту від хижаків і для полювання на диких тварин. В останній льодовиковий період спорудження жител, застосування вогню, а також їжа з високим вмістом білка, одяг, зшитий зі шкур, давали можливість людині заселити навіть холодні північні райони. Приготування їжі на вогні створило можливість вживати види рослин, які раніше важко перетравлювались. Для людства всі ці досягнення означали важливі зміни: культурний розвиток тепер набув більшого значення, ніж біологічна еволюція.



Знаряддя праці та череп Людини прямоходячої

Неандертальська людина (*Homo sapiens neandertalensis*)

Близько 300 тис. років тому почалося перетворення людини прямоходячої на людину сучасну *Homo sapiens*. Проте темпи еволюції в різних місцях були різними, навіть еволюція різних частин людського тіла відбувалася нерівномірно, що приводило, наприклад, до появи людей із чепцями, які поєднували в собі сучасні й архаїчні риси. Антропологи відносять більшість людських залишків пізнього льодовикового періоду до одного виду, вважаючи їх архаїчними формами *Homo sapiens*. Сюди зараховують і специфічний підвид – неандертальців.

Неандертальці жили в період з 300-го до 40-го тисячоліття до н. е. в Європі й Азії. Їх визначали: мозок великий за об'ємом (до 1600 см³), але зі слабко розвиненими лобовими частками; вузька лобова частина черепа, великі надбрівні дуги, збільшений потиличний рельєф, щелепи, що випинають, відсутність підборіддя; середній зріст дорівнював 156–165 см, могутня статура, вільне прямоходіння, грубі кисті рук.

Фізичні дані та технічні засоби неандертальців зробили їх здатними переживати труднощі зими. Сліди давніх вогнищ свідчать про те, що неандертальці обігрівали свої житла, спалюючи дрова або кістки. Вони вже вміли розкладати вогонь, викрещуючи іскри зі шматків колчедану. Неандертальці користувалися кам'яними ножами для кроєння хутряних шкур, проколювали дірки в них кам'яним або кістяним шилом, а потім зшивали сухожилками.

Близько 30 тис. років тому ця група вимерла. Деякі вчені вважають, що неандертальці були знищені новим, сучаснішим типом людей, який сформувався десь в іншому місці. Інші пояснення зводяться до того, що неандертальці скрестилися



Неандертальц (реконструкція)

з нашим підвидом або самі еволюціонували до нього. Якщо це так, то немає сумнівів, що їхні гени збереглися в існуючих у наш час людей.

Люди сучасного типу (кроманьонці) (*Homo sapiens sapiens*)

Сучасна людина, або кроманьонець, широко представлений викопними останками. Найвідоміші останки кісток ранніх європейців сучасних типів знайдені в гроті Кроманьон на півдні Франції. Кроманьонці були вищі на зрост і більш пропорційної статури, ніж неандертальці. Для них характерні: вужча, ніж у неандертальців, високо і прямо посаджена голова, лицьова частина, яка не виступала вперед, великі лобові частки мозку, слабко виражені надбрівні дуги, добре розвинене підборіддя. На підставі порівняння ДНК припускають, що сучасна людина з'явилася в Африці близько 100 тис. років тому, трохи пізніше поширилася в Азії, і 30 тис. років тому розселилася на всіх континентах, за винятком Антарктиди.

У будівництві кроманьонці успадкували переважно старі неандертальські традиції, проте іноді в їхньому житлі й, можливо, в одязі були істотні нововведення, які сприяли виживанню в умовах останнього холодного тисячоліття — плейстоцену. Як і їхні попередники — неандертальці, європейські кроманьонці використовували печери як житло.

Протягом 35–10-го тисячоліть до н. е. Європа пережила період розвитку доісторичного мистецтва. Коло творінь було широке: гравюри тварин і людей на невеликих шматках каменів, слонової кістки та рогів оленя, глянці та кам'яні скульптури й рельєфи; малюнки охрою, марганцем і деревним вугіллям, а також зображення, висічені на



Знаряддя праці та череп кроманьонця

стінах печер або нанесені фарбою, видутою через соломинку.

Можливо, мистецтво мало ритуальне значення. Деякі малюнки зображають фігури напівлудій-напівтварин, чаклунів або шаманів. Багато сцен із зображенням здобичі, цілком імовірно, пояснюються мисливською магією. І дійсно, понад 10 тис. років тому предки сучасної людини ще блукали стадами, займалися полюванням і збиранням. І все-таки люди змогли освоїти всі континенти, за винятком Антарктиди, і створити такі знаряддя, технічні засоби й нові форми поведінки, яким призначено було докорінно змінити спосіб життя й викликати різке підвищення кількості населення Землі.



Наскельний малюнок кроманьонців

Зростання народонаселення

Ще 3 млн років тому в світі існувало лише декілька десятків тисяч гомінід, які були нашими предками. Протягом більшої частини доісторичного періоду кількість населення зростала повільно. Близько 2 млн років тому 1 млн травоїдних австралопітеків існував тільки на Африканському континенті. Приблизно 500 тис. років тому *Homo erectus* населяв найрізноманітніші ландшафти Африки та значної частини Євразії. Але оскільки обмежена ділянка землі може прогодувати навіть менше збирачів-мисливців, ніж травоїдних тварин, деякі вчені вважають, що у світі на той час жило всього 1,7 млн істот виду *Homo erectus*.

Homo sapiens 10 тис. років тому вже колонізував усі континенти та кліматичні зони, за винятком Антарктиди. І все-таки більшість людей продовжували вести кочовий спосіб життя мисливців-збирачів, нездатних регулювати свої харчові ресурси. У світі на той час налічувалося не більше 10 млн осіб.

Кількість населення різко зросла близько 7 тис. років тому, коли обробка землеробських культур сприяла збільшенню виробництва їжі. Нові знаряддя й технології сприяли подальшому зростанню харчових ресурсів і кількості людства. До 500 р. до н. е. населення Землі перевишило 100 млн осіб. Пізніше обмін землеробськими культурами та свійськими тваринами в глобальних масштабах, промислова технологія та наукова медицина ще більше прискорили зростання населення. Зараз на нашій перенаселеній планеті проживає понад 6 млрд осіб.

Раси людини

Вид Людина розумна представлений декількома расами, кожна з яких характеризується сукупністю спадково зумовлених ознак (колір шкіри, очей, волосся, особливості черепа тощо). Виділяють три або п'ять рас. Відповідно до першої класифікації раси позначають: екваторіальна (негро-австралоїдна), евразійська (европеїдна), азіатсько-американська (монголоїдна). Згідно з другою класифікацією п'ятьма расами є: негроїдна, австралоїдна, европеїдна, монголоїдна, центральноамериканська. Усерединіожної раси виділяють підраси.

Раси людини почали формуватися близько 30–40 тис. років тому, в процесі її розселення по планеті. Расові ознаки мали пристосувальне значення й закріплювалися природним добором. Так, у представників негроїдної раси темне забарвлення шкіри оберігало від надмірного опромінювання ультрафіолетом, тобто від розвитку ракових захворювань. Подовжені кінцівки збільшували площину тіла, з якої відбувається випаровування поту, тобто забезпечували ефективну терморегуляцію в жаркому кліматі. Вузькі очі і щілини монголоїдів були захисним пристосуванням проти

сильних вітрів пустель, перешкоджаючи потраплянню в очі піску, пороху або снігу.



а)



б)



в)



г)



д)

Раси людини: а) европеїдна, б) негроїдна, в) австралоїдна, г) монголоїдна, д) центральноамериканська

Усім расам людини властиві загальновидові особливості, вони рівноцінні в біологічному, психічному й інтелектуальному відношенні й потребують на одному й тому ж рівні еволюційного розвитку. Представники всіх рас однаковою мірою здатні до досягнення найбільших висот у розвитку культури та мистецтва. Расистські погляди суверечать даним сучасної науки.

ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК

А

- Австралопітеки 605–607
Автоматизм 469
Автотрофи 81, 183
Аглютинація 465
Агронеоз 542
Адантинна радіація 572
Аденін 38, 39, 42
Аденозинтрифосфорна кислота (АТФ) 41, 42, 57, 82, 84, 86–89, 92–94
Аеренхіма 189
Аероби 83
Акросома 113
Аксон 404–407, 416, 417
Активний центр ферменту 20, 23
Акули 333–338
Алантоїс 123, 124, 357, 502
Алеї 140
Альбінізм 159
Альвеоли 480, 481
Альгологія 12
Амеба 256
 лизентерійна 256, 258
 протей 257, 258
Амінопоксилоти 20, 25–29, 41, 66, 67, 82, 94, 95, 97–100
Амітоз 78
Амніон 123, 124, 237, 357, 502
Аміотична рідина 123
Анабіоз 516
Анаболізм 81
Анаероби 83
Анаеробний гліколіз 84
Аналізатори 417–428
 вестибулярний 426
 зоровий 417–421
 вуховий 428
 слуховий 422–426
 смаковий 427
Аналогічні органи 579
Анатомія людини 12, 384
Анафаза 76, 77, 79, 80
Андроцит 217
Антеридій 224
Антіген 24, 460, 462, 464, 465
Антікодон 41
Антілоди 229, 230
Антитіла 24, 462, 464, 465
Антрапоїди 603

- Апарат (комплекс) Гольджі 46, 53, 54, 62–64, 101
Арахнологія 12
Ароморфоз 381, 382, 576
Артерій 472, 473
Архегоній 224
Археїська ера 589–591
Аскаріда людська 289
Аскоміцети 250
Аспиділ 329, 330
Атавізми 580
Атріальна порожнина 268, 269, 328
- Б**
- Базальне тільце 59, 60, 261
Базальний диск 236
Базидіоміцети 251
Бактеріальні бульби 207
Бактерій 18, 64, 183–186
Бараბанна перетинка 422, 423
Баціли 181
Безхвості (земноводні) 352
Безхвості (земноводні) 353
Безчленці 327
Бичачий піл'яз 285
Білки 13, 22–25, 29–33, 94, 95, 99–102
Бінарна номенклатура 174, 557
Біогенетичний закон Мюллера—Геккеля 580
Біогеноез 529–531
Біологічний
 оптимум 527
 прогрес 576
 ретрес 577
Біологія 12
 людини 384
Біом 530
Біополімери 23
Біосфера 14, 520, 543, 545
Біотехнологія 134
Біотон 529
Біофізика 13
Біохімія 13
Біоценоз 529
Бічна лінія 331, 339, 344
Бластомери 119, 125, 501
Бластопор 121
Бластоцель 119, 501
Бластоциста 120, 124
Бластула 119, 501

Блохи

- Боби 246
Боротьба за існування 561
Ботаніка 12
Бріологія 12
Бродіння 85, 184
Бронхи 479, 481
Бронхіоли 479, 481
Бруньки (рослинні) 192–194
 вегетативні 192
 вегетативно-генеративні 192
верхівкові 192
вивідкові 225
відкриті 192
додаткові 192
закриті 192
зачаткові 193
збагачення 193
изаувші 192
сплячі 193
- Брунькування 105, 270, 274, 276
Бульби 199, 225
Бутон 192

В

- Вагітність 501, 503
Вакуолі 50, 61, 62, 64
 скоротливі 64, 255–258, 261, 265
 травні 64, 255, 258, 265
- Вени 472
Веретено поділу 77
Взаємодія генів 145, 146, 164
Від 528
Відоутворення 569, 574, 575
Вимирання видів 554
Віща нервова діяльність 506
Віброни 181
Вії 59, 256, 264–266, 279, 280, 292, 428
Війчасті черви, або Турбеллярі 280
Віночок 217
Вірюни 175
Вірус імунодефіциту людини 179, 180
Віруси 13, 18, 175–179
Вірусологія 12
Вітаміни 19, 43, 447–449
Внутрішнє середовище організму 455
Вода 21, 22, 451
Водорости 233
 бури 236
 діatomovі 235
 зелені 233
 червоні 237
Волосся 493
Вольвокс 256, 261
Воші 322
Вториннороті 327
Вуглеводи 34, 83, 89
Вугреподібні 343
Вузол 191
Вухо 422–425

Г

- Газообмін 481
Галуження пагонів 194, 195, 197
Гальмування умовних рефлексів 510, 511
Гаметангій 224
Гамети 108, 110, 111, 259
Гаметофіт 108, 109, 225, 237, 238, 244
Гаплобіонт 224, 234
ГастроцеЛЬ 121
Гаструла 119, 120
Гаструляція 120, 502
Гаусторій 251
Гемізигота 152
Гемоглобін 20, 24, 33, 459
Гемофілія 152, 153, 459
Ген 68, 69, 136, 139
Генетика 13, 134, 135
Генетичний код 66–68
Генна інженерія 13, 172
Геном 65
Генотип 65, 137, 140
Гермафродити 107, 280, 294, 297, 306, 330
Гетерозигота 140, 145, 146
Гетерозис 170
Гетеротрофи 81, 183, 256
Гетерофілія 215
Гібрид 138, 170
Гібридизація 137, 171
Гідра присноводна 271–273
Гідроїди 271, 274
Гінекей 217
Гіпоталамус 411, 413, 429, 430
Гіпотеза чистоти гамет 139, 142
Гіпофіз 429, 430, 433
Гістони 66
ГіФі 249, 452, 454
Глікоген 34, 36, 37, 89
Глікогенез 89
Глікоз 82, 84
Глотка (людина) 439, 479, 480
Глюкоза 35, 37, 38, 82, 84, 85
Глюконеогенез 89
Гніздобудування 366
Головний мозок (людина) 410–414
Головоногі 299
Головасінні 243
Гомеостаз 455
Гомозигота 140, 145, 146
Гомологічні органи 579
Гонади 111
Гормони 19, 25, 34, 429, 433, 434
Горобцеподібні 368
Гортань (людина) 479, 480
Гострик 289
Грибій 64, 249–252
Грибниця 249
Гризуни 378
Грудина (людина) 355, 397

Грудна клітка (людина) 355, 397, 482
 Група зчеплення генів 136
 Групи крові 464–466
 Гуанін 38, 39
 Губи 369, 437
 Губки 268–270
 Губчаста речовина кістки 392, 393
 Грунт 550, 551

Д
 Дводишні 342
 Дводольні 246
 Двокрилі 326
 Дегенерація 577
 Дезоксирибоза 35
 Дезоксирибонуклеїнова кислота (ДНК) 38–40, 58, 60, 65, 66, 68–74
 Дейтеромісці 251
 Деленія 157
 Денатурація 33
 Дендрити 404–406
 Деревина 197
 Дерма 492
 Десмосоми 51
 Джгутник 59, 233, 234, 256, 257, 260, 261, 269
 Джгутикові 257, 260, 261
 Даьобоголові 358
 Дивергенція 572
 Диплобіонт 224, 234, 236
 Дисиміляція 14
 Дискретність 15
 Дихальна система (людина) 479
 Дихальний ланцюг 57, 82, 86, 87
 Дихальни 306, 318
 Діапазон стійкості 527
 Діанауза 130
 Діафрагма 374, 402, 479, 482, 483
 Добрина 206
 Довгастий мозок (людина) 411, 412
 Долі кори мозку 413, 414
 Домінування 145
 Дошовий черв'як 291–295
 Дрейф генів 567
 Дробянки 181
 Дроблення 118, 119, 270, 501
 Друга сигнальна система 516, 517
 Дятлоподібні 368

Е
 Евглена зелена 261
 Еволюційна теорія 560
 Еволюційне вчення 556, 557, 559
 Еволюція 556
 Екзодерма 203
 Екзони 69
 Екзоцитоз 20, 49, 50
 Екологічна ніша 540, 541
 піраміда 532, 533

Екологічні чинники 515–520
 абиотичні 515
 антропогенні 520
 біотичні 519
 Екологія 12, 520
 Екосистема 529
 Ектодерма 121, 122, 268, 271, 272, 275
 Ектоплазма 254
 Ембріобласт 501
 Ембріогенез 124, 127
 Ембріон 357, 502
 Ендокард 460
 Ендокринна система (людина) 428, 429
 Ендоплазма 254
 Ендоплазматичний ретикулум 46, 53, 54, 62–64, 101, 389
 Ендосперм 231, 232
 Ендощитоз 49, 50
 Ентомологія 12
 Епідерма 187, 212
 Епідерміс 491
 Епікард 467
 Епістаз 146
 Епітелій 268, 386, 387
 Еритроцити 457, 458
 Еукаріоти 69, 181, 255
 Ехінокок 286, 287

Ж
 Жалкі клітини 271, 275
 Живиль 209
 Живлення 452, 453
 Живородіння 128, 337, 352, 358, 369
 Живцювання 225
 Жилкування 209, 210
 Жири 43, 44, 93, 94
 Жирове тіло 319
 Жовтковий мішок 124, 357, 495
 Жуки, або Жорсткокрилі 322

З
 Забарвлення
 застережне 565
 захищене 565
 Зав'язь 217
 Закон
 гомологічних рядів 159
 незалежне успадкування ознак (третій закон Менделія) 145
 одноманітності гібридів першого покоління (перший закон Менделія) 141, 142
 розщеплення (другий закон Менделія) 142
 Харді–Вайнберга 160
 Залози
 екзохіруні 387, 428
 ендокринні 387, 428, 429, 433
 зелені 309
 змішаної секреції 428
 молочні 369, 375
 потові 492–494

слинні 438
 статеві 429, 432
 Замикаючі клітини 213
 Запилення 226–228
 перехресне 227
 Запліднення 115–117, 226, 281, 282, 285, 294, 298, 302, 501
 Зародковий мішок 230
 Зародкові оболонки 125, 354
 Зародок 231, 232
 Заросток 240
 Земноводні (Амфібії) 345–352
 Зигоміцети 250
 Зигота 112, 118, 259, 270, 501
 Зіння 418
 Зір 421, 422
 Злакові 248
 Зміна ядерних фаз 107
 Зозулин лось 238
 Зони кореня 201, 202
 Зоологія 12
 Зріст 15, 129
 Зсадання крові 458, 459
 Зуби 369, 373, 437, 438, 447
 Зубна формула 369, 432
 Зчеплене успадкування 148, 151, 162
 Зябра (хордові) 326, 329, 336, 341
 Зяброві мішки 332

І
 Ідоадаптація 576, 577
 Ізоляція 570, 571
 Іксодові кліщі 314
 Імаго 131, 320
 Імунітет 24, 460–464
 Імуноглобуліни 462
 Інвагінація 50
 Індукція 126
 Інстинкт 507
 Інтегумент 243
 Інтерфаза 75
 Інtronи 69
 Інфузорії 257, 264–266
 Інфузорія туфелька 264–266

К
 Кайтнозойська ера 589, 599
 Камбій 188, 197, 198, 202
 Капіляри 472, 473
 Капсид 176
 Капсула Шумлянського–Боумена 485, 488
 Карбон 547
 Кардіоміоцити 389
 Карапоти 66
 Катахолізм 81
 Каудекс 198
 Кауан 201, 220
 Квітка 190, 215–219
 Квітколоже 216
 Кистенепері 342
 Китоподібні 379

Кишечник (людина)
 товстий 466–477
 тонкий 441, 445
 Кишкова (гастральна) порожнина 272, 275–277
 Кишковопорожнинні 271
 Кіль 362
 Кільчасті черви 290, 291
 Кінцева нитка 408
 Кістки (людина) 391
 Кісткова пластинка 392, 393
 Кістковий мозок 392, 461
 Кісткові риби 339
 Клітина 13, 18, 19, 20, 46
 Клітини
 грибів 64
 еукаріотичні 46, 64
 прокаріотичні (бактерій) 46, 64, 182
 рослин 61, 62, 64
 соматичні 110
 статеві 110
 тварин 46, 64
 Клітини–супутниці (синергіди) 230
 Клітинна
 інженерія 171
 стінка 61–63
 теорія 18
 Клітінний
 сік 62
 центр 59
 цикл 75, 104
 Клітинні
 включення 52
 контакти 50, 51
 Кліщі 313, 314
 Клоака 356, 364, 365
 Клонування 171
 Клоши, або Напівжорсткокрилі 322
 Кодомінування 146
 Кодон 67, 97
 Коки 181
 Кола кровообігу (людина) 474, 475
 Коленхіма 188, 213
 Колообіг хімічних елементів 545
 Колючки 201
 Комахи 303, 315–320
 Комахи-запилювачі 227
 Комахоїдні 377
 Коменсалізм 538
 Компактна речовина кістки 392, 393
 Комплектарність 146
 Кон'югація 107, 184, 266
 Конвергенція 572, 573
 Конкуренція 534, 535
 Консументи 532, 533
 Кора 197, 198, 203
 Коря великих півкуль 411, 413, 414
 Коралові поліпи 277
 Кореневий чохлик 201, 202

Кореневище 199, 225, 240
Корсетеві системи 203, 204
Корсіні
бінні 191, 203, 204
втягуючі 207
головний 191, 203, 204
дихальні 208
додаткові 203, 204
опорні 208
повітряні 208
ходульні 208
Корінь 201, 203, 190, 191, 201–203, 207, 208
Корок 197, 198
Короноподібні 344
Коростяний свербун 314
Кортів орган 424
Котячий сисун 282–284
Крила
комах 316
птахів 360
Кришталик 416
Кров 387, 388, 456, 457, 459
Кровообіг 466
Кровотечі 477
Крокодили 358, 359
Кроманійонець 610, 611
Кросинговер 80, 136, 150
Круглі черви 287
Круглогорти 331–333
Ксерофіти 516
Ксилема 188, 198, 212
Куроподібні 368

Л
Ланцетники 327–329
Ластоногі 379
Легені (людина) 481
Лейкопласт 63
Лейкоцити 459, 460
Лелекоподібні 367
Листкова пластинка 209
Листкорозміщення 210, 211
Листок 190, 208–215
Листонад 214
Личинковохордові, або
Покривники 326
Лишайники 251–254
Лізосоми 46, 53, 55, 56, 64, 101
Лілійні 248
Лімітуючий чинник 527
Лімфа 338, 478
Лімфатичні вузли 461, 478
Лімфатичні судини 478
Лімфобіг 478
Лімфоцити 179, 180, 460, 462–464
Ліпіди 43, 44
Ліпідний бішар 47, 48
Ліпоцити 388
Локус 136, 140
Лососеподібні 343

Луб 198
Луска 339
Лускотрі 358, 359
Лускокрилі, або Метелики 323, 324
Людина
прямоходяча 605, 608
розумна 380, 601, 605, 612
уміла 605, 607
М
М'язи скелетні (людина) 399–403
Макроеволюція 575, 576
Макронуклеус 265, 266
Максилі 315
Мальпігієві судини 312, 318
Маліярійний плазмодій 256, 263
Мандибула 315
Мантії паразитна 296, 302, 297
Мантія 296, 298, 300
Матка 497, 501
Маткова труба 497, 501
Маточка 228–230
Мегаспорангії 229
Мегаспорофіла 229
Медико-генетичне консультування 154
Медуза 274–277
Мезоглєя 268, 269, 271, 272, 275
Мезодерма 121, 122, 278
Мезозойська ера 589, 595
Мезофіл 211
Мейоз 75, 79, 80, 108, 109, 229, 259,
260, 266
Меністральний цикл 499, 500
Меристеми 187
Метамерія 291
Метаморфоз 130, 131, 351
Метансферидії 292, 294, 303, 306
Метафаза 76, 77, 79, 80
Міелінова оболонка 405, 406
Міжузля 191
Мікроза 207, 251
Мікробіологія 12
Мікроеволюція 569
Мікронуклеус 265, 266
Мікропілс 230, 231
Мікроспорангії 229
Мікроспори 229
Мікроспорофіли 229
Мімікрія 559
Мінеральні речовини (солі) 22, 391, 452
Мінливість 15, 155, 564
комбінаторна 156, 159
мутаційна 156
неспадкова (модифікаційна) 155, 564
спадкова (генотипна) 155, 156, 564
Міокард 467
Міофибрilli 388, 389
Міоцити 388
Міст 411, 412
Мітоз 75, 76, 78, 108, 109, 229, 259

Мітохондрії 16, 57, 58, 62, 64, 86–88,
389
Міцелій 249
Міножинний алелізм 146
Модифікація 146
Мозолисте тіло 411, 413
Мозочок (людина) 411, 412
Молекулярна біологія 13
Молюски 295
головоногі 295, 301–303
двостулкові 295, 299–301
черевоногі 295, 297–299
Мономери 23
Моноподій 196
Моносахариди 34
Моноспермія 116
Морула 119, 120
Морфологія 12
Мохоподібні 237–239
Мутагенні чинники, мутагени 158
Мутації 72, 137, 156–158
Мутаційна теорія 158
Мутуалізм 538
Н
Навколошлідник 232
Надомінування 146
Напінкові залози 429, 431, 432, 434
Найнестіші 18, 255–257
Насінні зачатки 217, 229–231
Натрій-калієвий насос 49
Неандертальець 605, 609, 610
Нейроглія 389, 390, 405
Нейрони 389, 390, 404
інстанції (інтернейрони) 406, 409, 410
нейрони 389, 390
рухові (еферентні, відцентрові)
406, 409, 410
чутливі (аферентні, доцентрові)
405, 409, 410, 416, 417
Нейрула 122
Нейруляція 122
Неорганічні речовини 21
Неотенія 132
Непарнокопитні 380
Неповне домінування 145
Неповнозубі 376
Нерви
змішані 408
рухові 407
спинномозкові 404, 415
черепно-мозкові 404, 411, 415
чутливі 407
Нервова система
вегетативна 404, 416
дифузна 273, 275
за типом черевного первового
ланцюжка 305, 317
парасимпатична 416, 417
периферійна 404
розкидано-вузлові 296
симпатична 416, 417
соматична 404
східчаста 279, 280
центральна 404, 408, 410
Нефроп 485, 487
Нирки (людина) 485, 486, 488, 490
Нирки (тварини)
тазові 356, 365, 374
тульбіні 333, 336, 341, 351
Ниркова міска 485, 486, 488
Ніготь 494
Нітрогенові основи 39
Нітроген 547, 548
Норма реакції 136
Носова порожнина (людина) 479, 480
Носоглотка (людина) 480
Нуклеїнові кислоти 13, 38
Нуклеїд 181
Нуклеосоми 65
Нуклеотид 38
О
Обмін
блікі 94, 448
води 451
углеводів 83, 450
енергетичний (катаболізм) 81
жирів 93, 450
мінеральних солей 451
пластичний (анаболізм) 81
речовин 13, 14, 81, 183, 255, 448
Оболонки мозку 411, 414
Овогенез 113
Овогоні 111, 224
Овоміцети 249
Однодольні 248
Однопрохідні, або Яйцекладні 375
Оксисне фосфорилювання 87
Окісті 391
Око 417, 419–422
Окуленоподібні 344
Олігосахариди 35
Онтогенез 104
Оперон 69
Опорно-рухова система 390
Орган 390
Органели 51, 52, 255
Організм 140
Органічні речовини 22
Органогенез 122
Орнітологія 12
Оселедцеподібні 343
Осетрові 343
Осмос 204
Остеон 392
Остеоцити 392
Осьовий (центральний) циліндр 203
Отоліти 426
Оцвітіна 216

П
 П'явки 290, 294, 295
 Павуки 313
 Павукоподібні 303, 310–313
 Павук-хрестовик 312
 Павутина 311, 313
 Павутинові
 бородавки 313
 залози 313
 Пагів 191, 193
 вегетативний 225
 другого порядку 196
 першого порядку 196
 подовжений 193
 річний 193
 розетковий 193
 третього порядку 196
 укорочений 193
 Палеоботаніка 12
 Палеозойська ера 326, 589, 592
 Палео зоологія 12
 Палеонтологія 12
 Пальцеходіння 372
 Пам'ять 512, 513
 Панопротоподібні 241
 Папугоподібні 368
 Паразити 183, 530
 екто паразити 531
 ендопаразити 531
 Паразитизм 252, 282, 536, 537
 Паралодії 291
 Паренхіма 188, 277
 Парнокопитні 380
 Партеногенез 107, 117
 Пасльонові 246
 Педіальни 311
 Пелюстки 217
 Пеплос 176
 Пентид 29
 Первчиннороті 121
 Передній мозок (людина) 410
 Передсинтетичний період 75
 Перстинчастокрилі 324
 Перідерма 187
 Перикард 467
 Перистальтика 446, 447
 Перша сигнальна система 516, 517
 Печінка (людина) 444
 Печінковий сисун 282–284
 Пилкова трубка 230, 231, 244
 Пилок 217, 244
 Пилляк 217, 229
 Півкулі мозку 411, 413
 Підшлункова залоза 429, 432, 434, 442
 Пінгвіни 367
 Піноцитоз 50, 55
 Пір'я 361
 Плазма крові 456

Плазматична мембрана (плазмалема)
 46–48, 62, 63
 Плазміди 183
 Плазмодесми 51, 61
 Плазуни, або Рептилі 354
 Планарія біла 280, 281
 Пластиди 61, 63, 64
 Плаун булавоподібний 240
 Плауноподібні 239
 Плацента 128, 369, 495, 496, 502, 503
 Плевра 479 –
 Плейотропія 147
 Плід 221, 222, 232
 Плодолистки 217, 230
 Плоскі черви 278–280
 Подвійне
 дихання 360, 364
 запліднення 231
 Поділ 75, 105, 158, 266
 Подразливість 15, 256
 Покритонасінні (Квіткові) 246
 Полігеннє (полімерне)
 ускладнення 147
 Поліп 272, 274, 277
 Поліллоїдія 170
 Полірибосоми (полісоми) 56, 100
 Полісахариди 13, 36
 Поліспермія 116
 Пологи 501, 503
 Популяція 14, 160, 528
 Пори 48
 Порода 167
 Порожнина тіла
 вторинна (целом) 290, 292, 296
 первинна 287
 Порохові зерна 217, 229
 Порошиця 265
 Постембріональний розвиток 129
 Постсинтетичний період 76
 Посттрансліяній модифікації 100
 Приймочка 217
 Прилистки 209
 Примати 380, 603
 Принцип комплементарності 40
 Природний добір 562–564
 Присоски 282–284
 Пристосованість 564
 Пристосувальна поведінка 566
 Провідні лучки 188, 212
 Продихи 212–214
 Продуценти 531–533
 Прокаріоти 69, 181
 Проміжний мозок (людина) 410, 413
 Промотор 69, 73
 Протеоліз 33, 102
 Протерозойська ера 303, 589, 591, 592
 Протонефридії 278–281
 Профаза 76, 79, 80
 Прямокрилі 321

Пссевдоядії (несправжні піжки) 59,
 256–258, 260
 Птахи 360–367
Р
 Радіобіологія 13
 Радіолярії 256, 257, 260
 Радула 294
 Райдужка 418
 Ракоподібні 303, 307, 309, 310
 Раси людини 612, 613
 Реабсорбція 487
 Реакційний центр ферменту 90
 Ребра (людина) 396, 397
 Редукційне (поліарне) тільце 114
 Редуенти 532
 Резус-фактор 466
 Рекомбінація 137
 Ренатурація 33
 Репарація 72, 73
 Реплікація 69–71
 Ретровіруси 178, 179
 Рефлекси 409, 506–511
 безумовні 506, 507
 вищих порядків 508
 першого порядку 508
 умовні 506–511
 Рефлекторна дуга
 дисинаптична 409
 моносинаптична 409, 410
 парасинаптична 416, 417
 симпатична 416, 417
 Рецептори 25, 405, 494
 барорецептори 405
 коцицептори 405
 терморецептори 317, 405
 хеморецептори 405
 Рибоза 35
 Рибонуклеїнова кислота (РНК) 38–41
 інформаційна 40, 69, 73, 74, 95–100
 рибосомальна 40, 41, 74
 транспортна 40, 41, 97–100
 Рибосоми 56, 58
 Ризодерма 189, 202
 Ризоїди 238
 Ришта 290
 Річковий рак 307–309
 Рогівка 418
 Розвиток 15
 прямий 33, 130, 337
 з неповним перетворенням 131, 320
 з повним перетворенням 131, 320, 333
 Розмноження 105, 223
 вегетативне 105, 225, 281
 нестатеве 105, 223, 259, 263, 266, 270–274,
 281, 294, 330
 партеногенетичне 306
 покритонасінних рослин 226
 статеве 105, 106, 110, 224, 259, 263, 264,
 266, 270, 274, 330

Розоцвіті 246
 Рослини 187
 вищі спорові 237
 вічнозелені 214
 двodomні 218
 листопадні 214
 насінні 243
 нижчі спорові 233
 однодомні 219
 рівноспорові 240
 різноспорові 240
 Ротова порожнина (людина) 437
 Рудименти 580
 Рукокрилі 377
С
 Самозапилення 138, 227
 Самозапліднення 107, 285
 Сапрофіти 183
 Саркодові 257
 Саркомастигофори 257
 Свінчачий ціп'як 286
 Свідомість 518
 Сегменти 291
 Селекція 134, 167, 169, 170
 Середній мозок (людина) 410–411, 413
 Серце (людина) 466–471
 Серцевий цикл 470
 Серцевина 198
 Сечі
 вторинна 487, 488
 первинна 486, 488
 Сечівник (людина) 486, 488
 Сечовий міхур (людина) 486, 488
 Сечовіл (людина) 486
 Симбіоз 538
 Симпласт 389
 Синапс 406
 Синергіди 229, 230
 Синтез білка 94, 95, 99
 Синтетичний період 75
 Сиронатка крові 456
 Система виділення (людина) 484
 Система росту (рослини) 195, 196
 Систематика 12, 174
 Системи органів (людина) 390
 Сисунні (Трематоди) 281, 282
 Ситоподібні трубки 188
 Сім'я 231, 232, 244, 245
 Сім'ябринка 217, 243
 Сім'янники 111, 432, 434, 495
 Сітківка 418
 Скати 333, 334, 338, 339
 Скелет (людина) 396
 Складний зоотик 220
 Складноцвіті (Айстрої) 247
 Склера 418
 Склеренхіма 188, 213
 Склісті тіло 419
 Скорпіони 313

Скорпіоноподібні 344
 Слань 233, 253
 Слух 422, 423, 425
 Смак 427
 Смакові цибулини 427
 Смерть 132, 504, 505
 Сновидіння 513
 Совоподібні 368
 Соколоподібні 367
 Сон 513–516
 Сорт 167
 Соруси 242
 Сосна звичайна (лісова) 244
 Спадковість 15
 Сперматогенез 112
 Сперматогеніз 111, 113
 Сперматозоїд 112, 113, 115, 116
 Спермій 107, 217, 287, 291
 Спинний мозок (людина) 409, 410
 Спинномозкова (цереброспinalна)
 рідина 409
 Спірили 182
 Спірографа 235
 Спірохети 182
 Сплейсинг 96
 Спорангій 190, 224, 228
 Спори 105, 106, 184, 223, 228
 Споровики 257, 262
 Спороутворення 106
 Спорофіли 228, 240
 Спорофіт 224, 228, 237–239, 241, 243
 Спорощиста 281
 Славці, або Звірі 365–375
 Старіння 132, 504
 Старість 498
 Статева система (людина) 495
 Статеві залози (людина) 426
 Стать 151
 Стебло 190, 194, 197
 Стела 203
 Стероїди 44
 Столовчик 217
 Столони 199, 200, 225
 Стоноходіння 372
 Стравохід (людина) 439
 Страусоподібні 367
 Структурна організація білків 29–33
 Стъожкови черви (Цестоди) 280, 284
 Суглоб 394, 395
 Сукцесія 541, 542
 Сульфур 549
 Сумчасті 376
 Супресія 146
 Сухожилок 400
 Суцвіття 219–221
 Сфагнум 239
 Схрещування
 аналізуоче 142

дигібридне 143, 145, 162
 моногібридне 137, 138, 161
 полігібридне 143
 Сцифойдні 271, 275
Т
 Таксон 174
 Таламус 411, 413
 Талом 233
 Таргани 320, 321
 Тварини 255
 Теломери 77
 Телофаза 76, 78–80
 Теорії походження життя 585
 Термінатор 69, 74
 Терміти 321
 Тимін 38, 39
 Тичинка 217, 228
 Тичинкова шнітка 217
 Тканини людини 385–390
 епітехіальні 385–387
 м'язова 385, 388, 389
 нервова 385, 389, 390
 сполучна 385, 387, 388
 Тканини рослинного організму 187
 асиміляційні 189
 виділення 189
 всмоктувальні 189
 запасаючі 189
 механічні 188, 190
 повітропронесні 189
 покривні 187, 189
 провідні 188, 190
 твірні 187
 Тканинна рідина 455, 456
 Тотинотентист 125
 Травлення
 внутрішньооклітинне 270, 280
 зовнішнє 308, 322
 позакишкове 288
 порожнинне 83, 442
 пристінкове 444
 у ротовій порожнині 437–439
 у тонкому кишечнику 441–445
 у шлунку 439–441
 Травни система (людина) 436
 Трансгенез 172
 Трансдукція 184
 Транскрипція 73, 74, 95, 96
 Трансляція 56, 96, 97
 Транспирація 205, 214
 Транспорт резовин 48, 49
 активний 48, 49
 пассивний 48
 Трахеї (комахи) 305, 318
 Трахеїди 188, 197
 Трахея (людина) 479–481
 Трипаносома 262
 Триплет 67

Трихоми 187, 212
 Тромб 458, 459
 Тромбоцити 458
 Трофобласт 125, 501
 Тургор 20, 62
У
 Угруповання 529
 Улотрикс 108, 224, 235
 Уратил 38, 39
Ф
 Фагоцити 461, 462
 Фагоцитоз 50, 55, 270, 461, 462
 Фалангохондрія 372
 Фасеткові очі 305, 317
 Фасція 400
 Фенотип 140
 Ферменти 20, 23, 24, 276, 435
 Фермент-субстратний комплекс 23, 24
 Фібробласти 387
 Фізіологія 13, 384
 Фільтрація 485, 486
 Флоема 188, 198, 212
 Форамініфери 258–260
 Фосфориліда 44
 Фосфор 549
 Фотоперіодизм 524
 Фотосинтез 89–91
 Фототрофі 81, 183, 256
 Фрагментація 105, 225, 270
Х
 Харчовий ланцюг 531, 532
 Хвилі популяцій 568
 Хвойні 243–245
 Хвостаті (земноводні) 352
 Хвоць польовий 241
 Хвоценоїдні 240
 Хеліцери 310
 Хемотрофи 83, 183
 Хижакство 536, 537
 Хижі 378
 Хімічні елементи 19
 Хітин 34, 36
 Хламідомонада 233
 Хлорела 235
 Хлорескіма 189, 211, 212
 Хлоропласти 62–64, 213, 261
 Хлорофіл 20, 63, 89, 90
 Хоалоцити 268, 269
 Хорда 326–329, 331
 Хордові 326
 Хоріон 123, 124, 502
 Хребетний стовп, хребет (людина) 395
 Хребець (хребці) 395–397
 Хрестоцвіті 247
 Хроматиди 75
 Хроматин 46, 62, 65, 66

Хроматофор 233, 234
 Хромопласти 63
 Хромосоми 65, 76–80, 136, 151
 аутосоми 151
 статеві 151
 Хромосомна теорія спадковості 136
 Хрящові риби 333–336
Ц
 Цвітіння 226
 Центральне ядро 229–231
 Центри походження рослин 168
 Центріоль 46, 64, 59
 Центромера 75
 Цибулина 200, 225
 Цибульни 248
 Цикл Кальвіна 92, 93
 Цикл Кребса 82, 86, 93
 Циста 258
 Цитозин 38, 39
 Цитозоль 51
 Цитокінез 78
 Цитологія 13
 Цитоплазма 46, 51, 52, 62, 255,
 258, 265
 Цитоплазматична спадковість 153
 Цитоскелет 52
 Ціанобактерії 186
Ч
 Чашечка 216
 Чашолистки 216
 Череп (людина) 398, 411
 Черешні 358
 Черешашка 257, 259, 295, 297–301
 Черепні, або Хребтні 330, 331
 Членистоногі 303–307
Ш
 Шинка 190, 244, 245
 Шкіра (людина) 491, 492
 Шлунок (людина) 439–441
 Штам 167, 185
 Штучний добір 167, 169, 567
Щ
 Щелепня 226
 Щитник чоловічий 241
 Щитоподібна залоза 20, 429–431, 433
Я
 Ядерце 46, 61, 62, 74
 Ядро 46, 60, 62, 63, 101, 255, 258,
 260, 261, 265
 Яечники 111, 432, 434, 490, 497
 Язик (людина) 427, 437
 Яйце (хребетні) 357, 365
 Яйцекивородіння 128, 338, 358
 Яйцеклітіна 110, 116, 229, 269, 272,
 274, 498
 Яйцеродіння 128

ЛІТЕРАТУРА

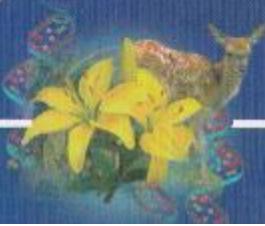
1. Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика: В 3 т.: Пер. с англ. — М.: Мир, 1987.
2. Акимушкин И. И. Мир животных. Рассказы о змеях, крокодилах, черепахах, лягушках, рыбах.— М.: Молодая гвардия, 1974.
3. Акимушкин И. И. Мир животных. Рассказы о насекомых.— М.: Молодая гвардия, 1975.
4. Альбертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Молекулярная биология клетки: В 3 т.: Пер. с англ. — М.: Мир, 1994.
5. Афанасьев Ю. Н., Юрина Н. А., Аleshин Б. В. Гистология.— М.: Медицина, 1989.
6. Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. М. С. Гилляров. — 2-е изд.— М.: Сов. энциклопедия, 1989.
7. Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Серебрякова Т. И., Шорина Н. И. Ботаника: морфология и анатомия растений.— М.: Просвещение, 1988.
8. Векірчик К. М. Мікробіологія з основами вірусології.— К.: Либідь, 2001.
9. Гілбертс С. Біологія розвитку: В 3 т.: Пер. с англ. — М.: Мир, 1994.
10. Гусев М. В., Минеева Л. А. Микробиология.— 2-е изд.— М., 1985.
11. Жизнь животных: В 7 т.: Гл. ред. В. Е. Соколов. — М.: Просвещение, 1987.
12. Жизнь растений: В 6 т. — М.: Просвещение, 1979.
13. Марри Р., Греннер Д., Мейес П., Родуэлл В. Биохимия человека: В 2 т.: Пер. с англ. — М.: Мир, 1993.
14. Одум Ю. Экология: В 2 т.: Пер. с англ. — М.: Мир, 1986.
15. Орлов Б. Н. Ядовитые животные и растения СССР. — М.: Высш. шк., 1990.
16. Полевой В. В. Физиология растений.— М.: Высшая школа, 1989.
17. Сапин М. Р., Билич Г. Л. Анатомия человека: Учебное пособие для студ. биол. спец. вузов.— М.: Высш. шк., 1989.
18. Сингер М., Берг П. Гены и геномы: В 2 т.: Пер. с англ. — М.: Мир, 1998.
19. Токарский В. А., Есилевская М. А. Зоология позвоночных.— Харьков: Изд-во ХГУ, 1998.
20. Фарб П. Популяционная экология: Пер. с англ. — М.: Мир, 1971.
21. Физиология человека: В 3 т./Под ред. Р. Шмидта, Г. Тевса. — М.: Мир, 1996.
22. Чайченко Г. М. Основы физиологии высшей нервной деятельности.— К.: Вища шк., 1987.
23. Эйттенборо Д. Жизнь на земле. Естественная история: Пер. с англ. — М.: Мир, 1984.
24. Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение.— М.: Высшая школа, 1976.

СУЧАСНИЙ ЗРУЧНИЙ ДОВІДНИК МІСТИТЬ

- довідкові матеріали з усіх розділів шкільного курсу
- матеріали для поглибленого вивчення біології
- велику кількість схем та ілюстрацій

ЦЯ КНИГА ПОЛЕГШИТЬ ПІДГОТОВКУ

- до самостійних та контрольних робіт
- тематичного оцінювання
- державної підсумкової атестації
- зовнішнього оцінювання
- вступних іспитів у вузи



ВИДАВНИЦТВО
РАНОК



ISBN 978-966-08-1127-0
9 789660 811270