

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ  
НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ «ЧЕРНІГІВСЬКА ПОЛІТЕХНІКА»

## **БІОЛОГІЯ**

### **КОНСПЕКТ ЛЕКЦІЙ**

для здобувачів вищої освіти першого (бакалаврського) рівня  
спеціальності 101 – Екологія

Обговорено і рекомендовано  
на засіданні кафедри  
харчових технологій  
*Протокол № 5*  
*від 31.05.23*

Чернігів 2023

Біологія. Конспект лекцій для здобувачів вищої освіти першого (бакалаврського) рівня спеціальності 101 – Екологія / Укл.: Буяльська Н.П. – Чернігів: НУ «Чернігівська політехніка», 2023.– 157 с.

Укладач: БУЯЛЬСЬКА НАТАЛІЯ ПАВЛІВНА, кандидат технічних наук,  
доцент

Відповідальний за випуск: ХРЕБТАНЬ ОЛЕНА БОРИСІВНА, завідувач кафедри харчових технологій, кандидат технічних наук, доцент

Рецензент: Челябієва Вікторія Миколаївна, кандидат технічних наук, доцент кафедри харчових технологій Національного університету «Чернігівська політехніка»

<b>Зміст</b>	<b>Стор.</b>
<b>Вступ</b> .....	4
<b>Лекція 1.</b> Біологія як система наук про живу природу і фундамент сучасної екології (I) .....	5
<b>Лекція 2.</b> Біологія як система наук про живу природу і фундамент сучасної екології (II).....	15
<b>Лекція 3.</b> Молекулярний рівень організації життя (I).....	20
<b>Лекція 4.</b> Молекулярний рівень організації життя (II).....	31
<b>Лекція 5.</b> Молекулярний рівень організації життя (III).....	42
<b>Лекція 6.</b> Клітинний рівень організації життя (I).....	47
<b>Лекція 7.</b> Клітинний рівень організації життя (II).....	54
<b>Лекція 8.</b> Спадковість та мінливість (I).....	61
<b>Лекція 9.</b> Спадковість та мінливість (II).....	70
<b>Лекція 10.</b> Історичний розвиток органічного світу.....	77
<b>Лекція 11.</b> Антропогенез і екологічні аспекти еволюції людини.....	86
<b>Лекція 12.</b> Різноманітність та характеристика грибів.....	92
<b>Лекція 13.</b> Різноманітність та характеристика спорових рослин.....	101
<b>Лекція 14.</b> Різноманітність та характеристика насінних рослин.....	110
<b>Лекція 15.</b> Безхребетні тварини: різноманітність типів і планів будови (I)	117
<b>Лекція 16.</b> Безхребетні тварини: різноманітність типів і планів будови (II).....	127
<b>Лекція 17.</b> Різноманітність та характеристика хребетних тварин (I).....	136
<b>Лекція 18.</b> Різноманітність та характеристика хребетних тварин (II).....	144
<b>Рекомендована література</b> .....	155

## Вступ

Антропогенний вплив на довкілля негативно прямо чи опосередковано впливає живі організми, призводячи до стрімкого скорочення біологічного розмаїття планети. Зникнення біологічних видів, своєю чергою, викликає порушення функціонування екосистем і виснаження біологічних ресурсів. У зв'язку з цим скорочення біологічного розмаїття – одна з глобальних екологічних проблем сучасності.

Вирішення зазначеної проблеми – складне та комплексне завдання. При плануванні заходів щодо збереження конкретного таксону чи екосистеми загалом, передусім, необхідно враховувати біологічні особливості живих організмів. Ця обставина визначає необхідність вивчення дисципліни «Біологія».

Вивчення лекційного блоку навчальної дисципліни «Біологія» здобувачами вищої освіти (ЗВО) спеціальності 101 – Екологія дозволяє отримати біологічні знання, які необхідні екологам у їхній професійній діяльності. Завдяки лекційному матеріалу ЗВО отримують теоретичну базу, яка буде затребувана в майбутньому при виявленні екологічних проблем, плануванні та організації природоохоронних заходів, проведенні моніторингу навколишнього середовища, проведенні робіт зі збереження рідкісних та зникаючих видів тварин, рослин та грибів на території України, виборі оптимальних методів біологічного очищення стічних вод, газоподібних викидів, переробки відходів виробництва тощо. Крім того, біологія є основою вивчення навчальної дисципліни «Загальна екологія».

Лекційний матеріал розділений на два модулі: «Загальна біологія» та «Біологічне різноманіття та характеристика основних груп живих організмів». Перший модуль ґрунтується на послідовному вивченні базових основ біології, які охоплюють загальні принципи організації живих організмів на різних рівнях та еволюційний розвиток органічного світу планети, зокрема антропогенез.

Другий модуль присвячений таксономічній різноманітності низки груп живих організмів, із якими зіштовхуються насамперед еколог у професійній сфері. Важливим аспектами цього модуля є розгляд таксономічного різноманіття на рівні флори та фауни України, а також антропогенних факторів, що становлять небезпеку біологічній різноманітності.

# **Лекція 1. Біологія як система наук про живу природу і фундамент сучасної екології (I)**

- 1.1 Вступ до курсу «Біологія».
- 1.2 Система біологічних наук.
- 1.3 Ознаки живої матерії.

## **1.1 Вступ до курсу «Біологія».**

Біологія – інтегральна, комплексна наука про живу природу, закони її існування та розвитку. Термін «біологія» був запропонований французьким натуралістом Жаном-Батістом Ламарком і незалежно від нього німецьким ботаніком Готфрідом Тревіранусом в 1802 р. Сучасна біологія є науковою базою для розвитку медицини, сільського господарства, промисловості тощо. Вивчення закономірностей взаємодії природи з технікою і технологією, які досліджує екологія, неможливе без знання основних закономірностей розвитку і функціонування живих організмів. Біологія є теоретичною основою охорони природи і раціонального природокористування.

Об'єктом вивчення біології є життя, як особлива форма існування матерії, в усіх його проявах і на всіх рівнях організації живого.

Предметом вивчення біології є всі прояви життя: будова і функції живих істот та їх природних угруповань, поширення, походження і розвиток, їхні взаємозв'язки між собою та з неживою природою.

Перед сучасною біологією сьогодні постають проблеми пошуку засобів боротьби з невиліковними хворобами, в тому числі генетичними (біологічні знання необхідні для розуміння суті хвороб, впливу молекулярно-генетичних, клітинних, екологічних факторів на здоров'я людини тощо), збільшення тривалості життя людини та її омолодження, інтенсифікації виробництва харчових речовин штучно або за допомогою досконалих технологій, визначення біологічного різноманіття планети. Так, останній Індекс живої планети засвідчує вражаюче зниження чисельності популяцій хребетних тварин у дикій природі – більш ніж на 60% впродовж лише 40 останніх років.

Вивчення окремих груп живих організмів може мати глобальну перспективу. Так, комахи розглядаються ФАО (Продовольча та сільськогосподарська організація ООН) як один із перспективних резерватів поживного протеїну, жирів (зокрема ненасичених омега-3), вітамінів, мінералів і біологічно активних речовин як можливе вирішення питання продовольчої безпеки в світі.

Паралельно з розвитком біології йшло становлення біоіндикації (оцінка стану середовища за допомогою живих об'єктів).

## **1.2 Система біологічних наук.**

1. Зоологія – вивчає тварин. Основна мета зоології – одержання й узагальнення нових знань про рівні організації та різноманітність тварин, стан їх ресурсів, опрацювання методів раціонального використання та охорони тварин і

їх угруповань. Накопичення знань про тварин почалося дуже давно. Так, Аристотель (384–322 рр. до н.е.) у своїх зоологічних трактатах встановлює і характеризує понад 400 видів тварин, поділивши їх на «тварин із кров'ю» та «тварин без крові».

На сучасному етапі розвитку зоологія є системою наук. В залежності від об'єктів дослідження розрізняють, наприклад, такі зоологічні науки:

а) *малакологія* – наука про молюсків;

б) *ентомологія* – наука про комах. У даний час ентомологія підрозділена на ряд самостійних дисциплін: *загальну ентомологію, сільськогосподарську ентомологію, лісову, медичну і ветеринарну ентомологію*;

в) *арахнологія* – наука про павуків;

г) *орнітологія* – наука про птахів.

Накопичення знань про тварин зумовило диференціацію зоології на низку окремих наук за предметом дослідження, наприклад:

а) *морфологія тварин* – вивчає їх внутрішню та зовнішню будову;

б) *фізіологія тварин* – вивчає функції окремих органів і організму в цілому;

в) *етологія* – вивчає загально біологічні основи та закономірності поведінки тварин.

Результати досліджень із зоології застосовуються на практиці у багатьох галузях господарства, а також в охороні здоров'я, комунальному господарстві. Наприклад, біологічний метод, який полягає у використанні для захисту рослин від шкідливих організмів їх природних ворогів (хижаків, паразитів, антагоністів), продуктів їх життєдіяльності (феромонів, ювеноїдів, біологічно активних речовин) з метою зменшення їх чисельності та шкідливості та створення сприятливих умов для діяльності корисних видів у агробіоценозах.

Зоологічні дослідження важливі для встановлення біологічного різноманіття планети. Так, зоологи щорічно описують тисячі нових видів тварин. Наприклад, жуків понад 2000 тисяч кожного року.

Одним з напрямків зоології є функціональна зоологія. Пізнання функціональних особливостей зооценозу в цілому, функцій окремих видів і споріднених тваринних угруповань становить основу функціональної зоології. Її практичне значення полягає в тому, що вона надає фактичний матеріал для розробки стратегії і тактики охорони природи, є інструментом в організації практичної роботи з визначення обсягів вилучення промислових тварин із природних середовищ з метою їх збереження та раціонального відтворення в екологічній реабілітації трансформованих систем, в управлінні експлуатацією природних ресурсів.

2. Ботаніка – являє собою комплексну біологічну науку про рослини. Метою ботаніки є виявлення флористичного різноманіття і розкриття основних закономірностей будови й розвитку рослин і рослинних угруповань, взаємодії з екологічними факторами і географічного поширення. Ботаніка – одна з найстаріших біологічних наук. Ботаніка як наука сформувалась близько 2300 років тому. Так, учень Аристотеля Теофраст (371–286 рр. до н.е.) характеризує понад 500 видів рослин, їх поширення, розмноження та властивості. Ботаніка –

багатогалузева наука, яка вивчає як окремі рослини, так і сукупності їх – рослинні угруповання. Нині велику увагу звертають на широке використання ботаніки при підвищенні родючості ґрунту, виробництві харчових і кормових продуктів, розробці нових заходів агротехніки.

3. Мікробіологія – вивчає особливості будови та життєдіяльності мікроорганізмів. Першим побачив мікроорганізми голландський природознавець, засновник наукової мікроскопії Антоні ван Левенгук (1676 р.). Основоположником наукової мікробіології є французький вчений Луї Пастер (1860–1895 – період активних досліджень). Пастер розкрив роль мікробів у процесах бродіння, гниття, виникненні хвороб людини та тварин. Він вважається засновником *технічної, медичної, ветеринарної мікробіології, бактеріології*.

4. Мікологія – наука про гриби. Назву мікологія для найменування науки про гриби уперше використав у 1795 р. французький натураліст Жан-Жак Поле. Гриби – ймовірно одна з найбільших та найрізноманітніших груп живих організмів. Згідно з сучасними прогнозами існує понад 1 500 000 видів грибів, проте лише 5 % з них описані вченими. Тільки в середині ХХ століття утвердилось уявлення про гриби як про окреме царство живої природи.

5. Вірусологія – наука про віруси. Роком відкриття вірусів вважається 1892 р., коли була опублікована робота Д. Й. Івановського «Про дві хвороби тютюну». Мартін Бейерінк у 1898 р. показав небактерійну природу збудника хвороби тютюнової мозаїки і запропонував назву вірус. Фрідріх Леффлер у 1898 р. відкрив вірус ящуру, показав, що віруси мають корпускулярну природу.

Сучасна вірусологія дозволяє використовувати віруси в різних галузях:

1. Ідентифікація бактерій за допомогою бактеріофагів. У окремих груп бактерій, наприклад у видів роду *Salmonella*, штами прийнято розрізняти на основі спектру фагів, до яких вони чутливі. Ідентифікація бактерійних ізолятів надає важливу епідеміологічну інформацію підчас спалахів захворювань, що викликаються цими бактеріями.

2. Віруси як джерела ферментів. Низка ферментів, які використовують в молекулярній біології, одержані від вірусів. Прикладами є зворотна транскриптаза ретровірусів та РНК-полімераза фагів.

3. Віруси як пестициди. Віруси допомагають контролювати чисельність організмів, що завдають шкоду господарству. Так, чисельність деяких комах-шкідників контролюють за допомогою бакуловірусів, а вірус міксоми (збудник міксоматозу) використовується для контролю чисельності кроликів.

4. Віруси як антибактерійні агенти. В середині ХХ ст. бактеріофаги використовували для лікування деяких бактерійних захворювань людини. Інтерес до них впав після відкриття антибіотиків, проте знову відродився з появою стійких до антибіотиків штамів бактерій.

5. Віруси як вектори для генної інженерії. Деякі бакуловіруси і аденовіруси використовують як вектори для вбудовування генів в культивовані клітини тварин. Ця технологія дозволяє включати до тваринних клітин гени, які кодують корисні білки, наприклад компоненти вірусних вакцин.

6. Віруси як вектори в терапії генетичних захворювань. Діти з важким комбінованим імунодефіцитом успішно лікуються з використання ретровірусу. Він використовується для вбудовування в стовбурові клітини немутантних копій генів, втрата яких стала причиною захворювання.

6. Систематика – фундаментальна біологічна наука. Найголовніша мета її – з'ясування законів утворення та структури природної системи організмів. Наукові основи систематики дав шведський вчений Карл Лінней у його основній праці «Systema Naturae» (1758 р.). Він застосував дуже вдалу систему подвійних латинських назв живих організмів – бінарну номенклатуру, яка дозволила впорядкувати опис нових видів, а також описав понад 7500 видів рослин і близько 4200 видів тварин. Систематика – основа для науково-дослідної роботи у будь-якій області біології. Екологія особливо тісно пов'язана з систематикою. Еколог отримує від систематики зведення про поведінку, спосіб життя, природні умови, в яких мешкає даний вид, уявлення про його мінливість у різних частинах ареалу, про сам ареал і таке інше.

Природна система має як наукове, так і прикладне значення. Наукова цінність природної системи полягає в тому, що при її побудові необхідними є синтез та узагальнення знання з усіх галузей біології – біохімії, біофізики, генетики, молекулярної біології, цитології, екології. Таким чином, у природній системі в концентрованому вигляді представлені здобутки сучасної біології у цілому. Прикладне значення природної системи полягає в її прогностичності. Знання ступеню спорідненості об'єктів дозволяє за методом аналогій прогнозувати властивості інших об'єктів. Ця риса природної системи у надзвичайному ступені виявилась корисною для сучасної біотехнології, особливо тоді, коли проводиться пошук нових біотехнологічних об'єктів.

7. Цитологія – вивчає будову та функціонування клітини. Термін «клітина» був запропонований англійським дослідником Робертом Гуком в 1665 р. Цитологія як наука існує після робіт Теодора Швана, що у 1839 р., спираючись на висновки Матіаса Шлейдена (1838 р.), сформулював клітинну теорію, в якій були встановлені загальні закономірності морфології, фізіології і життєдіяльності клітини. У ХХ столітті розвиток цитології інтенсивно продовжувався. Цьому сприяла поява нових методів досліджень – спочатку електронної мікроскопії, а потім центрифугування і методів молекулярної біології.

8. Генетика – вивчає закономірності успадкування та мінливості. Основним об'єктом генетики є гени – їхня структурно-функціональна організація, закономірності їхнього збереження, зміни та передачі нащадкам, а також принципи реалізації записаної в генах спадкової програми та взаємодій між генами.

Датою її народження вважають 1900 рік, коли Карл Корренс, Еріх фон Чермак і Гуго де Фріз заново встановили менделівські принципи спадкування (сформульовані Грегором Менделем у 1865 р.).

У 1953 р. Джеймс Уотсон і Френсіс Крік розробили модель структури ДНК і сформулювали принцип комплементарності. Створення моделі подвійної



спіралі ДНК і відкриття принципу комплементарності стали найважливішою подією сучасної біології, розкривши фундаментальні принципи функціонування живих систем, що визначило подальші напрямки досліджень в сучасній біології.

Сучасна генетика – це комплексна наука, що представлена рядом окремих дисциплін: загальна генетика, генетика мікроорганізмів, рослин, тварин і людину, молекулярна генетика, цитогенетика та ін.

Сучасна генетика є основою для вирішення ряду найважливіших практичних завдань. До них відносяться: 1) вибір найбільш ефективних типів гібридизації і способів відбору; 2) керування розвитком спадкоємних ознак з метою одержання найбільш значимих для людини результатів; 3) штучне одержання спадково змінених форм живих організмів; 4) розробка заходів щодо захисту живої природи від шкідливих мутагенних впливів різних факторів зовнішнього середовища і методів боротьби зі спадкоємними хворобами людини, шкідниками сільськогосподарських рослин і тварин; 5) розробка методів генетичної інженерії з метою одержання високоефективних продуцентів біологічно активних з'єднань, а також для створення принципово нових технологій у селекції мікроорганізмів, рослин і тварин.

Найсучасніший напрямок генетики – *генна інженерія*. Одним із перших промислових застосувань генетичної інженерії було отримання у клітинах *Escherichia coli* гормону росту людини – соматотропіну. В організмі він секретується передньою часткою гіпофіза, а його дефіцит є причиною гіпофізарної карликовості. Цей гормон складається з 121 амінокислотного залишку. Датою народження генної інженерії можна вважати 1972 р., коли П. Берг і співробітники отримали першу рекомбінантну ДНК, яка складалася з ДНК вірусу SV40 і бактеріофага. Завдяки методам генної інженерії структура і функції будь-якого гена і продуктів його експресії (РНК і білки) стали практично доступні для дослідження.

Генна інженерія включає декілька основних етапів: а) отримання генетичного матеріалу з потрібними генами; б) включення цих генів в автономну генетичну систему (вектор), здібну до реплікації і вбудовування в чужий геном; в) введення цієї системи в реципієнтну клітину, де нові гени входять до складу ДНК. На вказаних етапах використовується багато молекулярно-генетичних підходів і методів.

9. Молекулярна біологія – вивчає молекулярні закони життєдіяльності. Початком молекулярної біології як окремої науки можна вважати формулювання у 1957 р. Френсісом Кріком центральної догми молекулярної біології, згідно з якою інформація передається в напрямку ДНК→РНК→Білки (ДНК є зберігачем інформації про структуру білка, посередником між ними виступає РНК). Виникнувши як біохімія нуклеїнових кислот, молекулярна біологія пережила період бурхливого розвитку власних методів дослідження, якими тепер відрізняється від біохімії.

Розвиток молекулярної біології привів до появи нової галузі – *біоінформатики*. Основні області досліджень у біоінформатиці:

1) дослідження еволюції живої природи за допомогою методів інформатики та математики; 2) комп'ютерне та математичне моделювання інформаційних процесів в біологічних системах; 3) комп'ютерна генетика: розшифровка та моделювання структурної організації генів та геномів, а також кодуємих генами білків; аналіз мутацій та ін.; 4) комп'ютерна нейробиологія: моделювання природних нейронних систем, розробка нейромереж та ін.; 5) дослідження екологічних систем за допомогою інформаційних технологій; 6) комп'ютерне моделювання біологічної дії ксенобіотиків; 7) комп'ютерне моделювання процесів отримання, накопичення, обробки та систематизації біологічних та медичних даних; 8) комп'ютерне розпізнавання та синтез зображень біологічних об'єктів; 9) створення нових інформаційних технологій на основі результатів досліджень живої природи; 10) організація та використання автоматизованих банків даних з біології та медицини, в тому числі банків міждисциплінарних даних; 11) розробка інтелектуальних систем аналізу та прогнозування властивостей біологічних об'єктів на основі спеціалізованих баз та банків даних; 12) створення систем інформаційного забезпечення та підтримки біологічних та медичних досліджень.

Завдяки біоінформатики у 1982 р. організовані банки нуклеотидних послідовностей: Gen Bank в США і EMBL (European Molecular Biology Laboratory) в Європі, в яких концентрувалася інформація про розшифровані нуклеотидні послідовності ДНК різних організмів.

Прогрес в області визначення нуклеотидних послідовностей ДНК різних організмів, досягнутий в кінці ХХ ст. привів до виникнення *геноміки* – галузі молекулярної біології, яка вивчає набори всіх генів даного організму як єдине ціле (1996 – встановлено послідовність першого еукаріотичного геному – дріжджів, 2001 – встановлено послідовність геному людини). Одночасно з'явилася *протеоміка* – галузь молекулярної біології, яка досліджує повні набори білків, що функціонують на різних етапах розвитку організму. Протеом – набір білків даної клітини в даній фазі її розвитку, у даний момент часу.

Першим завданням протеоміки є ідентифікація білків, друге – визначення загальної картини взаємодій між білками у складі протеому. Також протеоміка спрямована на визначення просторової структури та, відповідно, функціонального значення кожного білка. Результати протеомних досліджень в галузі медицини дозволяють здійснювати діагностику захворювань на основі виявлення специфічних для кожного конкретного виду патології білків.

Встановлено, що мінливість протеому пов'язана не тільки з диференціальною активністю генів в даний момент часу, а також залежить від процесів, що відбуваються під час реалізації генетичної інформації. Частина первинних РНК зазнає альтернативного сплайсингу. У результаті з одного гену утворюються декілька мРНК, які визначають синтез поліпептидів з різною первинною структурою. Таким чином, догма молекулярної біології – «один ген – один фермент» перетворюється на нову формулу: «один ген – один або декілька білків».

Важливим досягненням молекулярної біології стало пояснення механізму мутацій на молекулярному рівні. У результаті серії досліджень були встановлені основні типи мутацій: дуплікації, інверсії, делеції, транслокації та транспозиції. Це дало можливість розглядати еволюційні зміни з точки зору генних процесів, дозволило розробити теорію молекулярних годин, яка застосовується в філогенії.

10. Еволюційна біологія – галузь біології, що вивчає процеси зміни таксонів, флор і фаун, а також механізми їх еволюції. Чарльз Дарвін створив еволюційну теорію, основні положення якої не втратили свого значення і зараз. У 1859 році він випустив книгу «Походження видів шляхом природного добору», в якій було показано, як розвивалися усі види живого, згідно з висуненим ним положенням про «виживання найбільш пристосованих».

Практичне значення еволюційної біології полягає в тому, що вона, поряд з класичною генетикою, утворює теоретичний фундамент сучасної селекції. У зв'язку з виключно високими темпами розвитку біотехнології еволюційна біологія утворює її теоретичний фундамент, оскільки дозволяє передбачити можливі наслідки антропогенного втручання. Еволюційна біологія безпосередньо використовується при вирішенні проблем, пов'язаних із необхідністю збереження біологічної різноманітності на всіх його рівнях: популяційному, видовому і екосистемному. Таким чином, еволюційна біологія безпосередньо використовується при розробці природоохоронних заходів.

Міждисциплінарні галузі в біології:

1. Біохімія – науку, яка перебуває на стику біології і хімії, вивчає хімічний склад організмів, властивості і хімічні перетворення речовин у тканинах і час їх життєдіяльності. Біохімія разом із молекулярною біологією є однією з найбільш розвинених природничих наук сучасності. Історію біохімії прийнято відраховувати з кінця XVIII ст., коли вперше з організму виділили в чистому вигляді сечовину, лимонну, яблучну кислоти тощо. На наступних етапах розвитку науки продовжувалася подальша диференціація біохімії: в ній виділилась статична біохімія, яка вивчає хімічний склад організмів, динамічна біохімія, що досліджує метаболічні процеси, і функціональна біохімія, яка вивчає зв'язок хімічних процесів з фізіологічними функціями.

Розділ біохімії, що вивчає взаємодії, які відбуваються за участю речовин, наявних в організмах або виділених ними назовні у незначних кількостях, в більшості належать до вторинних метаболітів – екологічна біохімія.

Практична цінність екологічної біохімії пов'язана насамперед з вирішенням проблем охорони природи і оптимізації природокористування: 1) вплив і тонке керування екологічними об'єктами і процесами шляхом використання регуляторних речовин, властивих популяціям і екосистемам; 2) зменшення хімічного забруднення біосфери за рахунок збільшення здатності природних та антропогенних екосистем до самоочищення (наприклад, створення рекомбінантних штамів мікроорганізмів з підвищеною здатністю розкладати полютанти); розробки і широкого використання речовин і матеріалів з підвищеною здатністю до деградації в навколишньому природному середовищі; зменшення використання пестицидів у сільському господарстві завдяки

впровадженню альтернативних і екологічно безпечних (біохімічних) засобів контролю популяцій шкідників.

2. Біотехнологія – промислове використання біологічних процесів і агентів для одержання високоефективних форм мікроорганізмів, культур клітин і тканин рослин та тварин із заданими властивостями. Сформувалась в 70-х рр. ХХ ст. на базі молекулярної біології, генетичної інженерії, широкого використання методів мікробіології, біохімії, та інших наук. Термін «біотехнологія» вперше використав Карл Ерекі в 1919 році для позначення робіт, в яких продукти одержували за допомогою живих організмів.

Основними цілями біотехнології можна вважати:

- можливість точної діагностики, профілактики та лікування інфекційних і генетичних захворювань;
- створення мікроорганізмів, що продукують різні хімічні сполуки, антибіотики, полімери, амінокислоти, ферменти;
- створення порід сільськогосподарських та інших тварин, спадкові властивості яких поліпшено;
- значне збільшення врожайності сільськогосподарських культур шляхом створення рослин стійких до шкідників, грибкових та вірусних інфекцій і шкідливого впливу навколишнього середовища;

Основні завдання біотехнологій в екології:

- широке запровадження методів біодеградації твердих і рідких комунальних та промислових відходів;
- використання засобів біоочищення побутових і промислових стічних вод на базі іммобілізованих фільтрувальних систем, біофільтрів;
- виробництво альтернативних видів біопалива (біогазу, біоетанолу);
- створення й застосування технологій збагачення та біопереробки мінеральної сировини;
- упровадження альтернативних технологій у діяльність агропромислового комплексу.

Важливий розділ біотехнології становить *клітинна інженерія* – базується на використанні ізольованої культури клітин або тканин еукаріотичних організмів та тотіпотентності рослинних клітин.

3. Антропологія – наука про людину як біологічний вид (її походження та біологічну мінливість у часі та прасторі), і біосоціальний феномен, оскільки прояви її біологічної природи багато в чому опосередковані соціальним середовищем. Антропологію в деякій мірі можна розглядати як науку, яка перебуває на стику біології та дисциплін гуманітарного циклу.

4. Екологія – наука, яка вивчає взаємозв'язок організмів між собою та навколишнім середовищем. Як самостійна наука вона сформувалася наприкінці ХІХ ст.

5. Біогеографія – є наукою, стиковою між біологією і географією. Вивчає причини структурно-функціональних та історичних особливостей живого покриву нашої планети, закономірності географічного розподілу організмів та їх

угруповань. Біогеографія виникла внаслідок об'єднання географії рослин – фітогеографії і географії тварин – зоогеографії.

Області використання даних біогеографії: моніторинг за станом географічного середовища; складання прогнозів для розвитку туризму; біоіндикація поверхні Землі на наявність важких металів і радіонуклідів; біорекультивация земель – розведення мохів, лишайників, видів бактерій; раціональне використання рослинних і тваринних ресурсів. На сучасному етапі біогеографія та екологія об'єднують зусилля географів, біологів і екологів у виконанні міжнародної програми ЮНЕСКО «Людина і біосфера» (МАВ).

Основні цілі МАВ: 1) зведення до мінімуму втрати біорізноманіття; 2) підвищення рівня життя; 3) поліпшення соціальних, економічних і культурних умов, необхідних для екологічної рівноваги.

### **1.3. Ознаки живої матерії.**

Структурну основу всіх живих організмів складають сполуки, що містять атоми шести елементів: С, Н, О, Р, N, S. Інші хімічні елементи – макро- і мікроелементи, в живих організмах забезпечують гомеостаз (Fe, Cu, Co), тканинне дихання та внутрішньотканинний обмін, входять до складу гормонів (I, Zn) та ферментів (Mg, Mn, Co, Cr, Ni). Для живих організмів характерні певні ознаки, які відрізняють їх від неживої природи:

1. Живлення – їжа є джерелом енергії і речовин, які необхідні для росту і розвитку живих організмів. Організми можуть споживати неорганічну речовину, синтезуючи органічну (автотрофи) або споживати готову органічну речовину (гетеротрофи).

2. Дихання – для всіх процесів життєдіяльності потрібна енергія. Енергія вивільняється при розкладенні деяких високоенергетичних сполук (вуглеводи, ліпіди). Енергія в клітині запасується в молекулах АТФ.

3. Подразливість – здатність організмів вибірково реагувати на зміни внутрішнього і зовнішнього середовища і відповідати на них збудливістю. Одним з проявів подразливості є рух.

4. Рухливість – рух необхідний для пошуку їжі, сприятливих умов життя, уникнення несприятливих умов, пошуку статевого партнера (у тварин) або розповсюдження (у рослин). Всередині організму також постійно відбувається рух (рух соків у рослин, лімфи, крові, внутрішньоклітинні рухи, биття серця).

5. Виділення – організми постійно виділяють в навколишнє середовище продукти обміну речовин.

6. Розмноження – властивість організмів утворювати потомство, що супроводжується збільшенням кількості особин даного виду. Самовідтворення клітин та клітинних органел відбувається внаслідок їх поділу, а організмів – внаслідок статевого і нестатевого розмноження.

7. Ріст та розвиток – живі істоти ростуть за рахунок поживних речовин, які вони отримують в процесі живлення. Розвиток живих організмів включає: філогенез (історичний розвиток) та онтогенез (індивідуальний розвиток).

8. Саморегуляція – важливою умовою існування живих організмів є підтримання показників гомеостазу при постійній зміні умов оточуючого середовища, а також постійного вмісту в рідинах і тканинах сполук, які виконують структурні та метаболічні функції.

9. Спадковість і мінливість – молекула ДНК (РНК) як носій спадкової інформації здатна зберігати і передавати її наступним поколінням завдяки матричному принципу реплікації (самоподвоєння), забезпечуючи безперервність життєвих процесів. При передачі спадкової інформації іноді під дією зовнішніх або внутрішніх чинників виникають різні відхилення, що приводять до зміни ознак і властивостей у нащадків. Якщо ці зміни сприяють підвищенню життєздатності, вони можуть закріпитися відбором.

### **Контрольні питання**

1. Дайте визначення науки «Біологія».
2. Коли з'явилася наука «Біологія»?
3. Перерахуйте наукові дисципліни, що входять до складу біології.
4. Які завдання вирішує біотехнологія?
5. Перерахуйте основні завдання біотехнології в екології.
6. Що вивчає молекулярна біологія?
7. Які напрями досліджень є основою біогеографії?
8. Назвіть основні ознаки живої матерії.
9. Охарактеризуйте поняття «саморегуляція».
10. Які елементи є основою організації живих організмів?

## **Лекція 2. Біологія як система наук про живу природу і фундамент сучасної екології (II)**

2.1 Рівні організації живої матерії.

2.2 Форми життя.

2.3 Основні напрямки розвитку і досягнення біології в XX–XXI ст.

### **2.1 Рівні організації живої матерії.**

1. Молекулярно-генетичний рівень. Реалізується на рівні молекул, які є основою структури живих організмів та забезпечують функціонування їх як саморегульованих систем. На ньому протікають хімічні реакції перетворення речовин та енергії, накопичується і зберігається енергія, зберігається спадкова інформація, закодована в молекулах нуклеїнових кислот.

2. Клітинний рівень. Елементарною структурно-функціональною одиницею розвитку всіх живих організмів є клітина. В клітині здійснюється реалізація спадкової інформації, обмін речовин і енергії та ін. Клітина може існувати як окремий організм – клітинний рівень у одноклітинних організмів співпадає з рівнем організму (бактерії, найпростіші) або у складі тканин багатоклітинних організмів (тварини, рослини, гриби).

3. Організмівий рівень. Організм, як цілісна система взаємодіє з навколишнім середовищем, обмінюючись з ним речовинами та енергією. На цьому рівні реалізуються такі властивості організму, як ріст, розмноження, спадковість, мінливість, подразливість. У процесі онтогенезу відбувається відтворення спадкової інформації та її реалізація і формування специфічних ознак, характерних для особин певного виду.

4. Популяційно-видовий рівень. Елементарна одиниця еволюції – популяція. В цій системі здійснюються елементарні еволюційні зміни, такі як природний відбір, мутаційний процес, що можуть зумовити появу нових видів. Ці зміни ініціюються дією чинників фізичної, хімічної і біологічної природи. Найважливіший еволюційно-генетичний показник популяції – її генофонд, який визначає еволюційні перспективи та екологічну пластичність популяцій.

5. Екосистемний рівень. Елементарна структура цього рівня – екосистема.

6. Біосферний рівень. Характеризується біологічним кругообігом речовин та єдиним потоком енергії, які забезпечують функціонування біосфери, як єдиної цілісної системи.

### **2.2 Форми життя.**

У всьому розмаїтті органічного світу можна виділити дві форми:

1. Неклітинна форма. До неклітинних належать віруси. Вірусні часточки містять одну чи декілька молекул одного з видів нуклеїнових кислот (ДНК або РНК), які оточені білковою оболонкою – капсидом. Походження вірусів не з'ясоване. Одні вважають їх первинно примітивними організмами, які є основою життя. Інші схиляються до думки, що віруси походять від організмів, які мали більш високий ступінь організації, але дуже спростилися у зв'язку з

паразитичним способом життя. Третя гіпотеза – віруси є генетичними елементами клітин, які відокремилися і набули здатності до автономного існування.

Віруси відрізняє:

- а) відсутність клітинної організації;
- б) наявність лише одного типу нуклеїнової кислоти (ДНК або РНК);
- в) відсутність самостійного обміну речовин (обмін речовин у вірусів опосередкований через метаболізм інфікованих ним клітин і організмів);
- г) наявність унікального способу розмноження – нуклеїнова кислота і білки синтезуються у різних місцях клітини і в різний час, лише після цього відбувається збірка зрілих вірусних частинок – віріонів);
- д) здатність паразитувати на генетичному рівні.

2. Клітинна форма. Основну масу живих істот складають організми, які мають клітинну будову. У процесі еволюції органічного світу клітина набула властивостей елементарної системи, в якій можливий прояв усіх закономірностей, що характеризують життя.

Клітинні організми поділяють на дві категорії:

1. Доядерні, або прокаріоти (бактерії і археї) – в них відсутнє відмежоване від цитоплазми ядро та інші внутрішньоклітинні мембранні структури, характерні для еукаріотичних клітин, крім рибосом. Прокаріоти були першими клітинними формами життя на Землі, які з'явилися на планеті приблизно 3,5 млрд. років тому. Згідно з сучасними даними науки, прокаріоти були єдиними мешканцями нашої планети протягом 2/3 часу еволюції біосфери. Археї схожі з бактеріями за розмірами клітин і відсутністю ядра, однак склад і будова клітинних стінок, структура генетичного апарату зближують їх з еукаріотами. Для архей характерна здатність існувати в широкому діапазоні умов зовнішнього середовища. Життєдіяльні археї виявлені в джерелах з киплячою водою, солоних озерах, кислих вугільних відвалах і в інших екстремальних системах. Ряд архей здатний розмножуватися при температурі 0°C, якщо водний розчинне замерзає.

2. Ядерні, або еукаріоти – мають ядро (найпростіші, гриби, рослини, тварини). Перші еукаріоти з'явилися близько 1,5–2 млрд років тому. Серед еукаріотів виділяють одноклітинні, колоніальні і багатоклітинні організми. У багатоклітинних організмів клітини спеціалізовані і утворюють тканини.

### **2.3 Основні напрямки розвитку і досягнення біології в ХХ–ХХІ ст.**

Сучасний етап розвитку біології характеризується поглибленням інтеграції біологічних наук із суміжними науками, проникненням в усі її розділи молекулярно-генетичного рівня досліджень.

#### **1. РНК-інтерференція та її застосування.**

РНК-інтерференція була детально описана у 1998 році Ендрю Фаєром і Крейгом Мело, які у 2006 році отримали Нобелівську премію в галузі фізіології або медицини.

РНК-інтерференція – захисна система клітини, спрямована на боротьбу з дволанцюговими молекулами РНК вірусів, які проникли під час вірусного



зараження (наприклад, дволанцюгові РНК мають ротавірус діареї людини, вірус бобової гнилі). Вона також забезпечує особливу стратегію регулювання експресії генів.

Механізм РНК-інтерференції:

1. Дволанцюгова РНК (dsRNA) зв'язується з комплексом білків, до складу якого входить фермент, що отримав назву Dicer. Він розрізає dsRNA на короткі дволанцюгові фрагменти siRNA (small interfering RNA) порядку 21–25 нуклеотидів.

2. siRNA включаються в RISC-комплекс (RNA-induced silencing complex), до складу якого входить білок, який був названий Argonaute. У процесі утворення активованого RISC siRNA розплітаються, після чого в складі комплексу залишається тільки один ланцюг siRNA, а другий знищується.

3. Фрагмент РНК у складі RISC-комплексу розпізнає комплементарні послідовності нуклеотидів на мРНК і зв'язується з ними. Після цього білок Argonaute розрізає мРНК якраз посередині ділянки комплементарності, а дві утворені частини мРНК знищуються. Таким чином, мРНК, що несе інформацію від відповідного гена, руйнується і білок не синтезується.

Механізми РНК-інтерференції також запускають короткі дволанцюгові РНК – мікро-РНК, які синтезуються всередині клітин. Регуляція експресії генів за участю мікро-РНК відіграє важливу роль у реалізації програм індивідуального розвитку організму, а також у здійсненні контролю за основними функціями клітин.

РНК-інтерференція сьогодні застосовується для лікування рідкісних генетичних захворювань. У 2018 і 2019 роках дозволені до використання перші два препарати – патісіран і гівосіран, дія яких побудована на механізмі РНК-інтерференції. Завдяки введенню коротких штучно створених дволанцюгових РНК вдалося вимкнути гени, які викликають генетичне захворювання, шляхом знищення відповідних матричних РНК.

2. *CRISPR/Cas9 – технологія редагування ДНК та її застосування.*

CRISPR (Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeats) – частина ДНК бактерій і архей, яка спрямована на захист від вірусної ДНК. З неї синтезуються короткі РНК (РНК-гід – Guide RNA). CRISPR також кодує синтез CRISPR-асоційованих білків (Cas) – ферментів, що беруть участь у розщепленні чужорідних вірусних ДНК. Одним з таких білків є Cas9.

Перша робота з результатами досліджень CRISPR була надрукована ще в 1987 році. Однак, значний крок був зроблений коли один із варіантів цієї системи (Cas9) адаптували до клітин вищих організмів. У 2015 р. журналом Science CRISPR/Cas9 було визнано як найвизначніше наукове досягнення року. Технологія редагування ДНК CRISPR/Cas9 ознаменувала справжню революцію в генній інженерії, оскільки вона дозволяє високо точно усередині живої клітини редагувати та вирізати ділянки генів і навіть цілі гени, що несуть злякисні мутації або ознаки генетичних хвороб, а також замінювати їх на нормальні або корисні для організму. Спеціально запрограмовану CRISPR можна доставити в живу клітину з використанням вірусних векторів.

Механізм CRISPR/Cas9:

1. РНК-гід завдяки комплементарності зв'язується з ДНК;

2. білок Cas9 (або інші Cas-білок) створює дволанцюговий розрив ДНК в строго визначеному місці, тільки в певній точці, що програмується Guide RNA. Замість вирізаної ділянки можна вставити нуклеотиди, які потрібні людині, наприклад таким чином видаливши пошкоджену ділянку мутованого гена.

За допомогою CRISPR/Cas9 вже отримані модифіковані рослини: рис, соя, пшениця, кукурудза, томати, апельсини. Найбільші досягнення у дослідженнях та використанні CRISPR/Cas-технології спостерігається в рису, у якого модифіковано найбільшу кількість генів – 78 та отримано понад 20 генноредагованих сортів.

Ведуться роботи з редагування геномів за допомогою CRISPR/Cas у великої рогатої худоби, свиней та інших тварин, що мають важливе господарське значення. Можливо в майбутньому методи CRISPR/Cas9 можуть знайти застосування в медицині для лікування різних захворювань, наприклад, захворювань крові.

Варіанти Cas9, які не розщеплюють ДНК, можуть бути використані для доставки білків-активаторів або репресорів транскрипції до специфічних послідовностей ДНК з метою регулювання транскрипційної активації та репресії.

3. *Біологічна ідентифікація видів за допомогою ДНК-штрихкодів.*

DNA barcoding (ДНК-штрихкодування) – дозволяє ідентифікувати види на основі їх генетичного матеріалу. ДНК-штрихкодування представляє собою найсучасніший інструмент для оцінки біорізноманіття. В основі концепції ДНК штрихкодування лежить уявлення про те, що кожен біологічний вид може бути ідентифікований за ДНК. ДНК-баркодинг базується на аналізі короткої ділянки ДНК, так званого ДНК-баркода (ДНК-штрихкод). Наприклад, в якості еталонного маркера для аналізу видової приналежності тварин використовується фрагмент мітохондріального гена довжиною близько 658 пар нуклеотидів у гені мітохондріальної цитохромоксидази. Після отримання розшифрованої ділянки геному проводиться комп'ютерне порівняння цієї послідовності з ДНК-штрихкодами, які зберігаються в Глобальній базі даних ДНК-штрихкодів живих організмів (BOLD).

4. *Молекулярна філогенетика.*

Молекулярна філогенетика – область біологічної систематики, в рамках якої на підставі вивчення структури полімерних макромолекул – ДНК, РНК і білків організми класифікують ґрунтуючись на порядку, у якому вони відгалужувались від еволюційного дерева, незважаючи на їхню морфологічну подібність. Молекулярна філогенетика суттєво вплинула на наукову класифікацію живих організмів. Результатом молекулярно-філогенетичного аналізу є побудова філогенетичного дерева живих організмів.

### Контрольні питання

1. Охарактеризуйте молекулярно-генетичний рівень організації живої матерії.
2. Охарактеризуйте клітинний рівень організації живої матерії.
3. Перерахуйте форми життя.
4. Назвіть орієнтовний час появи перших еукаріотів.
5. Дайте коротку характеристику неклітинної форми життя.
6. Що таке РНК-інтерференція?
7. Коли були отримані перші лікарські препарати на основі інтерференції РНК?
8. Охарактеризуйте механізм CRISPR/Cas9-технології.
9. Що таке біологічна ідентифікація видів за допомогою ДНК-штрихкодів?
10. З якою метою використовується молекулярна філогенетика?

### Лекція 3. Молекулярний рівень організації життя (I)

3.1 Вуглеводи: моносахариди, складні вуглеводи. Біологічне значення вуглеводів.

3.2 Структура та функції ліпідів.

#### **3.1 Вуглеводи: моносахариди, складні вуглеводи. Біологічне значення вуглеводів.**

Вуглеводи – біоорганічні сполуки, що за своєю хімічною будовою є альдегідо- та кетопохідними багатоатомних спиртів, або поліоксіальдегідами та поліоксикетонами.

Вуглеводи, що відповідають зазначеним хімічним структурам і не підлягають гідролізу (тобто розщепленню водою на більш прості сполуки), є простими вуглеводами, або моносахаридами. Вуглеводи, що гідролізуються до моносахаридів, мають назву складних вуглеводів – олігосахаридів та полісахаридів.

Вуглеводи утворюються в природі з діоксиду вуглецю та води за рахунок фотосинтезу, що протікає в рослинах та деяких мікроорганізмах, і складають основну масу органічного вуглецю біосфери; їх вміст у тканинах рослин становить близько 80 % маси. У свою чергу, рослинні вуглеводи є одним із основних джерел вуглецю для тваринних організмів.

У тваринних організмах вміст вуглеводів відносно невисокий, становлячи в середньому 1–2 % сухої маси, в основному у вигляді резервного полісахариду глікогену. Втім, вуглеводи відіграють життєво важливі енергетичні (моносахариди глюкоза, фруктоза, гомополісахарид глікоген) та структурні (гетерополісахариди) функції.

*Моносахариди та їх похідні.*

Залежно від числа атомів вуглецю в ланцюгу моносахаридів розрізняють біози, тріози, тетрози  $C_4H_8O_4$ , пентози  $C_5H_{10}O_5$ , гексози  $C_6H_{12}O_6$ , гептози  $C_7H_{14}O_7$  і т. д. Найпростішим представником моносахаридів є гліцериновий альдегід. Найбільш поширеними в тваринних організмах моносахаридами є гексози та пентози, які знаходяться в клітинах як учасники обміну речовин – метаболіти та виконують певні структурні функції, входячи до складу інших біомолекул. Моносахариди можуть існувати у двох формах: лінійній (ациклічній) з відкритим вуглецевим ланцюгом і циклічній (кільцевій).

*Гексози.*

Гексози поділяються на:

1) альдогексози, до яких належать D-глюкоза і її епімери D-галактоза, D-маноза, D-фруктоза тощо;

2) кетогексози, представником яких є D-фруктоза.

D-Глюкоза (виноградний цукор, декстроза) – моносахарид, широко поширений у природі: у вільному стані глюкоза у великій кількості знаходиться в плодах, насінні, листях і квітах рослин, особливо її багато (17–20%) у плодах

винограду. Глюкоза є структурним компонентом дисахаридів сахарози, лактози та гомополісахаридів крохмалю, клітковини та глікогену.

Глюкоза є основним субстратом дихання головного мозку тварин. Мозку людини необхідно близько 100 г глюкози на добу. Приблизно 90 % утилізованої в ньому глюкози окислюється до  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$  за участю циклу трикарбонних кислот. За 1 хвилину в мозковій тканині вагою в 1,5 кг (середня маса мозку людини – 1350 г) окислюється 75 мг глюкози, тобто 100 г тканини мозку споживають в середньому 5 мг глюкози в 1 хвилину. Концентрація глюкози в клітинах мозку складає близько 50 мг на 100 г тканини. Отже, кількість глюкози, наявна в головному мозку, достатня лише на 10 хвилин життя людини.

D-Галактоза (молочний цукор) – входить до складу дисахариду лактози, що міститься в молоці, а також у гетерополісахаридах (глікозамінгліканах, або мукополісахаридах) тваринних тканин.

D-Маноза – є структурним компонентом полісахариду манану, що є компонентом рослинних та бактеріальних глікопротеїнів; у вільному стані міститься в шкурці цитрусових. У тваринному організмі входить до складу олігосахаридної частини гліколіпідів та глікопротеїнів мембран та біологічних рідин.

#### *Пентози.*

Біологічно важливими представниками пентоз є:

- 1) альдопентози: D-рибоза, 2-дезоксид-D-рибоза, L-арабіноза, D-ксилоза;
- 2) кетопентози: D-рибулоза і D-ксилулоза.

D-Рибоза – альдопентоза, що в  $\beta$ -фуранозній формі входить до складу нуклеотидів рибонуклеїнових кислот та вільних рибонуклеотидів, ряду коферментів (НАД, НАДФ, ФАД, ФМН), глікозидів і антибіотиків.

2-Дезокси-D-рибоза (дезоксирибоза) – пентоза, що відрізняється від D-рибози відсутністю атома кисню в 2-му положенні. Входить до складу нуклеотидів дезоксирибонуклеїнових кислот.

L-арабіноза – альдопентоза, що входить до складу полісахаридів рослин арабанів, рослинних камедів, зокрема, гуміарабіку, полісахаридів туберкульозної палички. У вільному стані міститься в хвойних деревах.

D-ксилоза – зустрічається у складі рослинних ксиланів. Особливо багато її в деревині, соломі, кукурудзяних качанах, оболонках зерен.

D-рибулоза, D-ксилулоза – кетопентози, які у вигляді фосфорних ефірів утворюються в організмі людини і тварин як метаболіти пентозофосфатного шляху обміну глюкози.

#### *Амінопохідні моносахаридів (аміноцукри).*

До найбільш поширених аміноцукрів належать 2-амінопохідні гексоз D-глюкози та D-галактози – гексозаміни. N-ацетильовані похідні гексозамінів найчастіше зустрічаються у складі гетерополісахаридів – глікозамінгліканів (компонентів протеогліканів), олігосахаридних ланцюгів глікопротеїнів та гліколіпідів.

#### *Нейрамінова та сіалова кислоти.*

Біологічно важливим амінопохідним моносахаридів є нейрамінова кислота. Із хімічної точки зору нейрамінова кислота є похідним моносахариду кетонози (нонулози). В біологічних об'єктах нейрамінова кислота присутня у вигляді N- та O-ацильних похідних, що відомі під назвою сіалові кислоти.

Нейрамінова та сіалові кислоти є структурними компонентами гліколіпідів біомембран (гангліозидів), глікопротеїнів та протеогліканів біологічних рідин, слизу, сполучної тканини, виконуючи важливі механічні, імунохімічні функції.

#### *Глікарові (цукрові) кислоти.*

При окисленні моносахаридів утворюються глікарові (цукрові) кислоти, які поділяються на окремі хімічні групи, залежно від того, яка функціональна група (альдегідна або первинноспиртова) підлягає окисленню.

Альдонові кислоти – продукти окислення альдоз за альдегідним атомом вуглецю. Прикладом альдонових кислот є глюконова кислота, яка у вигляді фосфорного ефіру (6-фосфоглюконової кислоти) утворюється в реакціях пентозо-фосфатного шляху окислення глюкози.

Уронові кислоти – продукти окислення первинної гідроксильної групи альдоз. Важливе біологічне значення мають уронові кислоти, що утворюються при окисленні глюкози та галактози – D-глюкуронова та D-галактуронова кислоти, що, поряд з аміноцукрами, зустрічаються в організмі переважно як структурні елементи гетерополісахаридів. Похідне гексози L-ідози L-ідуронова кислота є структурним компонентом гетерополісахариду гепарину, дерматансульфатів сполучної тканини.

Вільна глюкуронова кислота виконує важливі функції в реакціях детоксикації в тваринних організмах, утворюючи продукти кон'югації – глюкуроніди з метаболітами катаболізму білків, порфіринів, чужорідними хімічними сполуками.

Аскорбінова кислота – є цукровою кислотою є також L-аскорбінова кислота ( $\gamma$ -лактон 2-кето-L-гулонової кислоти). Аскорбінова кислота синтезується в тканинах рослин та більшості вищих тварин із глюкози. Організм людини, інших приматів та морських свинок не має ферментних систем, необхідних для утворення аскорбінової кислоти, у зв'язку з чим дана сполука є необхідним харчовим фактором – вітаміном С.

Аскорбінова кислота захищає організм від захворювання на цингу, бере участь в процесах окиснення-відновлення, білковому та вуглеводному обміні, підвищує опірність проти інфекційних та інших захворювань, сприяє виведенню холестерину з організму і тим самим грає важливу роль в попередженні порушень ліпідного (жирового) обміну, що ведуть до розвитку одного з найбільш грозних захворювань людини – атеросклерозу. Недостатнє надходження вітаміну С спричиняє зниженню секреції шлунка, порушенню його кислотворної і моторної функцій, а також призводить до розвитку патологічних процесів в органах шлунково-кишкового тракту (аж до утворення ерозій на слизовій оболонці шлунка).

Аскорбінова кислота необхідна для утворення колагену та фібрилярних елементів сполучної тканини. Доведено, що вітамін С попереджує утворення в

організмі нітрозамінів – речовин, що мають сильну канцерогенну дію. Аскорбінова кислота полегшує всмоктування в кишечнику мікроелемента Феруму.

#### *Глікозиди.*

Глікозиди – сполуки, що є продуктом конденсації моносахаридів (або моносахаридних залишків у складі більш складного цукру) із спиртами або фенолами.

Глікозиди формуються за рахунок взаємодії напівацетальної ОН-групи вуглеводу з ОН-групою спирту (фенолу). Назви глікозидів утворюються із назв відповідних моносахаридів за рахунок зміни суфікса -оза на -озид (наприклад: глюкозид, галактозид, фруктозид, рибозид тощо).

Глікозидні зв'язки, що виникають між залишками окремих цукрів, є основою будови складних вуглеводів. При взаємодії ацетального гідроксилу моносахариду з гідроксилвмісними неуглеводними молекулами виникають численні глікозиди, що є фізіологічно активними сполуками; неуглеводний компонент глікозиду називають агліконом. Агліконами можуть бути залишки метанолу, гліцеролу, фенолу, стеролу.

Рослинні стероїдвмісні глікозиди мають кардіотонічну дію і набули широкого застосування в медичній практиці – серцеві глікозиди. Серцеві глікозиди використовують для стимуляції діяльності міокарда при серцевій недостатності.

Серцеві глікозиди в основному поширені у родинях Кутрові (у 18 родах), Лілейні (у 6 родах), Капустяні (у 3 родах), Норічникові (у 3 родах) та Жовтецеві (у 2 родах). Із строфанту Комбе було виділено 24 глікозиди, з наперстянки шерстистої – більше 60, а з олеандра – 87 сполук. Кардіоглікозиди мають значне географічне поширення. Найбільш часто у природі зустрічаються карденоліди. Так, тропічні рослини роду Строфант походять з Африки, але ростуть і в Азії; представники роду Олеандр поширені в субтропічній Азії та Середземномор'ї; роду Наперстянка – у Середземномор'ї, Північній Африці та на Кавказі; роду Горицвіт — по всій території Європи та у більшій частині Сибіру; роду Чемерник – у Західній та Центральній Європі, Західній та Центральній Азії. Накопичуються серцеві глікозиди в листі (види наперстянки), насінні (види строфанту), траві (види горицвіту, жовтушника, конвалії) та підземних органах (луківка надморська та види чемерника).

Деякі види комах (метелики, жуки) накопичують серцеві глікозиди, оскільки вони харчуються рослинами, багатими на цю групу БАР. Таким чином комахи захищають себе від поїдання птахами. Так, карденоліди сарментогенін, олеандригенін були знайдені у захисному секреті жуків листоїдів. Буфадієноліди отримали свою назву від назви жаби (*bufo* у перекладі з латини – жаба). На тілі жаби розташован залози, що виділяють захисний секрет, до складу якого входять кардіостероїди, іноді – карденоліди, а передусім – буфадієноліди (буфалін, буфоталін, аренобуфагін, цинобуфагін, телочинобуфагін та ін.). Буфадієноліди гамабуфоталін, аренобуфагін, буфоталін, цинобуфагін, маринобуфагін було виділено із потиличних залоз змій роду Довгозубі вужі, які зустрічаються в

Японії та у Південно-Східній Азії. Похідні убаїну та дигоксину було знайдено в організмі людини. Ендогенний убаїн синтезується в корі надниркових залоз та в гіпоталамусі, його кількість збільшується у стадії критичного стану хворих. Він виявляється у вигляді комплексу з білком глобулінової фракції, біологічна активність якого значно вища за активність природного убаїну.

Симптомами гострого та хронічного отруєння серцевими глікозидами можуть бути:

– з боку ШКТ першими проявами глікозидної інтоксикації є диспепсія, нудота, порушення апетиту, зрідка виникають абдомінальні болі;

– з боку ССС: виражена брадикардія, фібриляція шлуночків, екстрасистолія, болі за грудниною, порушення серцевої провідності, зниження скорочувальної функції міокарда, посилення серцевої недостатності, ішемія міокарда;

– з боку ЦНС: головний біль, втомлюваність, неврит зорового нерва, патологія сприйняття кольорів, психози, депресії, галюцинації, судоми, порушення сну;

– інші симптоми: зменшення діурезу, збільшення маси тіла, алергія, тромбоцитопенія, бронхоспазм.

Крім розглянутих глікозидів, що утворюються при взаємодії вуглеводів із гідроксилвмісними сполуками (О-глікозидів), в живій природі широко представлені N-глікозиди. N-глікозиди є продуктами взаємодії моносахаридів з агліконами через атом азоту NH-групи, яка входить до складу аліфатичних, ароматичних, гетероциклічних амінів. Біологічно важливими прикладами N-глікозидів є нуклеозиди, що є структурними компонентами нуклеотидів нуклеїнових кислот та багатьох коферментів.

*Складні вуглеводи. олігосахариди. Гомополісахариди.*

Складні вуглеводи (глікани) – продукти конденсації моносахаридів та їх похідних, що містять у своєму складі від двох-, трьох- (олігосахариди) до багатьох тисяч (полісахариди) мономерних залишків цукрів.

*Олігосахариди.*

Найважливіше значення в біохімії і фізіології людини мають дисахариди лактоза, сахароза, мальтоза.

Лактоза ( $\beta$ -D-галактозидо-1,4- $\alpha$ -D-глюкоза) – молочний цукор, складається із залишків  $\beta$ -галактози та  $\alpha$ -глюкози, сполучених 1,4-глікозидним зв'язком. Лактоза є важливим компонентом харчування людини, входячи до складу жіночого (6–7 %) та коров'ячого (близько 5 %) молока. В організмі ссавців лактоза виконує ряд функцій, серед яких такі як: живильне середовище для розвитку нормальної мікрофлори кишківника; зменшення процесів гниття у кишківнику; покращення всмоктування кальцію.

Сахароза ( $\alpha$ -D-глюкозил-1,2- $\beta$ -D-фруктозид) – складається із залишків молекул глюкози і фруктози, один із найбільш розповсюджених у природі та практично важливих дисахаридів, що міститься в стеблах, коренях, бульбах та плодах рослин. У харчуванні людини найбільше значення має сахароза, яка



утворюється в цукровому буряку (12–20 %) та цукровій тростині (14–26 %) і є основним компонентом харчового цукру.

Мальтоза ( $\alpha$ -D-глюкозил-1,4- $\alpha$ -D-глюкоза), солодовий цукор – дисахарид, що складається із залишків двох молекул глюкози. Мальтоза утворюється в травному каналі людини під дією на харчовий крохмаль ферменту  $\beta$ -амілази.

Полісахариди – складні вуглеводи, які за хімічною структурою є полімерами, побудованими із залишків багатьох тисяч молекул моносахаридів та їх похідних, об'єднаних за допомогою реакції поліконденсації. За особливостями хімічної будови ці сполуки поділяються на гомополісахариди та гетерополісахариди.

Гомополісахариди – складні вуглеводи, мономерами яких є залишки однакових моносахаридів (найчастіше глюкози) або їх похідних. Гомополісахариди поділяються на вуглеводи тваринного (глікоген, хітин), рослинного (крохмаль, клітковина, інулін, пектини) та мікробного (декстран) походження.

Гетерополісахариди – складні вуглеводи, утворені з різних за хімічною структурою мономерів — похідних гексоз.

#### *Гомополісахариди.*

Крохмаль – рослинний гомополісахарид, що складається з двох фракцій – амілози та амілопектину, які становлять 15–20 % та 80–85 % загальної маси крохмалю, відповідно.

Амілоза – лінійний полісахарид, молекули якого містять від 200 до 1000 мономерів (залишків глюкози); м.м. амілози – 40–160 кД. У складі амілози мономери сполучені  $\alpha$ -1,4-глікозидними зв'язками. Гомополімери амілози формують спіральні структури, кожен виток яких включає шість молекул глюкози. Специфічна кольорова реакція на крохмаль із йодом (синє забарвлення) зумовлена включенням молекул йоду в молекулярні канали всередині спіралей амілози.

Амілопектин – розгалужений полісахарид з м.м. від 1 до 6 млн. Головний ланцюг амілопектину утворений  $\alpha$ -1,4-глікозидними зв'язками; розгалуження формуються  $\alpha$ -1,6-глікозидними зв'язками. Між точками розгалужень містяться 20–30 глікозидних мономерів.

Крохмаль є основним джерелом резервної енергії в рослинних клітинах, що утворюється внаслідок фотосинтезу і відкладається в коренях, бульбах і насінні. Крохмаль — головний вуглевод в харчуванні людини, який міститься в значних кількостях у хлібних злаках, картоплі, бобових рослинах.

У ссавців слизові виділення трьох пар великих і кількох дрібних слинних залоз, що відкриваються в ротову порожнину, утворюють слину, в якій містяться ферменти (амілази), що розщеплюють крохмаль уже під час пережовування їжі. У слині рослиноїдних тварин їх більше, ніж у м'ясоїдних.

У природі виявлено  $\alpha$ -,  $\beta$ -,  $\gamma$ -амілази, кожна з яких вузько специфічна. Так,  $\gamma$ -амілазакаталізує гідроліз 1,4-зв'язків у молекулах полісахаридів, послідовно відщеплюючи залишки глюкози від кінця їх молекул. Цей фермент досить поширений у тканинах тварин.  $\beta$ -амілаза інтенсифікує гідроліз 1,4-зв'язків,

послідовно відщеплюючи від кінця молекули полісахариду по два залишки глюкози, тобто молекули мальтози. Цей фермент поширений в основному в рослинних організмах.  $\alpha$ -Амілаза належить до ендоамілаз. Вона каталізує гідролітичне розщеплення внутрішніх 1,4-зв'язків у молекулах полісахаридів. За цих умов утворюються відносно великі уламки молекул полісахаридів (декстрини), олігосахариди, а також частково дисахарид мальтоза.

Глікоген – гомополісахарид тваринного походження з м.м. близько 100 млн. За хімічною структурою глікоген близький до амілопектину крохмалю («тваринний крохмаль»), але має більш розгалужені молекули. Лінійні відрізки основного ланцюга глікогену вміщують 6–12 залишків молекул глюкози, об'єднаних  $\alpha$ -1,4-глікозидними зв'язками; розгалуження формуються за рахунок  $\alpha$ -1,6-глікозидних зв'язків.

Глікоген утворює внутрішньоклітинні гранули – депо метаболічної енергії, в яких резервується надлишок глюкози, що надходить із їжею. Найбільша кількість глікогену в організмі людини міститься в печінці (2–5 %) та хребцевих м'язах (0,5–2 %).

Целюлоза (клітковина) – гомополісахарид, який є головним структурним компонентом клітинних стінок рослин. До складу целюлози входить більше 50 % усього органічного вуглецю біосфери; деревина складається з целюлози приблизно наполовину, а бавовна є майже чистою целюлозою.

Молекули целюлози — нерозгалужені ланцюги, що складаються із залишків молекул глюкози, сполучених  $\beta$ -1,4-глікозидними зв'язками. Макромолекулярний ланцюг целюлози утворюється з 2500–12000 молекул глюкози, м.м. – 1–2 млн. Людина та тварини не мають ферменту, який гідролізував би  $\beta$ -глікозидні зв'язки целюлози, проте вона є необхідним баластним компонентом їжі, що поліпшує травлення.

Геміцелюлоза – група високомолекулярних полісахаридів (полімер молекул D-ксилози, сполучених  $\beta(1\rightarrow4)$ -зв'язками, що можуть також містити залишки інших моносахаридів – арабінози, галактози, манози і т.ін.). Утворюють разом з целюлозою клітинні стінки рослинних тканин. До групи геміцелюлоз входить майже третина всіх вуглеводів у тканинах деревних рослин.

У природних умовах розклад целюлози та геміцелюлози здійснюється за допомогою ферментів деяких груп організмів. Так, здатність розкладати целюлозу притаманна дереворуйнівним грибам, які синтезують весь комплекс целюлолітичних ферментів. У деяких грибів є велика кількість ферментів, що беруть участь в деградації геміцелюлоз, наприклад, один з видів цвілевих грибів здатний синтезувати 188 ферментів, що активно розщеплюють вуглеводи. Гриби, які розкладають переважно целюлозу та геміцелюлозу, зумовлюють розвиток бурої гнилизни деревини.

Наявність мікроорганізмів, здатних гідролізувати клітковину, має особливо важливе значення для жуйних тварин, для яких клітковина є основою харчового раціону. Наприклад, у 1 г вмісту рубця міститься до  $10^{10}$  мікроорганізмів, в основному, інфузорій, а також різних видів бактерій, актиноміцетів, дріжджів, мікроскопічних грибів і водоростей. Під впливом

ферментів, що виробляються цими мікроорганізмами, клітковина гідролізується до  $\alpha$ -і  $\beta$ -глюкоз.

Хітин – тваринний гомополісахарид, що утворений із залишків N-ацетилглюкозаміну, об'єднаних  $\beta$ -1,4-глікозидними зв'язками. Хітин надзвичайно поширений у живій природі: подібно до клітковини рослин, хітин утворює міцні нерозгалужені ланцюги. Хітин ніколи не зустрічається в природі як окрема речовина, а завжди формує асоціації із протеїнами. Хітин – основний компонент кутикули членистоногих. Частка хітину в різних ділянках кутикули може сягати 60%. Він також присутній у гідроїдних поліпів, губок, моллюсків. Хітин містять також гриби.

Інулін – рослинний гомополісахарид, що має лінійну будову. Молекула інуліну складається із залишків  $\beta$ -D-фруктози (фруктозан), сполучених 2,1-глікозидними зв'язками; м.м. інуліну не перевищує 6 кД. Міститься в бульбах жоржин, топінамбуру.

Пектини (пектинові речовини) – гомополісахариди, основою структури яких є полігалактуронова (пектова) кислота, яка складається із залишків  $\alpha$ -D-галактуронової кислоти, об'єднаних 1,4-глікозидними зв'язками. Пектини синтезуються у вищих рослинах та деяких водоростях і надходять в організм людини з рослинними продуктами харчування. Пектини використовуються для виготовлення гелів і є основою ряду лікарських препаратів.

#### *Гетерополісахариди.*

Гетерополісахариди — полімери, побудовані з великої кількості різних моносахаридних одиниць та їх похідних. У біохімії та фізіології людини і тварин найбільше значення мають гетерополісахариди глікозамінглікани.

Гепарин – глікозамінглікан, який синтезується тучними клітинами сполучної тканини і виконує функцію антикоагулянта за рахунок активації інгібуючої дії антитромбіну III, що протидіє внутрішньосудинному згортанню крові.

### **3.2 Структура та функції ліпідів.**

Термін «ліпіди» охоплює широкий спектр малополярних природних речовин різної хімічної природи. Ліпіди нерозчинні у воді (гідрофобні), але розчинні в органічних розчинниках (етанол, ацетон, бензол, ефір та ін.). Функції сполук, що відносяться до ліпідів, дуже різноманітні:

- жири й олії – резерв метаболічного палива, джерело енергії і важливих проміжних метаболітів;

- гліцерофосфатиди, сфінго- і гліколіпіди – структурні компоненти мембран;

- воски, кутин, суберин – захисні бар'єри на поверхні клітин, зменшують втрати води;

- каротиноїди (що відносяться до терпеноїдів) беруть участь у процесі фотосинтезу;

- вітаміни і гормони – сполуки з найважливішими біохімічними функціями.

Ліпіди часто виконують свої функції в комплексі з іншими молекулами – гліколіпідами, ліпопротеїнами. Наприкінці ХХ ст. було встановлено, що ліпіди є найважливішими біоефекторами, які регулюють міжклітинні взаємодії і внутрішньоклітинні біохімічні реакції. Жири містять багато вуглецево-водневих зв'язків, при окислюванні яких виділяється набагато більше енергії, ніж при окислюванні інших органічних речовин: жири дають 37,7 кДж/г, крохмаль – 15,9 кДж/г. Саме тому в процесі еволюції жири набули роль головного енергетичного резерву. У 75 % видів вищих рослин у насінні в запас відкладаються жири. Вміст ліпідів у організмі людини становить 10-20% маси тіла, причому найбільше ліпідів відкладається в підшкірній клітковині, навколо нирок; деяка частина ліпідів міститься в печінці, скелетних м'язах. У багатьох тварин спостерігаються сезонні коливання вмісту ліпідів – відкладання їх у депо для використання під час зимової сплячки (ведмеді, бабаки) чи зимової нестачі корму (гуси, качки).

У дрібних ссавців і тих, що впадають у зимову сплячку, між лопатками і на шиї відкладається жирова тканина темного кольору – жирова бура тканина. Вона є й у новонародженої дитини (у новонародженого клітковина складається з бурої жирової тканини, головною функцією бурої жирової тканини є утворення тепла, що не пов'язано з м'язовими скороченнями; з віком ця властивість бурої жирової тканини знижується), у дорослої людини її в 100 разів менше, ніж нейтрального жиру. Колір бурого жиру зумовлений наявністю в клітковині великої кількості мітохондрій з низкою окисних ферментів, завдяки яким у разі потреби відбувається інтенсивне окиснення жирних кислот цього жиру. Як правило, біологічне окиснення субстрату відбувається паралельно з фосфорилуванням, унаслідок якого виділена під час окиснення енергія разом з фосфорною кислотою переходить до молекул АТФ – безпосередніх переносників енергії для фізіологічних чи біохімічних процесів. У бурій жировій клітковині окиснення не поєднане з фосфорилуванням, останнє не відбувається, і вся енергія окисних реакцій виділяється у вигляді теплоти. Зазвичай бурий жир використовується переважно, а можливо, виключно в умовах охолодження організму для підтримання температури тіла.

У зв'язку з тим, що ліпіди – дуже неоднорідна група хімічних сполук, їх можна класифікувати різними способами. Звичайно їх поділяють на нейтральні (прості) і полярні (складні) ліпіди. У деяких класифікаціях виділяють ще групу похідних ліпідів, куди відносять усі сполуки з нечітко вираженими ознаками (наприклад, стероїди і вітаміни ліпідної природи, каротиноїди й ін.). Рослинні жири (олії) мають величезне господарське значення.

#### *Жирні кислоти і нейтральні ліпіди.*

Жирні кислоти, які часто й у великій кількості зустрічаються у рослин і тварин, мають ряд загальних властивостей. Це насичені чи ненасичені монокарбонові кислоти з нерозгалуженим ланцюгом і парним числом атомів вуглецю. У насичених жирних кислот всі атоми вуглецю утримують стільки атомів водню, скільки взагалі можливо утримати. Це лауринова, меристинова і найбільш розповсюджені пальмітинова ( $C_{15}H_{31}COOH$ ) і стеаринова ( $C_{17}H_{35}COOH$ ) кислоти. У ненасичених жирних кислот наявні вуглецеві атоми,

з'єднані подвійними зв'язками. Це олеїнова ( $C_{17}H_{33}COOH$ ), лінолева ( $C_{17}H_{29}COOH$ ) кислоти. Деякі жирні кислоти, наприклад, лінолева, ліноленова, не синтезуються ссавцями і тому обов'язково повинні надходити з рослинною їжею (незамінні кислоти, чи вітамін F). У вищих організмів найбільш поширені кислоти з 14–22 атомами вуглецю. Жири з великим вмістом ненасичених жирних кислот маслянисто-рідкі, їх називають оліями. Це зв'язано з тим, що чим більш ненасичена жирна кислота, тим нижча температура її плавлення. Ненасичені жирні кислоти більш характерні для рослин, ніж для тварин, тому тваринні жири при кімнатній температурі залишаються твердими, а більшість рослинних – рідкими. Тільки у деяких тропічних рослин переважають жири з високим вмістом насичених кислот, тому вони тверді, наприклад, масло кокосових горіхів, масло какао. У рослинній олії 60 % жирних кислот складають олеїнова і лінолева кислоти. В олії деяких рослин містяться специфічні жирні кислоти.

Нейтральні ліпіди поділяють на ацилгліцероли, або гліцериди, і воски. Перші – ефіри вищих жирних кислот і тригідроксиспирту – гліцеролу. Їх ще називають нейтральними жирами. У жирів усі три гліцерольних гідроксиди етерифіковані жирними кислотами. У триацилгліцеролі всі залишки жирних кислот можуть бути однаковими чи змішаними, якщо два чи більше з них різні. Природні жири й олії складаються головним чином із змішаних триацилгліцеролів. Моно- і дигліцериди зустрічаються головним чином як проміжні продукти обміну речовин.

Жири, поряд із крохмалем і білками, можуть відкладатися в запас у насінні покритонасінних рослин, у деякому насінні їх багато (кукурудза – до 18 %), у бобових і злаків – тільки сліди. Як виняток, жири можуть накопичувати в плодах – в оливках, авокадо. Запасні жири – тригліцериди відкладаються в спеціальних органелах – олеосомах, мембрани яких відокремлюють жири від водяного середовища цитоплазми.

#### *Полярні ліпіди.*

Полярні ліпіди – основний будівельний матеріал біомембран. У молекулі полярних ліпідів є гідрофобна ділянка –  $C_{16}$ - і  $C_{18}$ -жирні кислоти і гідрофільна «полярна головка». Амфотерні (амфіфільні) молекули полярних ліпідів поверхнево-активні, у водному середовищі самоорганізуються в ряди: їх «полярні головки» повертаються назовні до водного середовища, а гідрофобний хвіст із жирних кислот – усередину, в результаті виникає подвійний ліпідний шар мембрани.

Головними структурними ліпідами мембран служать гліколіпіди (гліцероліпіди), що містять спирт гліцерин. До гліцеролу в положенні 1 і 2 приєднані жирні кислоти, утворюючи його гідрофобну частину, а в положенні 3 – один чи кілька залишків моносахаридів (найчастіше D-галактози). Цукри служать «полярною головкою» гліцероліпідів.

Модифікованими гліколіпідами є сірковмісні сульфоліпіди, у них до цукру – глюкози зв'язком  $C \rightarrow S$  приєднаний сульфоновий залишок  $O_3S$ .

Важливими компонентами мембран служать фосфоліпіди, у їхній «полярній головці» знаходиться фосфорна кислота. Фосфорна кислота з однієї

сторони приєднана до діацил-гліцеролу, з іншого боку – до аміноспиртів холіну, етаноламіну, амінокислоти серину, цукрів. Азот, що міститься в цих сполуках, несе позитивний заряд, що протистоїть негативному заряду фосфорної кислоти. Гліцерофосфоліпіди розрізняються будовою жирних кислот, природою речовин, що утворюють складний ефір з фосфорною кислотою.

Мембрани хлоропластів складаються головним чином із гліколіпідів, в інших мембранах клітини переважають фосфоліпіди. Гліцерофосфоліпіди є й у мембранах мітохондрій. Сульфоліпіди також локалізовані в мембранах хлоропластів, де вони входять у реакційні центри ФС I, ФС II і у світлозбираючі комплекси.

*Кутин, суберин, віск.*

Зовнішня поверхня стінок епідермальних клітин рослин, звернена до атмосфери, покрита кутикулою. Основною речовиною кутикули є кутин – унікальний нерозчинний ліпідний полімер складної суміші жирних кислот, з'єднаних у тривимірну структуру. Більшість жирних кислот насичених і ненасичених, що використовуються для побудови кутину, мають 16 чи 18 атомів вуглецю.

Суберин – полімерна сполука, яка заміняє кутин у речовині, що покриває епідермальні клітини підземних частин рослин (корені, бульби). Суберин міститься в поясах Каспарі клітин ендодерми. До складу суберину входять насичені і ненасичені дикарбонові кислоти з числом атомів вуглецю від 16 до 22. Кутин і суберин – важливі компоненти клітинних стінок рослин. Вони утворюють основу, у яку занурений віск. Спільно вони створюють захисний бар'єр, що зменшує втрату вологи надземними і підземними частинами рослин.

Звичайно кутикула зовні покрита епікутикулярним воском кристалоподібної будови. Воски – це водонерозчинні тверді ефіри вищих жирних кислот зі спиртами з довгим ланцюгом (моногідроксиалкани з 16 і більш C-атомами) чи зі стероїдами. Зазвичай у восках виявляють також вільні жирні кислоти, вільні вищі спирти (від C<sub>22</sub> до C<sub>32</sub>), ароматичні сполуки, барвники і т. п.

### **Контрольні питання**

1. Дайте коротку характеристику моносахаридів.
2. Які сполуки називають полісахаридами?
3. Приведіть приклади гексоз.
4. Що таке аскорбінова кислота та які функції вона виконує?
5. Які ботанічні сімейства характеризуються наявністю глікозидів?
6. Наведіть приклади олігосахаридів.
7. Яку будову має целюлоза?
8. Які сполуки називаються ліпідами?
9. Приведіть приклади ліпідів.
10. Які функції виконують ліпіди у живих організмах?

## Лекція 4. Молекулярний рівень організації життя (II)

4.1 Хімічна будова білків. Амінокислоти.

4.2 Рівні організації білків.

4.3 Біологічне значення білків.

### 4.1 Хімічна будова білків. Амінокислоти.

*Білки* – це високомолекулярні біополімери, мономерами яких є залишки амінокислот, які сполучені між собою пептидними зв'язками.

Білки визначають фенотип будь-якого організму, формують ознаки і властивості всіх живих систем. Вважається, що білковий склад живих клітин ускладнюється пропорційно ступеню складності геному та рівню еволюційного розвитку даного виду організмів. Кількість різних видів білків в прокариотичній клітині *E.coli* – близько 3 000, в організмі людини приблизно 5 000 000 (за рахунок великої кількості різних видів антитіл), всього в різних видах організмів, що складають біосферу Землі, нараховується імовірно  $10^{10}$ – $10^{12}$  різних видів білкових молекул.

Кількість білків, що входять до складу віріона, залежить від об'єму вірусного генома. Так, віріон вірусу тютюнової мозаїки, що має невеликий геном, містить лише один вид молекул білка, – той, що формує його спіральний капсид. Віріони парвовірусів містять 2–4 типів білка. По мірі збільшення розмірів генома, кількість видів закодованих у ньому молекул білка зростає. Віріон вірусу простого герпесу 1 містить вже 39 видів молекул білка.

В організмі тварин вміст білка значно вищий, ніж у рослин. У м'язах, легенях, селезінці, нирках на білки припадає більше 70–80 % сухої маси; в печінці – 57 %, у мозку – 45 %. Найнижчий вміст білка в кістці і у зубах – 20 і 18 %.

У вегетативних органах культурних рослин білки складають 5–15 % сухої маси, в зерні злаків – 10–20 %, у насінні бобових і олійних рослин – 25–40 %. Частина рослинних білків (бобові) за своїм амінокислотним складом і біологічною цінністю близька до тваринних. Однак білки насіння більшості сортів зернових (рис, овес) дефіцитні за двома, а частіше (пшениця, кукурудза і ін.) за трьома і чотирма незамінними амінокислотами. Основною лімітуючою амінокислотою білків зернових культур є лізин. Лімітуючі амінокислоти білків зернових різні в насінні різних культур: у пшениці, рисі і житі – треонін, у кукурудзі – триптофан тощо. Білки бобових культур відрізняються кращою збалансованістю незамінних амінокислот, що містяться в них, у порівнянні з білками злакових.

Добова потреба білку для організму дорослої людини становить приблизно 120 г. Чим менший вік дитини, тим більше вона потребує білку в перерахунку на 1 кг ваги її тіла. Наприклад, добова потреба білку на 1 кг маси тіла у дітей віком від 1 до 3 років становить 4–4,5 г; у віці від 6 до 10 років – 2,5–3 г; старше 12 років – 2,0–2,5 г; у дорослих – 1,5–1,8 г. Білки в організмі не відкладаються про

запас, тому якщо надходження білка в організм перевищує потребу в ньому, наростання процесів синтезу білків в організмі не буде.

При білковій недостатності у людини в першу чергу знижується стійкість організму до шкідливих впливів, порушується ряд основних процесів обміну, що призводить до захворювань, нерідко із летальним кінцем. В той же час великий вміст білку в раціоні впливає подразнююче на нервову систему, призводить до перевантаження органів, безпосередньо пов'язаних з видаленням продуктів розпаду білкових речовин. Надлишок білку підвищує активність системи згортання крові, а також чутливість до алергенів, тобто підсилює реактивність організму по відношенню до різних речовин, в тому числі і до тих, що містяться в деяких харчових продуктах.

*Амінокислоти* – це органічні сполуки, в молекулі яких одночасно містяться карбоксильні і амінні групи. Відкрито понад 200 амінокислот (в організмі людини міститься близько 60 амінокислот і їх похідних).

У складі білків зустрічається 20 амінокислот. Їх називають протеїногенними. Решта амінокислот входить до складу фізіологічно активних речовин (гормонів, коферментів, антибіотиків), або знаходяться в тканинах та органах живих істот у вільному стані. Наприклад, гамма-аміномасляна кислота (ГАМК) є основним медіатором процесів гальмування у центральній нервовій системі (ЦНС). Зв'язування її молекул з відповідними рецепторами в синапсах забезпечує транспорт іонів хлору у нервову клітину, пригнічуючи утворення нервового імпульсу.

За здатністю організму синтезувати з попередників протеїногенні амінокислоти розділяються на дві групи: 1) незамінні (повинні потрапляти з їжею): валін, ізолейцин, лейцин, треонін, метіонін, лізин, фенілаланін, триптофан, аргінін і гістидин; 2) замінні (можуть синтезуватися в організмі): гліцин, аланін, пролін, серин, цистеїн, аспартат, аспарагін, глутамат, глутамін і тирозин.

У складі білків також зустрічаються нестандартні (рідкісні) амінокислоти. Наприклад, оксипролін утворюється в результаті гідроксилювання проліну в процесі посттрансляційної модифікації проколагенових ланцюгів. Оксипролін, за винятком колагену і еластину, дуже рідко зустрічається в інших білках. Колаген містить ще одну рідкісну амінокислоту – оксилізін.

#### **4.2 Рівні організації білків.**

Порядок розташування амінокислотних залишків в нерозгалуженому поліпептидному ланцюгу – це первинна структура білків. Розшифровка амінокислотної послідовності стала дуже важливим етапом у вивченні білків. Першим дослідженим білком став інсулін – гормон підшлункової залози.

Виявлення гомології первинних структур білків лежить в основі вивчення молекулярної еволюції білків, а дендрограми, побудовані на основі первинних структур білків, широко застосовуються для виявлення філогенетичних зв'язків різних груп організмів. Враховуючи отриману величезну інформацію, накопичення даних про первинну структуру білків, така побудова допомагає



достовірно судити про процеси молекулярної еволюції, віддалені від нашого часу на сотні мільйонів років назад. Встановлено, що білки еволюціонують з різними швидкостями. Дуже консервативними виявляються гістони – білки, які виникли на самих ранніх східцях еволюції, що забезпечують компактне укладання ДНК у складі хроматину. Вони присутні в ядрах переважної більшості живих організмів і підтримують стабільність фундаментальних молекулярно-генетичних механізмів зберігання і відтворення спадкової інформації. Мінливіші білки (наприклад, цитохроми) найчастіше використовують як моделі для вивчення молекулярної еволюції. Схожість або відмінність первинних структур використовують для побудови молекулярно-філогенетичних «дерев» із залученням для цього спеціально розроблених комп'ютерних програм, що дозволяє встановити швидкість мутацій білків на окремих етапах еволюції органічного світу.

Вторинна структура білка – це регулярна укладка поліпептидного ланцюга, стабілізована водневими зв'язками між пептидними групами. Для різних білків ступінь і характер спіралізації відрізняються.

Білкова молекула може утворювати  $\alpha$ -спіраль (має вигляд регулярної спіралі), яка стабілізується безліччю водневих зв'язків, які виникають між СО- і NH- групами, що знаходяться поблизу одна від одної. Атом гідрогену NH-групи однієї амінокислоти утворює водневий зв'язок з атомом кисню СО- групи іншої амінокислоти.

Інший тип вторинної структури, який часто зустрічається в білках, – це  $\beta$ -структура ( $\beta$ -шар). Вона складається з витягнутих фрагментів поліпептидного ланцюга: кілька таких фрагментів ( $\beta$ -тяжів) утворюють  $\beta$ -структурний шар, у площині якого розташовані водневі зв'язки між пептидними групами тяжів, а від обох поверхонь відходять амінокислотні залишки.

Просторову структуру будь-якого поліпептидного ланцюга називають третинною структурою. Поліпептидний ланцюг глобулярного білка довжиною 50–150 (максимально 250) амінокислотних залишків укладається в єдину щільну глобулу. Усередині такої глобули утворюється гідрофобне ядро з неполярних залишків, заекрановане від води полярною поверхнею глобули. Довші ланцюги утворюють кілька субглобул із власним гідрофобним ядром кожна.

Четвертинна структура характерна тільки для білків, що складаються з 2-х і більш поліпептидних ланцюгів, що певним чином орієнтовані друг щодо друга в просторі. Наприклад, білкова частина гемоглобіну складається з 4 поліпептидних ланцюгів (2  $\alpha$ -ланцюга, 2 –  $\beta$ -ланцюга ( $\beta$ -шара)) і функціонально вони можуть бути активні тільки при їх об'єднанні. Кожний ланцюг має третинну структуру. Ланцюги об'єднуються попарно, утворюючи контакти за рахунок переважно гідрофобних радикалів. У даному випадку нативна конформація утворюється на рівні четвертинної структури.

Білки, що мають четвертинну структуру, як правило, містять парне число субодиниць і є димерами, тетрамерами, гексамерами, октамерами тощо. Число димерів і тетрамерів різко переважає серед вивчених білків. Парне число субодиниць, ймовірно за все, відображує загальний принцип симетрії, властивий

живій природі. Білки з непарним числом субодиниць є відносно рідкісним явищем, і частина з них виконує дуже важливі і своєрідні функції у багатьох організмів. Так, тримерами є деякі з GTP-зв'язуючих білків (G-білки), головна функція яких полягає в передачі сигналів всередину клітини або в різні її компартменти.

Зміна лише одного залишку амінокислоти істотно позначається на просторову структуру і функції білка. Наприклад, у хворих на серповидноклітинну анемію, при якій еритроцити крові мають неправильну форму, що приводить до порушення кровопостачання, причиною аномалії є заміна в молекулі гемоглобіну: в двох  $\beta$ -ланцюгах негативно зарядженого залишку глютамінової кислоти в положенні № 6 на гідрофобний залишок валіну. Ця аномалія є результатом мутації і передається по спадковості.

#### *Фолдинг білків.*

Процес згортання поліпептидного ланцюга в правильну просторову структуру отримав назву фолдингу білків.

Сьогодні фактори фолдингу поділяють на дві групи: 1) фолдази; 2) молекулярні шаперони. Фолдази – це ферменти фолдингу, потрібні для цього процесу в дуже малих (каталітичних) кількостях. Поки що виявлено два таких білки: протеїндисульфідізомеразу (ПДІ) і пептидилпролілізомеразу (ППІ). Перший з них (ПДІ) каталізує переміщення в білках дисульфідних зв'язків. Це означає, що під його впливом у білковій молекулі, яка перебуває на етапі фолдингу, розриваються одні і замикаються інші дисульфідні зв'язки. Іншими словами, ПДІ розриває «неправильні», випадково утворені під час фолдингу зв'язки і натомість утворює «правильні» в строго визначених місцях. Другий фермент (ППІ), каталізує так звану реакцію цис-транс-ізомеризації, тобто перехід радикалів проліну з транс-конфігурації в цис-конфігурацію і навпаки. Завдяки цьому пептидний зв'язок отримує можливість робити в ділянці знаходження проліну такі згини, які ведуть до найоптимальнішої просторової структури білкової молекули.

Молекулярні шаперони – це група білків з дуже різними механізмами дії. Їх об'єднує те, що вони потрібні для фолдингу в кількостях, порівнянних з концентрацією білків, яким вони допомагають формувати третинну структуру. Але незважаючи на це шаперони (як і фолдази) не входять до складу кінцевих продуктів фолдингу. Шаперони не визначають те, якою має бути просторова конфігурація білка, але створюють умови для швидкого її формування. За участю шаперонів протікає фолдинг багатьох білків, що мають високу молекулярну масу і складну просторову структуру.

Синтез шаперонів посилюється в клітинах при дії різних стресових факторів (висока температура, гіпоксія, дія токсичних хімічних речовин і т.д.). Вони можуть перешкоджати повній денатурації білків і відновлювати їх нативну конформацію. Встановлено, що короткочасні стресові впливи збільшують вироблення шаперонів і підвищують стійкість організму до тривалих стресових впливів.

Порушення процесів фолдингу є механізмом розвитку різних захворювань, наприклад хвороби Альцгеймера. У мозку хворих накопичуються агрегати білків, що втратили  $\alpha$ -спіралізацію і набули  $\beta$ -складчасту структуру. Такі білки погано розчиняються у воді і майже не підлягають протеолізу.

#### *Денатурація білків.*

Давно синтезовані білки, що до цього належним чином виконували свої біологічні функції, можуть втрачати нативну конформацію, тобто четвертинну, третинну, а інколи і вторинну структуру. Таке явище отримало назву денатурації. Серед причин денатурації білків можна позначити:

1) перегрівання. Для різних білків характерна різна чутливість до теплового впливу. Частина білків піддається денатурації вже при 40–50°C. Такі білки називають термолабільними. Інші білки денатурують при набагато більш високих температурах, вони є термостабільними. Археї в більшості термофіли, навіть екстротермофіли (наприклад, архея метанапірус *Methanopyrus kandleri* існує за температури +122 °C).

2) високі дози іонізуючої радіації. Ядерні білки менш радіостійки, ніж більшість білків цитоплазми; активність деяких білків-ферментів, таких як нуклеази, що приймають участь у регуляції синтезу і розпаду нуклеїнових кислот, подавляється при порівняно невисоких дозах.

3) дія хімічних агентів: сильних кислот і лугів, солей важких металів, органічних розчинників (алкоголь, хлороформ та ін.).

4) вільнорадикальне окиснення (оксидативний стрес).

Денатурація виявляє себе тим, що білки стають нерозчинними, легко утворюють агрегати між собою та з іншими білками і, що найголовніше, втрачають здатність виконувати притаманні їм біологічні функції, тобто стають функціонально неактивними.

Після денатурації білка можливими є: 1) самостійний рефолдинг (ренатурація), тобто відновлення нативної конформації без будь-яких допоміжних учасників. Він може відбуватися тільки з відносно невеликими білками; 2) рефолдинг за участю шаперонів; 3) транспорт денатурованих білків у протеасоми з наступним протеолізом. Такий варіант подій розвивається в разі неспроможності шаперонів відновити нативну конформацію білка.

#### *Класифікація білків.*

Залежно від просторової будови (конформації) білки поділяють на лінійні й кулясті (глобулярні). У лінійних (склеропротеїнів) поліпептидні ланцюги витягнуті паралельно вздовж однієї осі. Склеропротеїни – це опорні і захисні речовини: білки волосся, пір'я, рогів, білки клітинних стінок рослин. У глобулярних білків поліпептидні ланцюги скручені і нагадують кулю. Глобулярні білки – це більшість білків клітин, в тому числі ферменти.

За складом білки поділяють на прості і складні. Прості білки (апопротеїни) при гідролізі розщеплюються тільки до амінокислот. Складні білки (голопротеїни) – це двокомпонентні білки. Вони складаються з будь-якого простого білка та небілкового компонента, який називається простетичною

групою. Зазвичай, простетична група має важливе значення при виконанні молекулою білка її унікальної біологічної функції.

Складні білки класифікують в залежності від хімічної будови їх простетичних груп:

Ліпопротеїни містять ліпіди. Наявність у молекулі складного білка гідрофобного (ліпідного) компонента забезпечує можливість його вбудовування в ліпідний бішар клітинних мембран. До складу ліпопротеїнів мембран часто входять залишки пальмітинової або міристинової кислот. У деяких випадках обидві жирні кислоти одночасно включаються до складу одного білка. До подібних ліпопротеїнів відноситься фермент індукцибельна NO-синтаза.

Глікопротеїни містять вуглеводи. Вони являють собою одну з найбільш поширених в живих організмах груп складних білків. До них належать деякі гормони, велика кількість мембранозв'язаних білків, а також розчинні внутрішньоклітинні білки, що знаходяться в цитоплазмі, матриксі мітохондрій, нуклеоплазмі та ін. Більшість білків крові також являє собою глікопротеїни і серед них імуноглобуліни, окремі фактори згортання крові тощо.

Вуглеводний компонент глікопротеїнів може бути представлений окремими моносахаридними або олігосахаридними залишками, які мають лінійну або розгалужену структуру; при цьому, у молекулі глікопротеїну часто міститься не один, а відразу кілька олігосахаридних залишків.

Металопротеїни містять той або інший метал (залізо, мідь, цинк та ін.). Представниками металопротеїнів, наприклад, є такі широко поширені білки: 1) феритин, трансферин (містять  $Fe^{2+}$ ); 2) РНК-полімераза, ДНК-полімераза (містять  $Zn^{2+}$ ); 3) цитохромоксидаза ( $Cu^{2+}$ ).

Металопротеїни часто проявляють каталітичні властивості. Вони, як правило входять до активного центру фермента (його каталітичну частину) і беруть безпосередню участь у каталізі; забезпечують зв'язування активного центру фермента з субстратом; виступають у ролі донорів й акцепторів електронів в окисно-відновних реакціях.

Нуклеопотеїни. До нуклеопотеїнів належать складні білки, у яких в якості небілкового компонента виступають нуклеїнові кислоти. В залежності від типу нуклеїнової кислоти, всі вони поділяються на: 1) рибонуклеопотеїни; 2) дезоксирибонуклеопотеїни.

Нуклеопотеїни широко розповсюджені в клітині. Переважними місцями їх локалізації є ядро, цитоплазма та мітохондрії. Роль нуклеопотеїнів зумовлюється функцією їх складових компонентів, тобто білків і нуклеїнових кислот, а саме: поділ клітин, синтез білка, збереження та передача спадкової інформації.

Фосфопотеїни – простетичною групою є ортофосфорна кислота. Рівень фосфопотеїнів у клітині залежить в значній мірі від регулюючої дії ферментів, що каталізують фосфорилування (потеїнкінази) та дефосфорилування (потеїнфосфатази). Ці білки знаходяться в молоці, ікрі риб, жовтку курячого яйця. Велика кількість фосфопотеїнів міститься в ЦНС. Найбільш поширеним

серед фосфопротеїнів є білок молока казеїн, на частку якого припадає до 80 % всіх білків молока.

Порушення в утворенні складних білків можуть бути пов'язані з наступними факторами:

1) дефіцит хімічних елементів і сполук, що є простетичними групами білків або входять до їхнього складу. Так, дефіцит заліза спричиняє порушення утворення гему, а отже, і гемопротеїнів. Брак цинку, міді, селену та інших мікроелементів зумовлює відповідні зміни металопротеїнів, а дефіцит вітаміну В<sub>2</sub> (рибоксину) – флавопротеїнів;

2) порушення приєднання простетичних груп до пептидних ланцюгів. Причиною цього може бути недостатність відповідних ферментів, а також речовин, що забезпечують транспортування простетичних груп від місць їхнього синтезу до структур ендоплазматичного ретикулума і апарату Гольджі;

3) розлади хімічної модифікації простетичних груп, яка відбувається в апараті Гольджі. Один з прикладів – спадкова хвороба муколіпідоз. При ній не відбувається фосфорилування манози у складі прелізосомних ферментів. Це порушує процес сортування: частина таких ферментів потрапляє не в лізосоми, а в позаклітинне середовище – у кінцевому підсумку в кров. Лізосоми ж переповнюються глікозаміногліканами (субстратами лізосомних ферментів). У підсумку, через порушення обміну останніх у сполучній тканині, у хворих дітей спостерігають затримку розвитку й деформації скелету;

4) дефіцит АТФ. Оскільки практично всі реакції хімічної модифікації білків є енергозалежними (синтез і транспорт простетичних груп, їх приєднання до білків та ін.), то порушення енергозабезпечення клітин може бути чинником, що лімітує ці процеси.

### **4.3 Біологічне значення білків.**

Білки виконують різні функції:

1. *Структурна.* Білки є основними структурними елементами живих організмів. Вони входять до складу сполучної і кісткової тканини. До числа найбільш поширених клітинних білків належать білки мембран, які разом з ліпідами утворюють основу клітин. Структурну функцію, наприклад, виконують колаген, еластин, кератин, фіброїн.

Колаген – основний білковий компонент шкіри, хрящів, сухожилля. Пептидний ланцюг, який входить до складу колагену містить приблизно 1000 амінокислотних залишків, з яких 33% становить гліцин, близько 21 % – пролін і оксипролін, 11 % – аланін і тільки приблизно 35 % – інші амінокислоти. Послідовність амінокислот у ланцюзі досить регулярно повторюється: майже у кожному 3-му положенні знаходиться залишок гліцину. При формуванні вторинної структури поліпептидний ланцюг колагену укладається лівозакручену  $\alpha$ -спіраль. Три  $\alpha$ -ланцюга сплітаються з утворенням правозакрученої потрійної спіралі так, що зумовлює унікальну структуру молекули колагену – триланцюгову спіраль (яку називають тропоколагеном). Молекули колагену (тропоколагену) розташовуються регулярним чином у повздовжньому і

поперечному напрямках і утворюють фібрили, з яких послідовно формуються пучки фібрил, волокна і пучки волокон. Колагенові волокна різними способами організовані у волокнах сполучної тканини, залежно від їх біологічної функції.

Колаген – найпоширеніший білок в організмі людини. На його частку припадає 25–33 % усього білка, тобто приблизно 6 % маси тіла. Зустрічається він і у тварин. Так, наприклад, наявність колагену зумовлює механічну міцність кутикули нематод (круглих червів).

Еластин – входить до складу еластичних тканин. З нього побудовано внутрішні оболонки судин. Містить багато гліцину, проліну, валіну і лейцину. Не розчиняється у воді навіть при кип'ятінні. Становить білкову основу зв'язок, сухожиль.

Білок кератин має повністю  $\alpha$ -спіральною конформацією. Це структурний білок волосся, вовни, нігтів, кігтів, дзьоба, пір'я і рогів. Він становить 2/3 маси рогового шару багат шарового епідермісу, який характеризується високою стійкістю проти різних температурних та хімічних впливів, дає захист від випаровування води і проникнення хвороботворних мікроорганізмів, що має велике значення для наземних тварин і людини.

Білок шовку фіброїн що виділяється залозами гусениць шовкопряда при завивці коконів, представлений цілком  $\beta$ -шаром. Фіброїн входить до складу павутини павуків та інших павукоподібних. Фіброїн має високу міцність на розрив і не піддається розтягуванню, але подібна організація поліпептидних ланцюгів робить шовк дуже гнучким.

2. *Скорочувальна.* Окремі типи білків є обов'язковими компонентами скорочувальних і рухових систем. До них відносять міозин, актин, тропоміозин, тропонін м'язових клітин, а також динеїни і кінезіни.

Міозин – фібрилярний білок, що утворює товсті філаменти міофібрил. Молекула міозину асиметрична, складається з двох важких поліпептидних ланцюгів, що мають конформацію  $\beta$ -спіралі й закручені один відносно одного.

Актин – білок, що існує в двох формах: G-та F-актин. G-актин – глобулярний білок, що має вигляд кулеподібних молекул. F-актин у м'язових клітинах представлений фібрилярними структурами, що складаються з двох ланцюгів, переплетених один навколо одного. З актиновими протофібрилами асоційовані два регуляторні білки тропонін і тропоміозин, які відіграють ключову роль у розвитку скорочення м'язового волокна. В стані спокою тропоміозин унеможливує контакт міозинових голівок з актиновими протофібрилами.

Товсті (міозинові) та тонкі (актинові) філаменти міофібрил протягом м'язового скорочення плавно переміщуються впродовж одна одної.

Динеїни і кінезіни проводять транспортування молекул уздовж мікротрубочок з використанням гідролізу АТФ в якості джерела енергії. Динеїни переносять молекули та органели з периферичних частин клітини у напрямку до центросоми, кінезіни – в протилежному напрямку. Динеїни також відповідають за рух війок і джгутиків.

3. *Транспортна*. Білки можуть зв'язувати і переносити з током крові певні молекули. Транспортну функцію, наприклад, виконують гемоглобін, альбуміни.

Гемоглобін, що міститься в еритроцитах хребетних тварин, переносить від легенів до тканин кисень.

Альбуміни – дуже поширені у тваринному та рослинному світі білки. Вони містяться в плазмі крові, в клітинах та біологічних рідинах. Альбумінам притаманна висока адсорбційна здатність, завдяки чому вони переносять іони металів, жирні кислоти, ліпіди, пігменти тощо.

Іонні канали – це інтегральні білки, які пронизують усю товщу ліпідного бішару і складаються з пов'язаних між собою білкових субодиниць, що формують гідрофільну пору каналу, заповнену водою. Через відкриту пору за електрохімічним градієнтом дифундують іони. Властивості іонних каналів (в тому числі специфічність і провідність) визначають як амінокислотна послідовність окремих субодиниць, так і просторові конформаційні зміни, які відбуваються з різними частинами поліпептидів в складі інтегрального білка каналу.

4. *Гормональна*. Речовинами білкової природи є численні гормони, яким властива висока біологічна активність. Наприклад, до них належать соматотропін, інсулін.

Соматотропін – гормон передньої долі гіпофіза. Соматотропін – білок із 191 амінокислоти. Біологічна функція – регуляція постнатального росту тіла. Крім того, він: 1) стимулює біосинтез білків, активуючи транспорт амінокислот в клітини та процеси трансляції в м'язах, хрящах, кістках, печінці; 2) має контрінсулярні ефекти – викликає гіперглікемію, гальмує транспорт глюкози в клітини, стимулює глюконеогенез, активує ліполіз і вихід жирних кислот в кров; 3) має лактогенні властивості.

Гіпофункція соматотропіна з дитинства веде до карликовості. Причиною частіше є блокада рецепторів на клітинах-мішенях соматотропіна. Тому терапія гормоном росту у карликів неефективна. Гіперфункція соматотропіна з дитинства веде до гігантизму, а у дорослих до акромегалії (непропорційний розвиток кісток скелету та внутрішніх органів).

Інсулін – утворюється в острівцевій тканині підшлункової залози. Його структура була вперше розшифрована Сенгером (1955), а в 1957 р. Сенгер синтезував інсулін, за що отримав Нобелівську премію. Активний інсулін складається з двох ланцюгів (відповідно 21 та 30 амінокислот), з'єднаних дисульфідними зв'язками. Біологічна дія пов'язана з впливом на обмін глюкози, білків та ліпідів. Введення інсуліну знижує рівні глюкози та жирних кислот в крові і депонування вуглеводів та ліпідів в тканинах.

Гіпофункція інсуліну проявляється цукровим діабетом, а гіперфункція – явищами гіперінсулінізму. Є клітини транспорт глюкози в які не контролюється інсуліном. Це інсулінонезалежні клітини мозку, нервових закінчень, кристалика ока, хрящів, кісткової тканини. Тому при цукровому діабеті більшість клітин потерпають від недостатності глюкози, а інсулінонезалежні тканини, навпаки від

перевантаження глюкозою, що проявляється нервовими розладами та помутнінням кришталика ока.

5. *Захисна*. Захисні білки є причетними до захисту організму від чужорідних протеїнів та мікроорганізмів. Такими, зокрема, є імуноглобуліни (антитіла), рецептори Т-лімфоцитів, білки системи комплементу, інтерферони та ін.

Імуноглобуліни утворюються у хребетних – це спеціалізовані білки, які виробляються у лімфоцитах у відповідь на надходження антигену. Такі білки мають здатність розрізняти бактерії, віруси або чужорідні білки, що потрапили у організм. Вони циркулюють в крові або на поверхні слизових та мають властивість з'єднуватися із чужорідною речовиною та утворювати імунні комплекси. При інфекціях поява в крові хворого антитіл проти збудника інфекції свідчить про опір організму даній інфекції, а рівень антитіл служить мірою напруженості імунітету.

Білки-антифризи. Плазма крові деяких антарктичних риб містить білки з властивостями антифризу, що захищають кров таких риб від замерзання – запобігають льодоутворенню за негативних значень температури води (-1,86°C). Такі сполуки притаманні практично усім представникам підряду нототенієвидних риб, які мешкають переважно в водах Південного океану.

Фібриноген є складовою частиною плазми крові. При пошкодженні він перетворюється на фібрин, який утворює широку мережу розгалужених ниток, в яких осідають еритроцити і утворюють тромб.

Муцини (глікопротеїни шлунково-кишкового тракту) – є основою різних слизів і виконують захисну функцію, послабляючи механічне та хімічне подразнення клітин травного тракту різними факторами, що потрапляють із поживними речовинами.

Інтерферони – синтезуються в клітинах у відповідь на збудження екзогенним стимулятором. Вони наділені противірусними властивостями та мають клітинно- й імунорегуляторну дію.

6. *Енергетична*. Білки виконують в організмі енергетичну функцію. Однак в якості джерела енергії білки використовуються тільки тоді, коли інші джерела (вуглеводи і жири) витрачені.

7. *Рецепторна*. Білкову природу мають мембранні рецептори для фізіологічно активних сполук, що приймають хімічний сигнал від гормонів, нейромедіаторів (адренорецептори, холіноорецептори, гістамінові рецептори тощо).

8. *Генорегуляторна*. Білки-гістони, кислі білки та інші беруть участь в регуляції процесів реплікації ДНК, транскрипції, трансляції.

9. *Запасна*. До таких білків належать так звані резервні білки, які запасуються в якості джерела енергії і речовини в насінні рослин і яйцеклітинах тварин.

Казеїн – найпоширеніший фосфопротеїд, що входить до складу молока і молочних продуктів. Для казеїну характерним є те, що до його складу входять всі незамінні амінокислоти, які необхідні для нормального росту і розвитку



організму. Особливо велика кількість в казеїні таких амінокислот, як лейцин, валін, метіонін, лізин, триптофан, ізолейцин, що вказує на високу цінність його як продукту харчування і забезпечення повноцінності раціону. Крім того, казеїн є важливим джерелом неорганічного фосфату, який необхідний для утворення макроергічних сполук (АТФ, креатинфосфату) та для формування кісткової тканини.

Овоальбумін – фосфопротеїд яєчного білка, становить близько 70% його маси. Вітелін, вітеленін, фосфовітин – білки яєчного жовтка, які становлять 30% сухої його маси. Ці білки є важливим джерелом поживних речовин для ембріона, що розвивається, особливо цінним є фосфовітин, до складу якого входить ~10% фосфору.

10. *Каталітична.* Найбільшу і найважливішу за своїм біологічним значенням групу білків становлять ферменти. На цей час відомо більше тисячі різних ферментів, кожний з яких каталізує певний тип хімічної реакції.

*Білки вірусів.*

Білки, що є компонентами віріонів, виконують декілька функцій. Найбільш очевидна функція – побудова капсиду для захисту вірусного генома. Крім того, у багатьох вірусів білки забезпечують прикріплення віріона до клітини хазяїна, злиття оболонки віріонів з плазматичною мембраною, реплікацію, транскрипцію тощо. До складу віріонів можуть входити ферменти (протеази, зворотні транскриптази, фактори транскрипції), білкові праймери для реплікації нуклеїнової кислоти, фактори пригнічення імунної відповіді хазяїна тощо.

### **Контрольні питання**

1. Що таке білки?
2. Яка кількість різних білків входить до складу організмів?
3. Дайте визначення поняття «амінокислоти».
4. Скільки амінокислот входить до складу білків?
5. Охарактеризуйте первинну структуру білків.
6. Що таке вторинна структура білка?
7. Як формується четвертинна структура білків?
8. Дайте поняття «фолдинг білка».
9. Як відбувається денатурація білка?
10. Перелічіть основні функції білків.

## Лекція 5. Молекулярний рівень організації життя (III)

5.1 Будова, властивості ДНК, РНК.

5.2 Різноманітність нуклеїнових кислот та їх біологічні функції.

### 5.1 Будова, властивості ДНК, РНК.

У середині XIX століття було встановлено, що матеріал, який відповідає за передачу спадкових ознак, знаходиться у ядрі. А у 1869 р. швейцарський лікар Ф. Мішер, працюючи з ядрами клітин гною, виділив речовину, що мала кислі властивості.

Цю подію оцінюють як відкриття нуклеїнових («ядерних») кислот. Сам термін з'явився дещо пізніше – у 1889 р. У 1891 р. німецький біохімік А. Кьоссель провів гідроліз нуклеїнових кислот і встановив, що вони складаються з залишку цукру, фосфорної кислоти і азотистих основ, які належать до пуринів і піримідинів. Полімерна природа нуклеїнових кислот була виявлена у 30-х рр. XX століття. Але знадобилося більше 20-ти років для того, щоб з'ясувати всі ті складні закономірності, які лежать у основі побудови нуклеїнових полімерів.

Нуклеїнові кислоти – це біополімери, макромолекули яких складаються з нуклеотидів. Тому їх називають також полінуклеотидами. Найважливішою характеристикою нуклеїнових кислот є їх нуклеотидний склад. До складу нуклеотида – структурної ланки нуклеїнових кислот – входять три складові частини:

1. Азотиста основа – піримідинова або пуринова. У нуклеїнових кислотах містяться 4 різних види: два з них відносяться до класу пуринів і два – до класу піримідинів. Азот, що міститься в кільцях, додає молекулам основні властивості.

2. Моносахарид – рибоза або дезоксирибоза. Цукор, що входить до складу нуклеотиду, містить п'ять вуглецевих атомів, тобто є пентозою. Залежно від виду пентози, яка присутня в нуклеотиді, розрізняють два види нуклеїнових кислот – рибонуклеїнові кислоти (РНК), які містять рибозу, і дезоксирибонуклеїнові кислоти (ДНК), що містять дезоксирибозу.

3. Залишок фосфорної кислоти.

Нуклеотиди, з'єднуючись один з одним, утворюють полінуклеотидний ланцюг. Мономерні залишки в нуклеїнових кислотах пов'язані між собою фосфодіефірними зв'язками. Цей зв'язок здійснюється тільки за рахунок 3'-ОН одного нуклеотидного залишку і 5'-ОН іншого. Такий міжнуклеотидний зв'язок називають 3',5'- фосфодіефірний.

Молекула ДНК може бути різної довжини. Коли означити кожен нуклеотид всіх 46 ДНК клітин людини однією буквою, а потім видрукувати цей текст, то ми отримаємо книжку з більш ніж 820 тисячами сторінок.

Біохімічні функції вільних нуклеотидів:

1) участь в енергетичному обміні (реакціях окисного фосфорилування) – функцію виконують нуклеотиди аденілової системи (АТФ, АДФ). Ці ж нуклеотиди та АМФ можуть бути алостеричними модуляторами певних

регуляторних ферментів, зокрема ферментів гліколізу, біосинтезу пуринових нуклеотидів.

- 2) участь у метаболічних реакціях у ролі коферментів, зокрема:
- НАД, НАДФ, ФАД, ФМН — у реакціях біологічного окислення;
  - УТФ, УДФ – у реакціях біосинтезу глікогену;
  - ЦТФ, ЦДФ – у біосинтезі гліцерофосфоліпідів.

#### *ДНК/РНК.*

ДНК у еукаріотів міститься в ядрі, пластидах і мітохондріях клітин. У молекулах ДНК наявні чотири основні типи нітрогеновмісних основ: аденін (А), гуанін (G), цитозин (С) і тимін (Т). До складу РНК замість тиміну входить подібний до нього за будовою урацил (U).

Крім зазначених вище основних п'яти азотистих основ (двох пуринових та трьох піримідинових), до складу деяких нуклеїнових кислот входять у відносно незначних кількостях додаткові (мінорні) азотисті основи та відповідні їм мінорні нуклеотиди. Найбільша кількість мінорних нуклеотидів зустрічається в молекулах транспортних РНК (тРНК) – до 5 % загального нуклеотидного складу. До мінорних нуклеотидів належать метильовані похідні звичайних азотистих основ, зокрема, 1-метиладенін, 2-метиладенін, 6-диметиладенін, 1-метилгуанін, 7-метилгуанін, 1-метилурацил, 5-оксиметилурацил, 3-метилцитозин тощо. ДНК людини містять значну кількість 5-метилцитозину, інформаційні РНК – N-метильовані похідні аденіну та гуаніну.

Макромолекула ДНК являє собою два паралельні нерозгалужені полінуклеотидні ланцюги, закручені навколо загальної осі в подвійну спіраль.

Первинна структура ДНК – це певна послідовність нуклеотидів у двох ланцюгах. Причому, залишки пентози і ортофосфатної кислоти розташовані на периферії двох ланцюгів, а нітратні основи – усередині. Ланцюги прошиті водневими зв'язками і відповідають один одному згідно з правилом комплементарності. Водневі зв'язки слабкі, але у молекулі ДНК їх так багато, що комплементарні ланцюги зазвичай самостійно не розділяються. Молекула ДНК у первинній структурі не може існувати, тільки її фрагменти.

Два полінуклеотидні ланцюги ДНК можуть об'єднуватись в єдину дволанцюгову структуру. Таке об'єднання відбувається за жорсткої умови: певні азотисті основи повинні стояти одна проти одної – А проти Т, G проти С. Цей принцип комплементарності, сформульований Уотсоном і Кріком, зумовлений утворенням специфічних водневих зв'язків між названими основами: два зв'язки в парі А–Т, три в парі G–С. Два ланцюги при цьому спрямовані в різні боки (є антипаралельними), вуглеводофосфатні остови розташовані зовні, пари основ – усередині цієї структури.

Вторинна структура ДНК – це правоґвинтова подвійна спіраль, утворена двома ланцюгами ДНК, які, обвиваючи один одного, закручуються вправо. Діаметр спіралі близько 2 нм, крок – 3,4 нм, у кожному витку розташовано по 10 пар залишків основ.

За фізіологічних умов подвійна спіраль є досить стабільною структурою, і саме в цій формі ДНК (і значна частина комплементарних ділянок РНК) існує в

живих системах. Розходження ланцюгів, яке має тимчасово відбуватися при різноманітних функціональних процесах, потребує виконання роботи молекулярними машинами з використанням енергії.

Третинна спіраль, або суперспіраль – це компактна щільна структура, яка утворюється завдяки подальшій спіралізації вторинної структури. У суперспіралізованому стані молекули ДНК у комплексі з певними клітинними білками входять до складу нуклеоїду прокаріотів та ядерного хроматину еукаріотів. Завдяки суперспіралізації довгі молекули ДНК формують компактні утворення, зокрема хромосоми ядра. Так, у результаті компактизації ядерна молекула ДНК клітин організму людини, що становить приблизно 8 см, вміщається в хромосомі довжиною 5 нм.

На відміну від дволанцюгових ДНК, молекули РНК вищих організмів є одноланцюговими полінуклеотидами. Дволанцюгову структуру мають лише генетичні РНК деяких вірусів (реовірусів, вірусів ранових пухлин рослин, вірусу карликовості рису). Разом із тим, одноланцюгові РНК за рахунок внутрішньомолекулярних взаємодій набувають конформацій, що позначаються як вторинні та третинні структури. Нитка РНК закручується сама по собі в спіраль, утворює водневі зв'язки між азотистими основами аденін-урацил-гуанін-цитозин. Третинні структури можуть утворювати тРНК. РНК зосереджена, в основному, в цитоплазмі, але нерідко зустрічається і у ядрі. Особливо багаті на РНК ядрце і рибосомальна фракція мікросом.

Приблизно 20 % усіх вірусів мають ДНК-геном, 80 % – РНК-геном. В сучасному світі зберігання генетичної інформації у вигляді РНК є унікальною властивістю вірусів, але існують припущення, що предки клітинних організмів також могли мати РНК-геном.

Шкідливі фактори можуть викликати зміни у певній ділянці ДНК, що може викликати зміни структури і функцій організму. Денатурація ДНК – це порушення нативної двоспіральної конформації молекул ДНК та їх упорядкованого просторового розташування з утворенням невпорядкованих одноланцюгових клубків. За умов денатурації ковалентні зв'язки в ДНК зберігаються, проте відбувається розкручування подвійної спіралі з втратою специфічних взаємодій між азотистими основами.

Цьому протидіє репарація. Репарація ДНК – один із загальних біологічних процесів, спрямований на виправлення помилок синтезу ДНК при реплікації, а також численних пошкоджень, що виникають у ДНК унаслідок дії хімічних і фізичних факторів. До таких пошкоджень відносять різноманітні хімічні модифікації азотистих основ, ковалентні зшивки сусідніх піримідинів (утворення піримідинових, найчастіше тимінових, димерів) під дією ультрафіолетового випромінювання, одно- і дволанцюгові розриви, що виникають під дією іонізуючої радіації та вільних радикалів тощо. Часто системи репарації працюють під час або відразу після реплікації. Більшість репараційних процесів передбачає видалення пошкодженої одноланцюгової ділянки з наступним синтезом ДНК за допомогою ДНК-полімераз. Але є й такі процеси,

що пов'язані з безпосереднім «виправленням» пошкодженого елемента за рахунок прямої дії певних ферментів (пряма репарація).

## **5.2 Різноманітність нуклеїнових кислот та їх біологічні функції.**

Біологічні функції ДНК:

1) збереження спадкової інформації. Кількість ДНК у соматичних та статевих клітинах організму людини є сталою величиною, яку ці клітини отримують у процесах запліднення батьківських гамет та подальшого поділу зиготи.

2) передавання генетичної інформації нащадкам. Подвоєння молекул ДНК у процесі реплікації та передавання нащадкам копій материнських молекул є основою консерватизму спадковості, збереження протягом багатьох поколінь основних біологічних ознак виду.

3) реалізація генетичної інформації. Ця біологічна функція здійснюється за рахунок передачі закодованої в ДНК інформації молекулам інформаційних (матричних) РНК (транскрипції) та подальшої розшифровки цієї інформації при синтезі білків (трансляції).

ДНК може знаходитися в лінійній або кільцевій формі (наприклад, бактеріальні плазміди).

Типи і функції РНК:

1) інформаційна РНК (іРНК), або матрична РНК (мРНК) – становить близько 5 % всієї клітинної РНК. Її молекулярна маса коливається від 300 тис до 4 млн. Кожна молекула іРНК під час синтезу в ядрі одержує інформацію від ДНК у формі скопійованої послідовності азотистих основ і переносить її на рибосомі, де вона реалізується при біосинтезі білка.

2) Транспортна РНК (тРНК) становить 10–15 % всієї РНК клітини. Вони локалізовані в основному в гіалоплазмі клітини, ядерному соку і в безструктурній частині мітохондрій та хлоропластів. Характерною ознакою тРНК є їх невелика молекулярна маса – 20–35 тис. Основна функція тРНК – кодування і перенесення активованих амінокислот до місця синтезу білку – до рибосом. Кожна із 20 амінокислот має свою тРНК (не менше однієї). Серед полімерних рибонуклеїнових кислот найхарактернішу просторову структуру має тРНК. Молекули тРНК мають форму листка конюшини.

3. Рибосомальна РНК (рРНК), або структурна РНК – становить основу рибосом, де міцно зв'язана з білком. Для рРНК характерна висока молекулярна маса – від 500 тис до 2 млн.

4. Малі регуляторні РНК:

– Мікро РНК (micro RNA) – клас малих РНК розміром 19–25 нуклеотидів, що кодуються геномами більшості вивчених багатоклітинних організмів, а також вірусів. Призводять до блокування транскрипції та трансляції клітинних або вірусних генів. Функції: приймають участь у онтогенезі, захисні функції.

– Малі інтерферуючі РНК (siRNA) – Клас малих РНК розміром 21–22 нуклеотидів, що походять з довгих молекул дволанцюгових РНК. siRNA

призводять до супресії активності генів шляхом розрізання мРНК (РНК-інтерференція) з комплементарними нуклеотидними послідовностями або регулюванням модифікацій комплементарної послідовності ДНК. Основна функція – захисна.

На відміну від клітин, віріони містять лише один вид нуклеїнової кислоти – ДНК або РНК, причому, незалежно від складу, вона виконує одну функцію: зберігає і реалізує спадкову інформацію.

### **Контрольні питання**

1. Коли відкрили нуклеїнові кислоти?
2. Що таке нуклеїнова кислота?
3. Які азотисті основи входять до складу амінокислот?
4. Перелічіть біохімічні функції вільних нуклеотидів.
5. Що таке первинна структура ДНК?
6. Чим характеризується вторинна структура ДНК?
7. Які нуклеїнові кислоти можуть утворювати третинну структуру?
8. Що таке денатурація ДНК?
9. Перелічіть біологічні функції ДНК.
10. Які функції виконує РНК?

## Лекція 6. Клітинний рівень організації життя (I)

6.1 Клітина – структурно-функціональна одиниця живих організмів.

6.2 Принципи структурно-функціональної організації плазматичної мембрани еукаріотичної клітини. Мембранний транспорт.

6.3 Органели клітини: мітохондрії, пластиди, ендоплазматичний ретикулум, апарат Гольджі, лізосоми, рибосоми.

6.4 Принципи структурно-функціональної організації еукаріотичного ядра.

### **6.1 Клітина – структурно-функціональна одиниця живих організмів.**

Клітина – елементарна жива одиниця організму, яка відокремлена від навколишнього середовища активною мембраною, є структурно упорядкованою системою біополімерів, що утворюють ядро, цитоплазму, а також інші субклітинні компоненти (органели і включення), бере участь в єдиній сукупності метаболічних процесів, спрямованих на забезпечення підтримки і відновлення системи в цілому. Клітинам притаманні всі загальні властивості живої речовини – обмін речовин, ріст, дихання, розмноження тощо.

Першою клітинною формою, що сформувалася у процесі еволюції, була прокаріотична, представлена найпростішими організмами розміром декілька мікрометрів, які часто мали додатково сформовану клітинну стінку.

Клітина складається з трьох основних частин: ядра, цитоплазми та оболонки. Цитоплазма відмежована від зовнішнього середовища або від сусідніх клітин клітинною оболонкою (плазмолемою). Цитоплазма, в свою чергу, складається з гіалоплазми та організованих структур, до яких належать органели і включення.

В цитоплазмі сильно розвинена система мембран, яка відокремлює замкнені реакційні області. Вони можуть бути вузькими (цистерни) або розміреними (пухирці і вакуолі). Між цими компонентами існують різноманітні і функціональні відносини.

### **6.2 Принципи структурно-функціональної організації плазматичної мембрани еукаріотичної клітини. Мембранний транспорт.**

Клітинна оболонка серед різних клітинних мембран посідає особливе місце. Це поверхнева периферійна структура, яка обмежує клітину ззовні, що зумовлює її безпосередній зв'язок із позаклітинним середовищем, отже, з усіма речовинами і факторами, які впливають на клітину.

Клітинна оболонка складається з трьох шарів:

– зовнішній (надмембранний) шар – глікокалікс. Глікокалікс має товщину 3–4 нм, притаманний практично всім клітинам тваринного походження, але різною мірою. Глікокалікс утворений асоційованим з плазмолемою глікопротеїдним комплексом, до складу якого входять гіллясті ланцюжки оліго- і полісахаридів.

– власне мембрана (біологічна мембрана). Власне мембрана (біологічна мембрана) складається з суцільного подвійного ліпідного шару, в який частково або повністю занурені молекули білків. Товщина цього шару – 5–7 нм.

– підмембранна пластинка. Підмембранна пластинка (кортикальний шар) утворена найбільш щільною частиною цитоплазми, яка складається з мікрофіламентів і мікротрубочок, що утворюють сітку.

*Функції клітинної оболонки.*

Основними функціями клітинної оболонки є такі:

- розмежування;
- транспорт метаболітів (пасивний або активний);
- рецепція;
- забезпечення міжклітинних контактів.

*Транспортування речовин крізь мембрани.*

Одна з основних властивостей біологічної мембрани – її вибіркова проникність (напівпроникність): одні речовини проходять крізь неї важко, інші – легко й навіть у бік більшої концентрації. Це забезпечує процеси дифузії й осмосу (пасивне транспортування), ендо-та екзоцитозу й за участю переносників (активне транспортування).

Пасивний транспорт – такий вид транспорту відбувається за градієнтом концентрації і не вимагає витрат енергії. Дифузія – рух молекул та іонів із місця високої концентрації до місця нижчої або взаємне проникнення молекул речовин (газу, рідини, твердого тіла) одна в одну при безпосередньому, стиканні чи крізь пористу перегородку. Вона зумовлена тепловим рухом атомів або молекул речовини і триває до рівномірного розподілу речовини в усьому об'ємі, який вона займає. Є важливою в життєдіяльності всіх організмів (наприклад, дифузія кисню з легень у кров і з крові в тканини, всмоктування продуктів травлення з кишок, поглинання елементів мінерального живлення кореневими волосками, продихова транспірація тощо). Різна швидкість дифузії іонів крізь клітинні мембрани – один із фізичних факторів, що впливають на вибіркоче накопичення елементів у клітинах організму. Дифузія крізь мембрани за участю специфічних білків-переносників називається полегшеною. Швидкість такої дифузії збільшується до певної міри, а потім стає постійною, що залежить від кількості переносника. Швидкість простої дифузії практично не має обмежень. На неї впливає концентрація речовини, температура тощо. Білки, які забезпечують полегшену дифузію, можна поділити на два класи: до першого класу відносяться білки, що формують канали, через які проникають полярні молекули. Ці білки називають тунельними або каналотворюючими; до другого класу відносяться білки, які зв'язуються з полярними молекулами і переносять їх через мембрану. Їх називають білками-переносниками або транспортерами. Осмос – це процес вирівнювання концентрації двох розчинів, розділених напівпроникною мембраною (оболонкою), переміщенням розчинника з менш концентрованого у більш концентрований розчин.

Активний транспорт – такий різновид транспорту відбувається проти градієнтів концентрації і заряду, тому вимагає витрат енергії (витрачається



АТФ). У багатоклітинних організмів на активний транспорт використовується до 40 % усієї спожитої енергії.

Натрій-калієвий насос – це одна з найдослідженіших систем активного транспорту. Для більшості клітин концентрація іонів  $\text{Na}^+$  значно менша, ніж у навколишньому середовищі. Для іонів  $\text{K}^+$  характерне протилежне співвідношення: їх концентрація всередині клітини більша, ніж зовні. Через це іони  $\text{Na}^+$  завжди намагаються проникнути в клітину, а іони  $\text{K}^+$  вийти назовні. Вирівнюванню концентрацій цих іонів перешкоджає дія особливої системи клітинної мембрани, що виконує роль насоса, який відкачує іони  $\text{Na}^+$  з клітини і одночасно закачує іони  $\text{K}^+$  всередину. За один цикл переносу крізь мембрану проходять три іони  $\text{Na}^+$  і два іони  $\text{K}^+$ .

Через свої розміри макромолекули та не можуть проникати у клітину за допомогою активного чи пасивного транспорту. У процесі еволюції був вироблений спеціальний механізм, який відповідає за надходження таких великих фрагментів. Для транспорту часток і великих молекул плазматична мембрана утворює невеликих пухирці – везикули. У випадку, коли везикули мають досить великі розміри, їх називають вакуолями.

Поглинання речовин (ендоцитоз) відбувається також шляхом фагоцитозу і піноцитозу. Піноцитоз – механізм, за допомогою якого в клітину надходять білки та інші макромолекули, що знаходяться в розчинах. Фагоцитоз – процес аналогічний піноцитозу призначений для надходження твердих частинок в клітину – великих макромолекулярних комплексів, бактерій, вірусів. Явище піноцитозу притаманне тільки еукаріотам. Явище фагоцитозу властиве амебам, деяким іншим найпростішим, а також лейкоцитам (фагоцитам).

Активний транспорт здійснюється усіма клітинами багатоклітинних організмів, але особливого значення він набуває під час процесу всмоктування у кишках, в нервових та м'язових клітинах для створення потенціалу спокою, а також при роботі нирок. Протилежний ендоцитозу процес – екзоцитоз – полягає у виведенні з клітин різних речовин: із травних вакуоль – неперетравлених решток, а із секреторних клітин – їхнього рідкого секрету.

### **6.3 Органели клітини: мітохондрії, пластиди, ендоплазматичний ретикулум, апарат Гольджі, лізосоми, рибосоми.**

#### *Мітохондрії.*

Мітохондрії – двомембранні органели енергетичного обміну. У більшості клітин товщина цих структур відносно стала (близько 0,5 мкм), а довжина змінюється, досягаючи в нитчастих форм десятків мікрометрів. Форма мітохондрій є дуже різноманітною: кулястою, ниткоподібною тощо. Крім того, досить часто мітохондрії галузяться. Мітохондрії здатні до переміщення за допомогою мікротрубочок цитоскелету.

Мітохондрія оточена двома мембранами, між якими знаходиться міжмембранний простір. Внутрішній вміст мітохондрії називається матриксом.

Внутрішня мітохондріальна мембрана (товщина близько 7 нм) утворює численні випини – кристи, – які збільшують загальну поверхню мембрани.

Орієнтація крист щодо довгої осі мітохондрії є різною в різних клітинах: вона може бути перпендикулярною у клітинах печінки, нирок, тоді як у серцевому м'язі – повздовжньою. Часто кристи можуть галузитись або утворювати пальцеподібні відростки, звиватись і не мати вираженої орієнтації. У найпростіших, у деяких клітинах вищих рослин і тварин кристи мають вигляд трубок.

Кількість, форма, розміри мітохондрій, їхня структура, конформація крист залежать як від типу клітин, так і від їхнього функціонального стану. Так, великі найпростіші містять до 500000 мітохондрій, тоді як у гепатоциті печінки щура може бути до 1000 мітохондрій.

Мітохондріальний матрикс, що має тонкозернисту гомогенну будову, містить ферменти циклу трикарбонових кислот. У ньому відбувається окиснення субстратів до вуглекислого газу й води, тоді як електрони й протони, що вивільняються, акцептуються на внутрішній мітохондріальній мембрані. При цьому їхня енергія використовується для утворення макроергічних зв'язків АТФ. Крім того, у матриксі є ферменти синтезу РНК, ДНК, білків, стероїдів, а також виявляються різноманітні включення, іони кальцію, магнію тощо.

У матриксі міститься генетична система мітохондрій. У матриксі є рибосоми. Вони належать до 70S рибосом (характерних для прокаріотичних клітин).

Основною функцією мітохондрій є аеробний синтез АТФ, який відбувається в результаті окиснення органічних субстратів (дихання).

Незважаючи на обмежений час життя мітохондрій, їх число в клітині підтримується на певному рівні завдяки здатності до репродукції.

Напівавтономність мітохондрій послужила підставою для формулювання симбіотичної гіпотези їх походження. Так, попередники мітохондрій були самостійними прокаріотичними клітинами, які спеціалізувалися на виробленні енергії. Надалі вони вступили в симбіоз з примітивними еукаріотичними клітинами, що не володіють ефективними способами отримання енергії.

#### *Пластиди.*

Пластиди – мембранні органели, які зустрічаються у фотосинтезуючих еукаріотичних організмах (вищі рослини, деякі одноклітинні організми). Подібно до мітохондрій, вони оточені двома мембранами, в їхньому матриксі є власна геномна система, функції пластид пов'язані з енергозабезпеченням клітини, що йде на потреби фотосинтезу.

Ембріональні клітини містять незрілі незабарвлені пропластиди, які мають неправильну форму, дві мембрани та здатні до амебоїдних рухів. Під дією світла вони, залежно від типу тканини, розвиваються в зелені хлоропласти або в їхні похідні, філогенетично більш пізні форми пластид – у жовті чи червоні хромопласти або в безбарвні лейкопласти.

Хлоропласти мають форму двобічно-опуклої лінзи, розмір їх близько 4–6 мкм. У клітині їх може бути 25–50. Зовні хлоропласт покритий оболонкою, яка складається із двох ліпопротеїнових мембран. Внутрішня мембрана утворює потовщені інвагінації – тилакоїди, які можуть мати форму дисків і називаються

тилакоїдами гран. Декілька таких тилакоїдів розміщуються один над одним і формують стопку – грану. Інші тилакоїди, які зв'язують між собою грані, називаються тилакоїдами строми, ще є пригранні тилакоїди. До складу мембран, які утворюють грані, входять зелений пігмент хлорофіл.

Саме тут проходять світлові реакції фотосинтезу – поглинання хлорофілом світлових променів і перетворення енергії світла в енергію збуджених електронів.

*Ендоплазматичний ретикулум.*

Ендоплазматична ретикулум (сітка) (ЕПС) є типовою органелою всіх еукаріотичних організмів. Ця органела має звивисту мембрану, що може становити більше половини всіх клітинних мембран. При цьому мембрана утворює безперервну поверхню, що оточує єдиний внутрішній простір органели. Порожнина ЕПС може займати до 10 % загального об'єму клітини. ЕПС – це набір витягнутих і сплосчених цистерн, що оточують ядро й зливаються з його зовнішньою поверхнею.

Ендоплазматична сітка поділяється на два субкомпартменти – дві функціонально та морфологічно відмінних частини, які іноді розглядають як дві окремі органели. Це гладенька, або агранулярна ЕПС (глЕПС, або аЕПС) і гранулярна, або шорстка ЕПС (грЕПС, або шЕПС), що містить на своїй поверхні рибосоми. Хоча цистерни гладенької та гранулярної сітки безпосередньо сполучаються одна з одною, мембранні білки, які забезпечують функціональні особливості обох видів ЕПС, утримуються в межах субкомпартментів.

*Гладенька ендоплазматична сітка.*

Цистерни глЕПС є дрібнішими, вони не утворюють широких сплосчених структур. Гладенька ендоплазматична сітка не несе на своїй поверхні зв'язаних рибосом.

*Гранулярна ендоплазматична сітка.*

Цистерни грЕПС, широкі й пласкі, лежать правильними стопками, при цьому відстань між окремими цистернами порівняно більша, ніж товщина цистерн.

*Апарат Гольджі.*

Апарат Гольджі (або комплекс Гольджі) – є стопкою цистерн, проміжки між якими менші за товщину цистерн. Часто апарат Гольджі має форму кубка, зовнішнім боком якого є цисполіус, або поверхня формування, а з внутрішнього боку містяться транс-поліус і секреторні пухирці.

Діктіосоми – це стопки з 3–12 дископодібних замкнених цистерн Гольджі, від країв яких відокремлюються пухирці Гольджі (від декількох сотень до тисяч на клітину).

#### **6.4 Принципи структурно-функціональної організації еукаріотичного ядра.**

Частіш за все розміщується у центрі клітини, окрім клітин рослин. Воно може бути сферичним, яйцеподібним, рідше сегментованим, витягнутим у довжину або веретеноподібним, а також іншої форми. Діаметр варіює від 0,5 мкм

(у грибів) до 500 мкм (у яйцеклітин), в середньому-близько 5 мкм. Положення, форма і розміри ядра можуть змінюватися. Деякі клітини у зрілому віці можуть не мати ядра (еритроцити, специфічні клітини покритонасінних). Дуже великі клітини можуть мати велику кількість ядер (клітини м'язів людини).

В інтерфазному ядрі розрізняють такі компоненти: поверхневий апарат, каріоплазму, матрикс, хроматин, ядерце.

Поверхневий апарат представлений ядерною оболонкою та білковою пластинкою (ламіною), з'єднаною з нею. Ядро клітини оточено ядерною оболонкою, складеною з двох концентричних мембран. Зовнішня мембрана є частиною ендоплазматичного ретикулума, тоді як перинуклеарний простір між зовнішньою та внутрішньою ядерними мембранами сполучається з його порожниною.

Головною функцією поверхневого апарату є відносна ізоляція центральних генетичних процесів – реплікації ДНК і синтезу РНК – від цитоплазми. Подібний розподіл спричинив виникнення в еукаріотів процесингу РНК. Тим самим додалася ще одна регуляторна ланка в процесі реалізації генетичної інформації.

Під час процесингу з молекули РНК видаляються довгі нуклеотидні послідовності. Вихід самої РНК із ядра до цитозолу опосередковується відповідними молекулярними сигналами. Обмін макромолекулами між ядром і цитоплазмою здійснюється завдяки ядерним порам – спеціалізованим каналним утворенням, що формуються в місцях контакту зовнішньої і внутрішньої ядерних мембран. Кількість ядерних пор залежить від інтенсивності обміну між ядром і цитоплазмою, тобто від функціонального стану клітини. Ядерний поровий комплекс, що вистилає канали пори, є великою білковою структурою, в організації якої важливу роль відіграє ядерна ламіна.

Білки пори визначають транспорт білків до ядра й рибонуклеопротейнів – до цитозолу. РНК усіх типів, а також рибосоми утворюються в ядрі й потім виводяться до цитозолу. Усі білки, що функціонують у ядрі, синтезуються в цитозолі й мають надходити до ядра.

Ламіна – розташовується під ядерною оболонкою. Ядерна ламіна підтримує форму ядра й виконує функцію структурного організатора хромосом. Білки ламіни відповідальні за розбирання та збирання ядерної оболонки під час мітозу.

Ядерний матрикс – складний комплекс елементів, структурно й функціонально пов'язаних між собою. До його складу входять три структурні компоненти: периферична ядерна ламіна з поровими комплексами, фібрилярно-гранулярна сітка та залишкові ядерця. Інколи під ядерним матриксом розуміють лише внутрішньоядерну сітку.

Хроматином називають комплекс ДНК з білками-гістонами. Він становить основну масу внутрішньоядерного матеріалу. Це інтерфазні хромосоми.

Ядерце є центром утворення рибосом. У складі ядерця виявлені великі петлі ДНК, що містять гени рибосомальної РНК.

### **Контрольні питання**

1. Що таке клітина живих організмів?
2. Які основні структурні компоненти входять до складу клітини?
3. Які клітинні форми життя з'явилися на планеті першими?
4. Що таке глікокалікс?
5. Перелічіть функції клітинної оболонки.
6. Як здійснюється транспорт речовин у клітину?
7. Як працює натрій-калієвий насос?
8. Перелічіть одномембранні органели клітини.
9. Які функції виконують мітохондрії?
10. Дайте коротку характеристику будови клітинного ядра.

## Лекція 7. Клітинний рівень організації життя (II)

7.1 Клітинний цикл.

7.2 Поділ клітин.

7.3 Реакція клітин на зовнішні впливи.

### 7.1 Клітинний цикл.

Клітинний цикл – це період життя клітини від одного поділу до іншого. Клітинний цикл складається з інтерфази і процесу поділу клітини.

Фази клітинного циклу:

$G_1$  (пресинтетичний період) – Інтенсивні процеси синтезу в клітині. Утворення клітинних органел. Інтенсивний клітинний метаболізм. Ріст клітини. Утворення речовин, що пригнічують чи стимулюють початок наступної фази. У випадку, коли клітина взагалі не вступає у поділ, фазу  $G_1$  називають  $G_0$ -фазою (спочиваючі клітини, які тимчасово чи остаточно перестали розмножуватися).

$S$  (синтетичний період) – Реплікація ДНК. Синтезуються білкові молекули гістони, що покривають кожний ланцюг ДНК. Кожна хромосома перетворюється на дві хроматиди. На цій стадії клітина містить чотири копії кожної молекули ДНК, по дві у кожній з гомологічних хромосом ( $4n$ ).

$G_2$  (постсинтетичний період) – Інтенсивні процеси синтезу в клітині. Збільшення запасів енергії. Починається утворення веретена поділу.

$M$  – Поділ ядра.

$C$  – Поділ органел і цитоплазми між дочірніми клітинами.

Клітини мають різну тривалість життєвого циклу. У тваринних клітин інтервал між мітозами (клітинний цикл, точніше – мітотичний) становить приблизно 10–24 год. Клітинам (навіть спорідненим генетично) визначені різні шляхи розвитку й неоднакова тривалість життя.

У тканинах існують стовбурові, камбіальні (малодиференційовані) і спеціалізовані (чи диференційовані) клітини. Стовбурові клітини, однак, виявлені не в усіх видах тканин і основною їхньою функцією є необмежена в часі підтримка популяції малодиференційованих клітин. Як правило, стовбурові клітини перебувають у фазі проліферативного спокою.

Камбіальні клітини не вступають на шлях спеціалізації, а у визначеному режимі проліферують, забезпечуючи процеси фізіологічної регенерації тканин. У різних тканинах камбіальні клітини мають неоднакову тривалість життя, що зв'язано з активністю відновлення й регенерації тканини, специфікою функцій та ін. Тривалість життя камбіальних клітин у тканинах з високим рівнем відновлення структурних елементів, наприклад епідермісу, порівняно невелика, а в кістковій і м'язовій тканині – порівнянна з тривалістю життя організму.

Тривалість життя спеціалізованих клітин теж різна і залежить від багатьох причин, у тому числі від характеру функціональної спеціалізації. Наприклад, гранулоцити крові живуть недовго (після виходу в сполучну тканину гинуть через 7–8 діб). Високоспеціалізовані еритроцити живуть близько 120 діб. Більшість клітин нервової та м'язових тканин живуть довго.

В організмі є тканини, що постійно оновлюються – різні епітелії, кровотворні тканини. У таких тканинах існує частина клітин, які постійно діляться, замінюючи клітинні типи, що гинуть (наприклад, клітини базального шару покривного епітелію, клітини крипт кишечника, кровотворні клітини кісткового мозку).

## 7.2 Поділ клітин.

### *Мітоз.*

Закономірності мітозу універсальні: вони загальні для клітин всіх організмів, що мають диференційоване ядро. В зв'язку з цим, розрізняють біологічну і генетичну суть мітозу. Біологічна суть полягає в тому, що мітоз забезпечує розмноження клітин, чим сприяє росту організму. Генетичне значення мітозу полягає в тому, що мітотичний поділ забезпечує рівномірний розподіл генетичного матеріалу між двома дочірніми клітинами і диплоїдність хромосом в наступних поколіннях вихідної клітини.

У клітинах, що вступили в цикл поділу, фаза власне мітозу займає відносно короткий період, всього близько 0,1 клітинного циклу. Так, у клітинах меристем кореня, інтерфаза може тривати 16–30 годин, а мітоз займає всього 1–3 години. Цикл епітеліальних клітин кишечника миші триває 20–22 години, а на мітоз припадає всього 1 година.

Мітоз є універсальним способом розмноження клітин. У ньому розрізняють чотири фази: профазу, метафазу, анафазу, телофазу.

Профаза. В профазу вступають клітини ( $G_2$ -періоду інтерфази і після реплікації в  $S$ -періоді вони містять подвоєну кількість ДНК ( $4c$ ) у порівнянні з вихідною клітиною в  $G_1$ -періоді. На початку профазу в ядрі стають помітні тонкі нитки – профазні хромосоми. Це результат процесу конденсації хромосом, який співпадає із зниженням їх транскрипційної активності. По мірі проходження профазу хромосоми потовщуються і вкорочуються. Слід відмітити, що на ранній профазі кожна хромосома представлена одинарною структурою. Пізніше, в середині профазу, вже можна побачити, що кожна профазна хромосома складається із взаємоспіралізованих двох хроматид. Таким чином, число хроматид ( $4n$ ) в профазі точно відповідає кількості ДНК ( $4c$ ). По мірі проходження профазу, хроматиди, кожна окремо, спіралізуються, вкорочуються та потовщуються, і розміщуються паралельно одна одній.

Паралельно конденсації хромосом проходить зникнення (дегенерація) ядерця, в середині профазу починає руйнуватися ядерна оболонка: зникають ядерні пори, оболонка розпадається спочатку на фрагменти, а потім на дрібні мембранні міхурці.

Важливою подією в профазі є початок формування веретена поділу. Формування веретена в профазі може відбуватися по-різному: з участю центріолей і без них. Без центріолей веретено поділу утворюється у клітинах вищих рослин, із центріолею – у клітинах тваринних організмів.

У ранній профазі в центромерних ділянках конденсованих хромосом добре помітні кінетохори. Це спіралізовані ділянки на поверхні хромосом, до яких

прикріплюються мікротрубочки веретена. На кожен хроматиду припадає по одному кінетохору. За своєю будовою кінетохори – пластинки, розміром близько 0,25 мкм. За деякими даними, кінетохори самі можуть викликати полімеризацію тубулінів та індукувати утворення мікротрубочок, які відходять від них в бік центріолі. Профаза закінчується розпадом ядерної оболонки і злиттям каріоплазми (ядерного соку) з цитоплазмою.

Метафаза. Хромосоми, після розчинення ядерної оболонки, розташовані в цитоплазмі досить безладно. В міру проходження метафази, всі хромосоми переміщуються в площину ядра, утворюючи екваторіальну пластинку. В пізній метафазі хромосоми перестають рухатися, вони строго лежать в одній площині на більш-менш однакових відстанях одна від одної. Якщо подивитися на метафазу з боку полюса, то можна помітити, що хромосоми розташовуються так, що їх центромерні ділянки повернені до центру веретена, а плечі – до периферії. У цей час вже повністю сформований мітотичний апарат і серед його ниток можна розрізнити безперервні, які тягнуться від полюса до полюса, і короткі, які прикріплюються одним кінцем до кінетохорів, а іншим до центріолей.

В кінці метафази закінчується процес відокремлення сестринських хроматид. Їх плечі лежать паралельно одне одному, між ними добре помітно щілину, що їх розділяє. Хромосоми з'єднані тільки центромерами. У цей час легко підрахувати число хромосом у клітині.

Анафаза. Ця стадія характеризується тим, що всі хромосоми раптово втрачають центромерні зв'язки і синхронно починають рухатися до протилежних полюсів. Швидкість руху хромосом рівномірна і може досягати 0,2–5 мкм/хв. Для клітин різних організмів і в різних умовах швидкість руху хромосом до полюсів дуже варіює.

Анафаза – найкоротша стадія, але за цей час проходить цілий ряд подій. Головною з них є сегрегація (поділ) двох ідентичних наборів хромосом і порівняно швидко їх переміщення до протилежних полюсів клітини. Під час руху хромосоми змінюють свою орієнтацію і часто набувають У-подібну форму. Вершини їх напрямлені в бік полюсів, а плечі ніби відкинуті до центру веретена. Якщо перед анафазою відбувся розрив плеча хромосоми, то під час анафази вони не будуть приймати участь в русі хромосом, а залишаться в центральній зоні. Слід відмітити, що у хромосом деяких вищих рослин немає вираженої центромерної перетяжки і нитки веретена контактують з багатьма точками на поверхні хромосом (поліцентричні хромосоми). В такому випадку хромосоми розташовуються впоперек ниток веретена. Рух хромосом обумовлений двома процесами: розходженням їх до полюсів і додатковим розходженням самих полюсів. Ці два типи руху не завжди слідуєть один за одним, а можуть проходити і одночасно. У рослин розходження хромосом проходить тільки за рахунок їх наближення до полярних зон веретена.

Телофаза. Ця фаза починається припиненням руху хромосом і закінчується початком реконструкції нового інтерфазного ядра та поділом вихідної клітини на дві дочірні.



В ранній телофазі хромосоми, не змінюючи своєї орієнтації (центромерні ділянки – до полюсу, теломерні – до центру веретена), починають деконденсуватися і збільшуватися в об'ємі. В місцях їх контакту з мембранними міхурцями цитоплазми починається формування нової ядерної оболонки, яка спочатку утворюється на латеральних поверхнях хромосом а пізніше – в центромерних і теломерних ділянках. Як тільки виникає ядерна оболонка, починається формування нових ядерць. Клітина переходить в G<sub>1</sub>-період.

В телофазі починається і закінчується процес руйнування мітотичного апарату. Він здійснюється від полюсів до екватору і якраз в середній частині веретена мікротрубочки зберігаються найдовше.

Цитокінез. Головною подією телофазі є поділ цитоплазми – цитокінез. У тваринних клітинах у полюсі екватора виникає борозна, яка все поглиблюється всередину клітин. У рослинних клітинах у площині екватора, при електронно-мікроскопічному дослідженні, виявлено міхурці, які, зливаючись, утворюють мембрани обох клітин. Потім на цих мембранах будуються целюлозні оболонки.

#### *Амітоз.*

Амітоз – прямий поділ клітини перешнуванням ядра, а потім і цитоплазми. Амітоз – це поділ клітини, у якої ядро завжди знаходиться в інтерфазному стані. При амітозі в ядрі не здійснюються складні структурні зміни (конденсація хромосом, формування ахроматинового ядра, зникнення ядерця і оболонки ядра), які спостерігаються при мітозі. Формально, результатом амітозу повинна бути поява двох клітин, однак найчастіше він призводить до поділу тільки ядра і появи дво- або багатоядерних клітин.

#### *Мейоз.*

Мейоз – особливий тип клітинного поділу, який зменшує число хромосом у два рази, тому цей тип поділу називається редукційним. У мейозі спостерігається також перерозподіл (рекомбінація) спадкового матеріалу між гомологічними хромосомами. У результаті мейозу з однієї диплоїдної клітини утворюються чотири гаплоїдні. Мейоз відбувається при гаметогенезі на стадії дозрівання гамет і при спорогенезі. Він складається з двох послідовних поділів, які швидко йдуть один за одним: першого мейотичного і другого мейотичного поділів, з них лише перший є власне редукційним, а другий – екваційний (зрівняльний) – практично відбувається як звичайний мітоз. Кожний з цих поділів має 4 фази: профазу, метафазу, анафазу і телофазу. Фази першого мейотичного поділу позначають римською цифрою I, другого – римською цифрою II. Синтез ДНК відбувається один раз – в інтерфазі I, за якою настає профазу I.

Профаза I – найбільш тривала і найбільш складна за процесами, що в ній відбуваються. Виділяють 5 стадій профазу I: лептонему, зигонему, пахінему, диплонему і діакінез.

Лептонема – стадія тонких ниток. Хромосоми ще слабо спіралізовані і мають вигляд довгих тонких ниток, зібраних у клубок.

Зигонема – стадія з'єднаних ниток. Гомологічні хромосоми, одна з яких батьківська, а інша – материнська, тісно зближуються по всій своїй довжині. Цей

процес називають кон'югацією, або синапсисом (контакт), а пару гомологічних хромосом, що кон'югують, – бівалентом.

Пахінема – стадія товстих ниток. Всі хромосоми з'єднані в біваленти. Біваленти вкорочуються і потовщуються за рахунок спіралізації хромосом. У пахінемі відбувається кросинговер – взаємний обмін ділянками гомологічних хромосом. Цитологічну картину кросинговеру видно в світловий мікроскоп у диплонемі і діакінезі.

Диплонема – стадія подвійних ниток. Хромосоми бівалента частково розходяться одна від одної, ніби відштовхуються. Процес відштовхування починається з центромерних ділянок і поширюється до кінців. Чітко видно, що кожний бівалент складається з двох хромосом, а кожна хромосома – з двох хроматид. Бівалент містить чотири хроматиди і його називають тетрадою.

У точках кросинговеру видно перехрещені хроматиди. Ділянка перехрестя хроматид називається хіазмою. Число хіазм відповідає числу кросинговерів. Хіазми утримують гомологічні хромосоми в одному біваленті до анафази.

У діакінезі продовжується процес вкорочення і потовщення хромосом. Відбуваються й інші зміни: зникають ядерця, руйнується ядерна оболонка, формується веретено поділу.

Метафаза I. Біваленти вишикуються в зоні екватора, утворюючи метафазну пластинку.

Центромери хромосом розташовуються на однаковій відстані від екватора – над і під ним. Центромера кожної хромосоми, на відміну від мітозу, з'єднана лише з одним полюсом клітини, але центромери гомологічних хромосом бівалента завжди зв'язані з протилежними полюсами.

Анафаза I. Центромери хромосом не розділяються. До полюсів розходяться не хроматиди від кожної хромосоми, як у мітозі, а цілі гомологічні хромосоми від кожного бівалента. На кожному полюсі формується гаплоїдний набір хромосом, тобто відбувається редукція числа хромосом. Хромосоми – двохроматидні.

Телофаза I. Утворюються дві дочірні клітини. В ядрі кожної з них гаплоїдний набір хромосом ( $n$ ), але оскільки хромосоми двохроматидні, кількість ДНК відповідає не гаплоїдному ( $c$ ), а диплоїдному набору ( $2c$ ).

Другий мейотичний поділ настає після короткої інтерфази II, де синтез ДНК не відбувається, і приводить у відповідність число хромосом і кількість ДНК. Він проходить як мітоз. Профаза II дуже коротка. У метафазі II хромосоми вишикуються в екваторіальній площині веретена. В анафазі II центромери розділяються, сестринські хроматиди стають дочірніми хромосомами і розходяться до протилежних полюсів. У телофазі II формуються чотири клітини. Кожна з них містить гаплоїдний набір хромосом і відповідну кількість ДНК.

Біологічне значення мейозу:

1) мейоз підтримує з покоління в покоління постійне число хромосом виду, яке дорівнює диплоїдному, шляхом зменшення в два рази числа хромосом у гаметах. При злитті гаплоїдних гамет (заплідненні) у зиготі відновлюється

диплоїдний набір і всі клітини організму, які утворюються з неї мітозом будуть мати диплоїдне число хромосом.

2) мейоз забезпечує генетичну неоднорідність гамет. Механізмів цього забезпечення два: 1) кросинговер у профазі I зумовлює нові комбінації алелей (генетичні рекомбінації) в хромосомах і відповідно в статевих клітинах; 2) внаслідок незалежного розходження негомологічних хромосом в анафазі I виникають різні комбінації батьківських і материнських хромосом у гаметах.

### **7.3 Реакція клітин на зовнішні впливи.**

Організм і його клітини постійно піддаються впливу найрізноманітніших хімічних, фізичних або біогенних факторів. Ці фактори можуть викликати первинне порушення однієї чи декількох клітинних структур, що у свою чергу призводить до функціональних порушень. Залежно від інтенсивності ушкодження, його тривалості й характеру частка клітини може бути різною. Змінені в результаті ушкодження клітини можуть пристосуватися до фактора, що впливає, відновлюватися, реактивуватися після зняття ушкоджувального впливу чи змінитися необоротно й загинути.

Виходячи з цього, функціональні та морфологічні картини клітин у цих станах дуже різноманітні. На різні фактори у разі оборотного ушкодження клітини відповідають низкою змін.

При різних ушкодженнях клітин значно знижується окисне фосфорилування: припиняється синтез АТФ і зростає споживання кисню. Для ушкоджених клітин характерне посилення гліколітичних процесів, зменшення кількості АТФ, активація протеолізу. Найчастішою зміною структури ядра за різних впливів на клітину є конденсація хроматину, що може свідчити про зменшення інтенсивності синтетичних процесів.

На ранніх етапах ушкоджені клітини часто набувають кулястої форми і втрачають численні клітинні вирости й мікроворсинки. Надалі, навпаки, зміни плазмолемі зводяться до появи на поверхні клітин різних виростів чи дрібних міхурів. На початкових стадіях порушення окисного фосфорилування відбувається стискання мітохондріального матриксу й деяке розширення міжмембранного простору. Надалі цей тип реакції мітохондрій може змінитися їхнім набряканням, що особливо часто має місце за всіляких патологічних змін клітин. Мітохондрії при цьому набувають сферичної форми і збільшуються в розмірах, відбувається обводнювання матриксу, він стає світлим. Набухання мітохондрій, як правило, супроводжується редукцією кількості й розміру крист. При необоротному ушкодженні мітохондрій відбувається розрив їхніх мембран, матрикс змішується з гіалоплазмою.

Система ендоплазматичної сітки найчастіше піддається вакуолізації й розпаду на дрібні пухирці. При цьому на мембранах гранулярної сітки кількість рибосом зменшується, що однозначно вказує на зниження активності білкового синтезу. Цистерни апарата Гольджі також можуть збільшуватися в об'ємі або розпадатися на дрібні вакуолі. В ушкоджених клітинах відбувається активація лізосом, збільшується кількість аутофагосом. При важких клітинних

ушкодженнях мембрани лізосом розриваються і лізосомні гідролази починають руйнувати самі клітини – відбувається лізис клітин.

Ушкоджені клітини різко знижують мітотичну активність, часто затримуються на різних стадіях мітозу, головним чином, через порушення мітотичного апарата, дуже чутливого до змін внутрішньоклітинного середовища.

Якщо зміни в клітині не зайшли занадто далеко, відбувається репарація клітинних ушкоджень, повернення клітини до нормального функціонального стану. Процеси відновлення внутрішньоклітинних структур називають внутрішньоклітинною регенерацією.

Репарація клітин буває повною, коли відновлюються всі властивості даних клітин, чи неповною. В останньому випадку після зняття дії ушкоджувального фактора нормалізуються деякі функції клітин, однак через якийсь час вони вже без усякого впливу гинуть. Особливо часто це спостерігається при ушкодженні клітинного ядра.

Клітини можуть адаптуватися до дії несприятливих чинників, наприклад, клітини рослин до дії важких металів. Так, іони важких металів, які подолали бар'єр плазматичної мембрани потрапляють в цитоплазму. З цитоплазми більша частина металів надходить у вакуолу. У вакуолі важкі метали утворюють комплекси з органічними кислотами, що є одним з механізмів їх детоксикації.

Дією на рослини важких металів індукується синтез фітохелатинів. Фітохелатини – це поліпептиди, що складаються з 1–10 лінійних ланцюгів глютамінової кислоти та цистеїну і закінчуються гліцином. Вони зв'язують важкі метали через групи залишків цистеїну в стабільні тіолатні комплекси.

Поряд з фітохелатинами за дії важких металів у рослин може посилювати синтез ще однієї групи захисних поліпептидів – тіонеїнів. Це специфічні низькомолекулярні білки з високим вмістом цистеїну (30 %).

Ще одним механізмом адаптації клітин рослин є індукований синтез стійких до дії важких металів ферментів, що регулюють звичні метаболічні шляхи. Такий механізм адаптації досліджено на прикладі пероксидази, поліфенолоксидази, карбоангідрази та ряду інших ферментів.

### **Контрольні питання**

1. Назвіть фази клітинного циклу.
2. Дайте коротку характеристику мітозу.
3. Які функції мітозу?
4. Що таке амітоз?
5. Перерахуйте етапи мейозу.
6. Яке біологічне значення мейозу?
7. Яке біологічне значення кросинговеру?
8. Що відбувається у разі пошкодження клітини?
9. Які наслідки ушкодження клітини?
10. Як клітини можуть адаптуватися до несприятливого впливу?

## Лекція 8. Спадковість та мінливість (I)

8.1 Структура гена і генома.

8.2 Генетичний код.

8.3 Експресія генів. Сучасні уявлення щодо епігенетичних систем регуляції генної експресії.

8.4 Закономірності спадковості. Хромосомна теорія спадковості.

### 8.1 Структура гена і генома.

Термін ген було введено у 1910 р. датським генетиком Вецеліусом Йогансенем і відносилось до гіпотетичної одиниці інформації, що регулює спадковість індивідуальних ознак живого організму. Пізніше, коли була відкрита хімічна структура генів, даний термін отримав іншу інтерпретацію.

Ген – це ділянка ДНК, яка є необхідною і достатньою для повноцінного синтезу функціональної молекули РНК.

Геном – це сукупність спадкового матеріалу, що міститься у гаплоїдному наборі хромосом даного організму. Спадкова інформація записана у послідовності нуклеотидних залишків нуклеїнової кислоти. У переважній більшості організмів спадковий матеріал – це молекули ДНК, і лише певні групи вірусів мають за спадковий матеріал РНК.

Одним із найважливіших типів продуктів транскрипції генів є мРНК – матричні РНК, які використовуються далі як матриці для синтезу білків. У цьому випадку білок є кінцевим продуктом гена, який, відповідно, називається білковим. Крім того, досить велика кількість генів кодує різноманітні молекули РНК, які не піддаються трансляції (є кінцевими продуктами): рРНК – рибосомні РНК; тРНК – транспортні РНК; маленькі ядерні РНК; мікро-РНК; інші види РНК, не для всіх із яких з'ясовано їхні функції.

Для протеїнів, які складаються більше як з однієї субодиниці, тобто мають четвертинну структуру, що об'єднує декілька поліпептидних ланцюгів, кожна субодиниця може кодуватись окремим геном, який називають цистроном. Відповідно, цистрон – це ділянка геному, на якій записано інформацію про мРНК окремого поліпептидного ланцюга. Так, наприклад, існують окремі цистрони для субодиниць гемоглобіну.

Характерною ознакою генів еукаріотів (на відміну від прокаріотів) є мозаїчний принцип будови кодуючої частини: власне кодуюча частина – це послідовність окремих змістовних ділянок – екзонів, розділених беззмістовними інтронами. Часто екзони відповідають окремим структурним доменам мультидоменних білків: еволюційне збирання білка з кубиків-доменів може здійснюватись шляхом перетасування екзонів на рівні ДНК. Беззмістовними інтронами є в тому сенсі, що не містять інформації про кінцевий продукт, але в межах інтронів часто розташовані важливі регуляторні ділянки.

Функціонально зі структурними генами пов'язані фрагменти ДНК, які не несуть власне генетичної інформації, а саме: спейсери – ділянки, що відділяють гени один від одного, і регуляторні послідовності, які беруть участь у регуляції

діяльності структурних генів. Прикладом останніх є промотори – ділянки, з яких запускається транскрипція, та енхансери – місця зв'язування транскрипційних факторів. Регуляторні послідовності можуть розташовуватися поруч зі структурними генами, функцію яких вони регулюють (промотори), або бути більш-менш віддаленими від них (енхансери).

На ДНК також знаходяться багато разів повторювані послідовності (повтори). У геномі людини особливо багато так званих коротких повторів (сателітної ДНК), що складаються менш ніж з 10 нуклеотидних пар. Їхня кількість в одній клітині може сягати 1 млн. Вони не кодують жодного пептидного продукту чи РНК, їх закономірно виявляють в центромерних і теломерних ділянках молекул ДНК. На цій підставі вважають, що короткі повтори можуть бути причетними до процесів клітинного поділу (прикріплення хромосом до білків мітотичного веретена) і стабілізації хромосом після завершення редуплікації ДНК. Крім коротких, у геномі людини містяться середньої довжини і дуже довгі повтори, функція яких до сьогодні залишається невідомою.

У складі ДНК присутні транспозони. Так називають окремі фрагменти ДНК, здатні переміщуватися в геномі як у межах однієї хромосоми, так і між хромосомами. Ці рухливі елементи складаються з сотень, тисяч і десятків тисяч нуклеотидних пар. Основна їхня частина припадає на повторювані послідовності середньої довжини, які не несуть генетичної інформації. Проте більшість транспозонів містить гени, що кодують структуру білків-ферментів, необхідних для їхнього переміщення в геномі, тобто власне транспозиції. Транспозони вважаються молекулярними паразитами. Одна частина з них є «реліктовими» ділянками ДНК, вимкненими через мутації з активного функціонування під час тривалого процесу еволюційного розвитку, друга – має ретровірусне походження. Транспозони, як правило, не виявляють своєї активності, проте можуть спричинитися до мутацій, якщо вбудовуються в ділянки структурних генів. Є дані про те, що з транспозонами можуть бути пов'язані і деякі структурні зміни хромосом (хромосомні мутації). Однак, підтверджено і позитивне значення деяких транспозонів.

Властивості гена:

Основні властивості гена – дискретність (цілісність), алельність і постійність.

- Дискретність виявляється у характері дії гена, в успадкуванні ознаки, обумовленої даним геном. Він визначає розвиток ознаки чи властивості організму. На молекулярному рівні дискретність виявляється дією ферменту РНК-полімерази, яка впізнає межі гена, у створенні цим ферментом РНК-копії гена і у можливості комплементарного з'єднання такої РНК з ДНК гена.

- Алельність гена чітко проявляється при аналізі успадкування ознак у гібридів, коли прояв ознаки залежить від алельного стану гена, тобто його домінантності, рецесивності та іншого стану. Алелі – різні форми того самого гена.

- Постійність гена підтверджується стабільністю нуклеїнових кислот, що відображається в стабільності фенотипових показників. Мутації генів, які виникають на певних відрізках часу, не порушують закон про постійність гена, а по суті, підтверджують його, оскільки нові мутантні форми до чергової рідкісної мутації зберігаються без змін.

Із загальних властивостей гена випливають його специфічні властивості. Так, один ген може впливати одночасно на перебіг різних реакцій і розвиток багатьох ознак і властивостей організму, таким чином діяти множинно; це явище має назву плейотропного ефекту гена.

З іншого боку гени мають здатність до сумісного визначення однієї ознаки кількома генами (це – полімерна, або полігенна дія).

Специфічною властивістю гена є його градуальність, яка виражається в ефекті його дози, тобто нагромадження певної дози гена в соматичних клітинах може призвести до посилення чи послаблення прояву ознак.

Ген характеризується також властивостями модифікувати дію інших генів. Крайня форма такого впливу – здатність до епістатичної дії, або супресії, коли спостерігається повна пригнічуюча дія другого неалельного гена.

Особливою властивістю гена є здатність деяких алелей викликати загибель організму (летальна дія гена), а також мутації інших генів (мутаційна дія гена).

Встановлено, наприклад, що у людини міститься близько 30 000 генів, розташованих у 23 хромосомах. При цьому, на гени припадає лише близько 3 % геному людини. Близько 50 % генів людини мають гомологів у різних організмів, тобто ці гени забезпечують універсальною інформацією, необхідною для функціонування кожного живого організму. Зокрема, це гени ензимів метаболічних шляхів. Разом з тим, залежно від філогенетичного положення, організми істотно відрізняються за кількістю генів, що беруть участь у забезпеченні адгезії клітин (контактів із іншими клітинами), генів регуляції активності (тобто генів, що запускають програму розвитку організму та відповіді клітини на сигнали) та генів трансмембранних транспортних систем.

Геном мітохондрій і хлоропластів – автономний елемент еукаріотичного геному. Циркулярна (як правило) молекула мітохондріальної ДНК містить від 6 тис. до 2 млн. пар основ і певний набір генів (рРНК, тРНК, деяких білків). Мітохондріальні гени містять інтрони (але не у ссавців). Розмір мітохондріального геному знижується в ході еволюції. Циркулярна ДНК хлоропластів більша за розміром – містить до 200 тис. пар основ, хлоропластний геном кодує до ~100 білків.

Характерною особливістю бактерій є наявність у клітині, поряд із основною бактеріальною ДНК, невеликих автономних елементів геному – плазмід. Плазміда є циркулярною молекулою ДНК (типовий розмір ~3 тис. пар основ), яка містить кілька генів і реплікується незалежно від основної бактеріальної ДНК. Плазмід широко використовуються як зручний інструмент молекулярно-біологічних досліджень.

## 8.2 Генетичний код.

Генетичний код це певна послідовність азотистих основ нуклеотидів, що відповідає послідовності амінокислот у білку. Кожна амінокислота кодується трьома азотистими основами, що розміщені у певній послідовності – триплетом, який називається кодоном (табл. 1).

Таблиця 1 – Таблиця генетичного коду (у дужках вказані азотисті основи для ДНК, без них – для РНК)

Перша основа	Друга основа				Третя основа
	У (А)	Ц (Г)	А (Т)	Г (Ц)	
У (А)	Фен	Сер	Тир	Цис	У (А)
	Фен	Сер	Тир	Цис	Ц (Г)
	Лей	Сер	–	–	А (Т)
	Лей	Сер	–	Три	Г (Ц)
Ц (Г)	Лей	Про	Гіс	Арг	У (А)
	Лей	Про	Гіс	Арг	Ц (Г)
	Лей	Про	Глн	Арг	А (Т)
	Лей	Про	Глн	Арг	Г (Ц)
А (Т)	Іле	Тре	Асн	Сер	У (А)
	Іле	Тре	Асн	Сер	Ц (Г)
	Іле	Тре	Ліз	Арг	А (Т)
	Мет	Тре	Ліз	Арг	Г (Ц)
Г (Ц)	Вал	Ала	Асп	Глі	У (А)
	Вал	Ала	Асп	Глі	Ц (Г)
	Вал	Ала	Глу	Глі	А (Т)
	Вал	Ала	Глу	Глі	Г (Ц)

Генетичний код має характерні особливості:

1. Універсальність – код однаковий для усіх організмів. Один і той самий триплет (кодон) кодує одну і ту ж саму амінокислоту, виключення складають деякі генетичні системи (наприклад, гени мітохондрій і хлоропластів) для яких кодони відрізняються від стандартного коду, властивого більшості організмів.

2. Кожна ділянка ДНК містить інформацію не більш ніж про один білок, іншими словами, якщо ділянка ДНК кодує білок, то вона не може кодувати (починаючи з якого-небудь іншого нуклеотида) інший білок.

3. Виродженість – більшість амінокислот можуть кодуватися декількома кодонами. Виняток складають дві амінокислоти – метіонін і триптофан, які мають лише по одному варіанту кодона.

4. Між генами існують стоп-кодони – три спеціальних триплети, кожен з яких означає закінчення синтезу поліпептидного ланцюга.

5. Всередині генів стоп-кодонів немає.



### 8.3 Експресія генів. Сучасні уявлення щодо епігенетичних систем регуляції генної експресії.

Генна експресія – це складний молекулярний механізм реалізації спадкової інформації в конкретну фенотипову ознаку.

Процес експресії гена включає такі етапи:

1) транскрипція – складний біологічний процес реакцій матричного синтезу, який забезпечує передачу інформації з послідовності нуклеотидів ДНК на послідовність нуклеотидів РНК.

2) процесинг – процес дозрівання іРНК (або тРНК).

У клітинах прокариотів, зокрема, в найбільш вивченій бактеріальній клітині – *E. coli*, молекули мРНК синтезуються одразу у «зрілому» вигляді, тобто готовими до виконання своїх біохімічних функцій. На відміну від цього, в результаті процесів біосинтезу полірибонуклеотиду, що відбуваються в еукаріотичних клітинах, утворюється первинний транскрипт (гетерогенна ядерна РНК, або пре-мРНК), який здатний до перетворення у функціональну повноцінну молекулу в результаті реакцій посттранскрипційної модифікації – процесингу (дозрівання).

Процесинг первинного транскрипту включає в себе:

– приєднання до 5'-кінця молекули специфічної нуклеотидної структури – так званого «кепу». Як «кеп» виступає сполучений трифосфатним зв'язком з 5'-кінцевим нуклеотидом 7-метилгуанозин;

– приєднання до 3'-кінця первинного транскрипту поліаденілатного «хвоста» – poly(A)-послідовності довжиною в 20–250 нуклеотидів.

Значення кепування та поліаденілування полягає у підсиленні трансляційної активності зрілої мРНК та протидії руйнуючому впливу клітинних РНК-аз;

– вирізання неінформативних послідовностей нуклеотидів з молекул пре-мРНК. При транскрипції молекула РНК синтезується суцільно (первинний продукт транскрипції – первинний транскрипт – містить екзони та інтрони). Отже, необхідним етапом експресії гена є процес сплайсингу – вирізання інтронів і зшивання екзонів у кінцевий транскрипт, який може бути використаний як матриця для білкового синтезу. При цьому сплайсинг може бути спрямований різними шляхами – альтернативний сплайсинг – унаслідок чого утворюються різні кінцеві продукти – різні білки.

Зріла мРНК, тобто така, що була піддана реакціям кепування на 5'-кінці, поліаденілування на 3'-кінці, сплайсингу та метилюванню окремих нуклеотидів, надходить з ядра в цитоплазму у вигляді рибонуклеопротейдних комплексів, що здатні взаємодіяти з рибосомами в процесі трансляції.

3) трансляція – складний біологічний процес реакцій матричного синтезу, який забезпечує передачу інформації з послідовності нуклеотидів РНК на послідовність амінокислот в поліпептидах.

4) фолдінг та модифікація поліпептидів в клітині (в цитоплазмі та вакуолярній системі), які приводять до структурної організації білків та набуттю ними функціональної активності.

5) експресія в ознаку. Утворений білок виконує свою функцію, яка на морфологічному рівні визначає конкретну ознаку (ген) або фенотип (при взаємодії з іншими генами).

#### *Епігенетична регуляція експресії генів.*

Епігенетика вивчає спадкові зміни в фенотипі або в експресії генів, що зумовлені іншими, не генетичними механізмами. На сучасному етапі розвитку науки виявлена низка епігенетичних феноменів, до яких належать ефект положення, парамутація, трансвенція, РНК-інтерференція, супресія транспозонів, геномний імпринтинг, особливий стан хроматину, метилювання ДНК і інактивація X-хромосоми.

Наприклад, метилювання ДНК – це модифікація молекули ДНК без зміни нуклеотидної послідовності ДНК, що можна розглядати як частину епігенетичної складової генома. Метилювання ДНК полягає в приєднанні метильної групи. Найбільш загальним місцем метилювання ДНК є основа цитозин (С), безпосередньо за ним – гуанін (G) – така комбінація пари основ відома як CG. Підвищення рівня метилювання в 5'-ділянці гена веде до зменшення або повного пригнічення експресії гена, зниження – до підвищення рівня його експресії.

Метилювання ДНК вважається, в основному, властивим еукаріотам. У людини метильовано близько 1 % ДНК генома.

### **8.4 Закономірності спадковості. Хромосомна теорія спадковості.**

Основні закономірності спадкування були відкриті Г. Менделем і сформульовані ним у 1865 р. у роботі «Досліди над рослинними гібридами». Ці закони були перевідкриті в 1900 р. Г. де Фризом, К. Корренсом і Е. Чермаком. Потім були описані явища зчеплення генів (Т. Морган зі співробітниками, 1911), різні види їхньої взаємодії, що справляють істотний вплив на процес реалізації спадкової інформації.

Закони Г. Менделя:

1. *Закон одноманітності гібридів першого покоління (закон домінування).* У дослідах Менделя при схрещуванні сортів гороху з жовтим і зеленим насінням усе потомство (тобто гібриди першого покоління) виявилось з жовтим насінням. При цьому не мало значення, з якого саме насіння (жовтого чи зеленого) вирости материнські (батьківські) рослини. Отже, обидва батьки однаковою мірою здатні передавати свої ознаки потомству. Аналогічні результати було отримано і в дослідженні інших ознак. Виявлена закономірність дістала назву першого закону Менделя, або закону одноманітності гібридів першого покоління. Стан (алель) ознаки, який виявляється в першому поколінні потомків, назвали домінантним, а стан, який у першому поколінні гібридів не виявляється – рецесивним. Перший закон Менделя, або закон одноманітності гібридів першого покоління, можна сформулювати так: усе потомство (гібриди) особин, гомозиготних за альтернативними проявами однієї з ознак у першому поколінні, будуть за цією ознакою одноманітними (гетерозиготними) як за фенотипом, так і за генотипом.

2. *Закон розщеплення ознак.* У разі схрещування гетерозиготних гібридів першого покоління між собою (самозапилення або споріднене схрещування) у другому поколінні з'являються особини як з доміантними, так і з рецесивними станами ознаки, тобто виникає розщеплення, яке відбувається в певних відношеннях: 75 % особин мають доміантний стан ознаки, а 25 % – рецесивний (розщеплення 3 : 1). Ця закономірність дістала назву другого закону Менделя, або закону розщеплення. Отже, другий закон Менделя, або закон розщеплення, формулюється так: у разі схрещування двох гібридів першого покоління, які аналізують за однією ознакою, в потомстві спостерігається розщеплення за фенотипом у співвідношенні 3 : 1 і за генотипом у співвідношенні 1 : 2 : 1.

3. *Закон незалежного комбінування станів ознак.* Схрещування, за якого вивчають потомків за кількома ознаками, що мають альтернативні прояви, називають полігібридним. Найпростішим його випадком є дигібридне схрещування потомків, що аналізують також за двома ознаками з альтернативними проявами, які притаманні також батьківським організмам. Третій закон Менделя формулюється так: у разі схрещування гомозиготних особин, які відрізняються двома і більше ознаками, у другому поколінні ( $F_2$ ) спостерігаються незалежне успадкування і комбінування станів ознак, якщо гени, які їх визначають, містяться в різних парах гомологічних хромосом.

#### *Взаємодія генів.*

Відхилення від законів Менделя викликають різні види взаємодії генів (за винятком повного домінування). Воно пояснюється геномним рівнем організації спадкового матеріалу.

Розрізняють взаємодію алельних і неалельних генів.

Взаємодія алельних генів:

Взаємодія алельних генів називається внутрішньоалельною. Виділяють наступні його види: повне домінування, неповне домінування, наддомінування і кодомінування.

При повному домінуванні один ген цілком пригнічує прояв іншого гена (виконуються закони Менделя), при цьому гомозиготи по доміантній ознаці і гетерозиготи фенотипово не розрізняються. Наприклад, ген (алель) жовтого кольору насіння гороху цілком пригнічує ген зеленого забарвлення, ген карого кольору очей у людини пригнічує ген блакитного забарвлення.

При неповному домінуванні (проміжному успадкуванні) доміантний ген не повністю пригнічує прояв дії рецесивного гена. У гібридів першого покоління спостерігається проміжне успадкування, а в другому поколінні – розщеплення по фенотипу і генотипу однаково – 1 : 2 : 1 (виявляється доза дії генів). Наприклад, якщо схрестити рослини запашного горошку з червоними і білими квітами перше покоління буде мати рожеві квітки.

При наддомінуванні доміантний ген у гетерозиготному стані виявляє себе сильніше, ніж у гомозиготному. Наприклад, у мухи дрозофіли є рецесивний летальний ген (a) – гомозиготи (aa) гинуть. Мухи, гомозиготні по гену A (AA) мають нормальну життєздатність, а гетерозиготи (Aa) – живуть довше і більш

плідні, чим домінантні гомозиготи. Пояснити це можна взаємодією продуктів генної активності.

При кодомінуванні гени однієї алельної пари рівнозначні, жоден з них не пригнічує дії іншого; якщо вони обидва знаходяться в генотипі, обидва виявляють свою дію. Типовим прикладом кодомінування є успадкування груп крові людини по АВО (група АВ) системі. Одночасна присутність у генотипі генів  $J^A$  і  $J^B$  обумовлює наявність в еритроцитах антигенів А і В (IV група крові). Гени  $J^A$  і  $J^B$  не пригнічують один одного – вони є рівноцінними, кодомінантними.

Своєрідні внутрішньоалельні взаємодії спостерігаються у випадках множинних алелей. Множинними називаються алелі, що представлені у популяції більш ніж двома алельними станами. Вони виникають у результаті багаторазової мутації того самого локусу хромосоми. У цих випадках, крім домінантного і рецесивного генів, з'являються ще і проміжні алелі, які стосовно домінантного гену поведуться як рецесивні, а стосовно рецесивного як домінантні. Наприклад, три гени  $J^0$ ,  $J^A$  і  $J^B$  детермінують успадкування чотирьох груп крові людини по АВО системі антигенів.

Взаємодія неалельних генів:

Взаємодія неалельних генів називається міжалельною. Розрізняють наступні його види: комплементарність, епістаз і полімерію.

При комплементарності присутність в одному генотипі двох домінантних (рецесивних) генів з різних алельних пар приводить до появи нового варіанта ознаки. Типовий приклад – розвиток слуху людини. Для нормального слуху в генотипі людини повинні бути присутні домінантні гени з різних алельних пар – D і E. Ген D відповідає за нормальний розвиток равлика вуха, а ген E – за розвиток слухового нерва. У рецесивних гомозигот (dd) буде недорозвинений равлик вуха, а при ee – недорозвинений слуховий нерв. Люди з генотипами DDee (Ddee), ddEE (ddEe) і ddee будуть глухими.

При епістазі домінантний (рецесивний) ген з однієї алельної пари пригнічує дію домінантного (рецесивного) гена з іншої алельної пари. Це явище протилежне комплементарності. Пригнічуючий ген називається супресором (інгібітором). Наприклад, у курей домінантний ген C детермінує синтез пігменту, а домінантний алель іншого гена I є його супресором, кури з генотипом CCII (CCiI, CcIi) – мають біле пір'я.

При полімерії домінантні гени з різних алельних пар впливають на ступінь прояву тієї самої ознаки. Полімерні гени прийнято позначати однією буквою латинського алфавіту з цифровими індексами, наприклад,  $A_1A_1$ ,  $A_2A_2$ ,  $a_3a_3$ , і т.д. Ознаки, які детермінуються полімерними генами, називаються полігенними. У такий спосіб успадковуються багато кількісних і деяких якісних ознак у тварин і людини: ріст, маса тіла, величина артеріального тиску, колір шкіри й ін. Ступінь прояву цих ознак залежить від кількості домінантних генів у генотипі (чим їх більше, тим сильніше виражена ознака) і значною мірою від впливу умов середовища. У людини може спостерігатися схильність до різних захворювань: гіпертонічної хвороби, ожирінню, цукровому діабету, шизофренії й ін. Дані ознаки при сприятливих умовах середовища можуть і не проявитися чи бути

слабко вираженими. Це відрізняє полігенно наслідувані ознаки від моногенних. Змінюючи умови середовища і проводячи профілактичні заходи можна значно знизити частоту і ступінь виразності деяких мультифакторних захворювань. Підсумовування «доз» полімерних генів (адитивна дія) і вплив середовища забезпечує існування неперервних рядів кількісних змін. Мінімальна кількість полімерних генів, при якому виявляється ознака, називається граничним ефектом.

#### *Хромосомна теорія спадковості.*

На основі даних про успадкування, зчеплене зі статтю, про нерозходження хромосом, про зчеплене успадкування і кросинговер Т. Морган із співробітниками створили хромосомну теорію спадковості. Основні положення хромосомної теорії спадковості:

- 1) гени розташовані в хромосомах; різні хромосоми містять неоднакову кількість генів;
- 2) кожна з негомологічних хромосом має свій унікальний набір генів;
- 3) гени розташовані вздовж хромосом у лінійному порядку; кожен ген займає в хромосомі певну ділянку (локус);
- 4) алельні гени заповнюють однакові локуси гомологічних хромосом;
- 5) усі гени однієї хромосоми утворюють групу зчеплення, завдяки чому відбувається зчеплене успадкування деяких ознак;
- 6) сила зчеплення між двома генами обернено пропорційна відстані між ними;
- 7) зчеплення між генами, розташованими в одній хромосомі, порушуються внаслідок кросинговеру, під час якого гомологічні хромосоми обмінюються своїми ділянками;
- 8) кожен біологічний вид характеризується певним каріотипом.

#### **Контрольні питання**

1. У якому році було запроваджено термін «ген»?
2. Що таке ген?
3. Перелічіть характерні ознаки генів еукаріотів.
4. Дайте характеристику транспозонів.
5. Перелічіть властивості гена.
6. Що таке генетичний код та які його властивості?
7. Назвіть етапи експресії генів.
8. Що таке епігенетичне регулювання експресії генів?
9. Перерахуйте закони Менделя.
10. У чому суть хромосомної теорії спадковості?

## Лекція 9. Спадковість та мінливість (II)

9.1 Мінливість та її форми.

9.2 Типи мутацій. Наслідки мутаційної мінливості.

9.3 Трансгенні організми.

### 9.1 Мінливість та її форми.

Мінливість можна визначити як здатність генетичного апарату до змін, які зумовлюють фенотипові відмінності між особинами одного виду в ряду поколінь або в межах одного покоління. Мінливість може бути спричинена змінами геному (спадкова мінливість) або виникати в результаті зміни експресії генів за дії факторів навколишнього середовища протягом індивідуального розвитку (неспадкова мінливість, або модифікаційна мінливість).

Спадкова мінливість може бути зумовлена утворенням або нових варіантів послідовностей нуклеотидів ДНК (мутаційна мінливість), або нових комбінацій уже існуючих послідовностей, які виникають за рахунок рекомбінації та випадкового розподілу хромосом у мейозі (комбінативна мінливість).

Прикладом модифікаційної мінливості може слугувати стрілолист, що має різні листя: стрілоподібне (надводне), серцеподібне (плаваюче) і стрічкоподібне (підводне). Отже, у стрілолиста спадково детермінована не певна форма листа, а здатність в деяких межах змінювати цю форму в залежності від умов існування. Ця властивість є пристосуванням організму до умов існування. Таким чином, норма реакції, тобто здатність організму давати визначений фенотип у різних умовах зовнішнього середовища, визначається генотипом, а самі пристосування носять, зазвичай, адаптаційний характер.

Прикладом адаптивного значення модифікаційної мінливості також може бути набуття здатності зброджувати незвичайний субстрат – галактозу клітинами дріжджів. За звичай дріжджі зброджують глюкозу, але якщо клітини помістити на середовище, що містить тільки галактозу, то через деякий час клітини починають зброджувати і галактозу, оскільки у клітин відбувається синтез спеціальних ферментів з неактивних попередників у присутності іншого субстрату. Якщо такі адаптовані до нових умов клітини знову перенести на середовище, що містить глюкозу, то вони знову відновлюють здатність зброджувати глюкозу. Подібні адаптивні зміни спостерігаються у багатьох мікроорганізмів і, безсумнівно, відіграють важливу роль у поширенні виду і збереженні його в боротьбі за існування.

У людини, наприклад, можна назвати ознаки, що мають однозначну норму реакції (група крові, колір волосся та ін.), і ознаки, що, характеризуються широкою нормою реакції (ріст, вага та ін.).

### 9.2 Типи мутацій. Наслідки мутаційної мінливості.

Мутація – раптова стрибкоподібна зміна спадкової ознаки, зумовлена зміною генетичного матеріалу. Мутагенез – процес виникнення мутацій. Мутації

вперше описав у рослини енотери (*Oenothera lamarckiana*) і ввів цей термін у науку голландський ботанік Г. де Фріз (1901).

Мутації характеризуються наступними особливостями:

- мутаційні зміни зумовлені зміною спадкових структур у статевих або соматичних клітинах і можуть відтворюватися у наступних поколіннях;
- мутації виникають раптово у одиничних особин, носять випадковий, спрямований характер, можуть бути рецесивними і домінантними;
- мутації можуть виникати у різних напрямках, можуть зачепити одну або кілька ознак і властивостей, можуть бути цінними, корисними і шкідливими;
- одні й ті ж мутації можуть виникати повторно.

Залежно від того, зміною яких спадкових структур обумовлена мутація, вони класифікуються на генні, хромосомні та геномні.

*Геномні мутації.*

Якщо в каріотипі відбувається зміна числа хромосом, то говорять про геномні мутації. До них відносяться поліплоїдія і гетероплоїдія (анеуплоїдія).

Поліплоїдія – збільшення числа хромосом в 2, 3, 4 і більше разів в результаті додавання повних хромосомних наборів із-за порушення поділу. У поліплоїдних організмів відбувається збільшення числа хромосом, кратне гаплоїдному набору:  $3n$  – триплоїд,  $4n$  – тетраплоїд,  $5n$  – пентаплоїд і т.д.

У рослин поліплоїди життєздатні і деякі володіють підвищеною врожайністю (крупніше листя, стебла, коренеплоди, плоди, квітки). Серед культурних рослин дуже багато поліплоїдів: пшениця, картопля, овес, цукрова тростина, бавовник, тютюн, суниця, слива, вишня, яблуна та інші. Методів отримання поліплоїдних сільськогосподарських рослин досить багато. Переважна кількість із них ґрунтується на використанні колхіцину – речовини із групи алкалоїдів. Добувають його із рослини пізньоцвіт осінній (*Colchicum autumnale*). Слабкий розчин колхіцину блокує процес утворення веретена поділу. Тому у мітозі хромосоми не розходяться до полюсів, клітина не ділиться і утворюється ядро із подвоєною кількістю хромосом.

Поліплоїдія у людини є летальною мутацією. Наприклад, триплоїдія у людини (69 хромосом) є досить частою спонтанною мутацією набору хромосом в ембріогенезі. Але більшість таких зародків гинуть на першому місяці розвитку. До 6–7 місяця розвитку доживає 1%, що зазвичай закінчується спонтанними абортами. Іноді такі діти (синдром триплоїдії-69, ХХУ) народжуються, але живуть тільки 5–7 днів (мутація напівлетальна). Такі діти мають множинні вади розвитку головного мозку, серця, шлунково-кишкового тракту та ін. Причинами поліплоїдії є наслідки дії мутагенних чинників, внаслідок чого в клітинах може спостерігатися ендомітоз – подвоєння хромосом, але без подальшого поділу клітини. В результаті цього відбувається кратне збільшення хромосомних наборів клітин.

Гетероплоїдія (анеуплоїдія). Внаслідок порушень складних молекулярних процесів мейозу число хромосом в гаметах може змінюватися. Якщо такі гамети приймають участь у заплідненні, то утворюються аномальні зиготи. Якщо яка-небудь з хромосом в каріотипі організму опиняється в потрібному наборі, то це

називається трисомією ( $2n+1$ ), а такий організм називається трисоміком. Трисомії відомі у багатьох видів рослин і тварин, а також у людини. У людини описані трисомії за 8, 9, 13, 14, 18, 21 парами хромосом, X і Y. Життєздатними є лише трисомії по 21, X та Y-хромосомам, всі інші призводять до загибелі в перші дні після народження. Полісомія по X-хромосомі може доходити до п'яти із збереженням життєздатності. Приклади трисомії по аутосомам людини: по 21-й хромосомі – синдром Дауна (47, +21); по 18-й хромосомі – синдром Едвардса (47, +18); по 13-й хромосомі – синдром Патау (47, +13). Приклад анеуплоїдії по статевим хромосомам: синдром Клайнфельтера (47, XXY) (може зустрічатися XXXY, XXYY і інші зміни числа хромосом). При цьому люди найчастіше або нежиттєздатні, або відрізняються зниженою життєздатністю і рядом патологічних ознак.

Якщо в результаті порушення ділення одна з хромосом втрачається ( $2n-1$ ), то це явище називається моносомією, а організм моносомним. Анеуплоїдія виникає в результаті нерозходження гомологічних хромосом при мейозі. Якщо відсутні дві різні хромосоми, то організм є подвійним моносоміком ( $2n-2$ ). Моносоміки зазвичай нежиттєздатні. Вважається, що близько 20% моносомій закінчується летально, ще в перші дні ембріонального розвитку, останні гинуть на пізніших стадіях. Єдиним прикладом життєздатної моносомії у людини є синдром Шерешевського-Тернера (45, X0).

Мутації геномів завжди проявляються фенотипово і підтверджуються цитогенетичними методами. Таким чином, анеуплоїдії, тобто порушення нормального числа хромосом, призводять до смерті, різноманітних патологій або до зниження життєздатності організму.

#### *Хромосомні мутації.*

Хромосомні мутації – це зміни структури хромосом, спричинені утворенням хромосомних та хроматидних фрагментів, переміщенням їх та возз'єднанням у нових комбінаціях.

Структурні перебудови хромосом можуть відбуватись у межах однієї хромосоми, представленої в клітині одним, двома або декількома гомологами, а також негомологічними хромосомами в межах окремих каріотипів. Відповідно до цього у першому випадку структурні перебудови називають внутрішньохромосомними, а в другому – міжхромосомними. До внутрішньохромосомних перебудов, або мутацій, відносяться нестачі (делеції, дефішенси), дуплікації, інверсії та інсерції, а до міжхромосомних – транслокації.

Делеції – втрачаються ділянки хромосоми в середній її частині, де знаходиться цілий комплекс генів. У випадку втрати кінцевої ділянки хромосоми виникає кінцева делеція – дефішенси.

Коли делеція і дефішенси охоплюють невеликий фрагмент хромосоми, це викликає зміну ознаки. Великі делеції, як правило, летальні і викликають загибель організму.

Дуплікації – подвоєння ділянки хромосом. Цей тип хромосомних мутацій являє собою пряму протилежність нестач. Дуплікації виникають внаслідок двох розривів в основній хромосомі і одного розриву в гомологічній хромосомі.



Видалений фрагмент хромосомної нитки може своїми відкритими кінцями об'єднуватись з відкритими кінцями розірваної гомологічної хромосоми. В такому разі одна з двох гомологічних хромосом матиме надлишкову для неї ДНК у вигляді дуплікації, а друга – буде характеризуватись нестачею.

Дуплікації відіграють важливу роль в еволюції. Вони збагачують генотипи видів додатковими генами. Важливою перевагою дуплікацій є стабільність успадковування обумовлених ними ознак без розщеплення в наступних поколіннях. Зараз вважається, що на ранніх етапах еволюції хребетних відбулося збільшення геному у чотири рази, скоріше за все це були дві послідовні дуплікації.

Інверсії – це тип внутрішньохромосомної перебудови, яка виникає у результаті розриву хромосоми одночасно в двох місцях із збереженням внутрішньої ділянки, яка з'єднується з цією ж хромосомою після обернення на  $180^\circ$ . Внаслідок цього у відповідному фрагменті гени розміщуються в оберненому порядку. Інверсії не впливають на фенотип особини, але при цьому порушується кон'югація гомологічних хромосом в мейозі та в анафазі I утворюються інверсійні мости.

Інверсії відіграють важливу роль в еволюції видів. Популяції, генофонд яких насичений життєздатними інверсіями, характеризуються високою адаптивною здатністю.

Інсерції – це тип внутрішньохромосомних перебудов, за яких фрагменти хромосомної нитки з одного місця переносяться в інше місце хромосоми, зберігаючи вихідний порядок розміщення генів у межах кожного фрагмента, тобто переміщені фрагменти не обертаються на  $180^\circ$ , як це відбувається при утворенні інверсій. Інсерції, як і інверсії, бувають летальними і життєздатними.

Транслокації – це тип міжхромосомних перебудов, які виникають внаслідок поодиноких чи парних розривів хромосомних ниток і переміщення та воз'єднання фрагментів у комбінаціях з негомологічними хромосомами. Або це може бути обмін ділянками між негомологічними хромосомами.

#### *Генні мутації.*

Генні (точкові) мутації – пов'язані зі змінами структури гена (молекули ДНК). Генні мутації підрозділяються на: 1) зміни структурних генів і 2) зміни функціональних генів.

Зміни структурних генів (структурний ген несе інформацію і визначає послідовність синтезу амінокислот у поліпептидному ланцюзі):

1) «зрушення рамки зчитування» – вставка чи випадання пари чи декількох пар нуклеотидів. Наприклад, вихідний порядок нуклеотидів: АГГАЦТЦГА..., а після вставки нуклеотиду: ААГГАЦТЦГА..., у залежності від місця вставки чи випадання нуклеотидів змінюється число кодонів; 2) транзиція – мутація, за якої відбувається заміна одного пурина на інший або одного піримідина на інший, або однієї пари основ на іншу при збереженні вихідної орієнтації пурина і піримідина. Вказані заміни можуть бути чотирьох видів: А ↔ Г, Ц ↔ Т; при цьому змінюється той кодон, у якому відбулася транзиція; 3) трансверсія – заміна пуринової основи на піримідинову чи піримідинову на пуринову. Такі заміни

можуть бути восьми видів:  $A \leftrightarrow T$ ,  $A \leftrightarrow Ц$ ,  $G \leftrightarrow T$ ,  $G \leftrightarrow Ц$ ; змінюється той кодон, у якому відбулася трансверсія.

Зміни структурних генів приводять до: а) місенс-мутацій – зміни значення кодонів і утворення інших білків; і б) нонсенс-мутацій – утворення «безглузних» кодонів, що не кодують амінокислот, а є термінаторами, які обумовлюють закінчення зчитування).

Результати змін функціональних генів (функціональні гени контролюють і регулюють діяльність структурних генів): 1) білок-репресор «не підходить» до гена-оператора («ключ не входить у замкову шпарину») – структурні гени працюють постійно (білки синтезуються увесь час); 2) білок-репресор міцно «приєднується» до гена-оператора і не знімається індуктором («ключ не виходить із замкової шпарини») – структурні гени постійно не працюють і не синтезуються білки, закодовані в даному транскриптоні; 3) порушення чергування репресії й індукції – при відсутності індуктора специфічний білок синтезується, а при його наявності білок не синтезується.

Генні мутації у більшості випадків виявляються фенотипово і є причиною порушення обміну речовин (генних хвороб), частота прояву яких у популяціях людини 1–2%.

### **9.3 Трансгенні організми.**

Трансгенез – штучне перенесення гена (групи генів) з одного організму в інший і створення умов для його експресії. Досягнення в області генної інженерії (тобто технології маніпулювання з рекомбінантною ДНК) стали основою для розвитку дослідницьких робіт по міжвидовому переміщенню генів, з метою отримання організмів з новими ознаками і властивостями, зміна генетичного матеріалу складних багатоклітинних організмів. Організми сконструйовані такими методами називають трансгенними.

Процедура отримання трансгенних організмів включає в себе кілька основних етапів:

1) виділення та ідентифікація окремих генів (фрагментів ДНК або РНК), які збираються перенести іншим організмам. Для цього з організмів, що володіють такими генами, за допомогою спеціальних хімічних методів виділяють нуклеїнові кислоти. Їх розрізають на окремі фрагменти, використовуючи набори ферментів-рестриктаз. Найбільше значення мають рестриктази, здатні розрізати нуклеїнові кислоти з утворенням, так званих липких (комплементарних) кінців. Утворені фрагменти мають короткі одноланцюгові кінці, що складаються з декількох нуклеотидів. Якщо об'єднати в одній пробірці фрагменти ДНК будь-якого походження (наприклад, фрагменти плазмід бактерій і фрагменти тваринної або рослинної ДНК), отримані за допомогою однієї і тієї ж рестриктази, яка утворює липкі кінці, і додати лігази, то ці фрагменти з'єднаються між собою. У результаті вийде химерна (рекомбінантна) ДНК, яка може містити фрагменти ДНК, виділені з різних організмів або синтезованих штучно. Описана технологія дозволяє створювати

на основі плазмід або інших типів векторів складні генетичні конструкції для перенесення в клітини інших організмів;

2) клонування (розмноження) створеного гена. Щоб розмножити створені в пробірці нечисленні химерні молекули ДНК, вектори з вбудованими в них фрагментами необхідно перенести в реципієнтні клітини. Плазмідні вектори вводяться в реципієнтні клітини методом генетичної трансформації. Трансформація застосовується для клонування векторних ДНК в клітинах кишкової палички (*E. coli*) і заснована на спільній інкубації «компетентних» клітин бактерій (клітин здатних до трансформації) і рекомбінантної ДНК. У результаті трансформації ДНК «поглинається» бактеріальними клітинами і автономно розмножується в їх цитоплазмі.

На селективному середовищі проводять відбір трансформованих бактеріальних клітин, що несуть селективний маркер, який вже був на векторі або повинен з'явитися в процесі утворення рекомбінантної молекули. Наприклад, вектор містить ген стійкості до антибіотика ампіциліну, то в селективне середовище, додають цей антибіотик, і всі клітини, що вижили будуть містити даний вектор.

Для того, щоб з'ясувати, чи несуть трансформовані клітини рекомбіновану ДНК, з клітин виділяють векторну плазмиду і піддають її електрофорезу. За допомогою цієї простої техніки можна в агарозному гелі розділити, ідентифікувати і очистити фрагменти векторної ДНК різної молекулярної маси;

3) перенесення гена (або трансгена конструкція) в середину клітини і вбудовування його в ДНК реципієнтного організму. Основний спосіб перенесення генів (генних конструкцій) з клітин організму-донора в клітини організму-реципієнта – трансформація. Трансформація включає в себе кілька основних етапів і вимагає дотримання низки умов: наявності ДНК, здатної до трансформації; «компетентних» клітин; інтеграції донорської (трансформуючої) ДНК в ДНК реципієнта та експресії перенесених генів. Існують різні методи трансформації: шляхом гібридизації соматичних клітин; інкубації реципієнтних клітин з чужорідним генетичним матеріалом; мікроін'єкції генетичного матеріалу в ядра клітин тварин та ін. Застосування цих методів залежить від біологічних особливостей реципієнта.

Наприклад, для трансформації клітин рослин використовують трансформацію рослини за допомогою, так званої, Ті-плазмиди, що несе «цільовий» ген, який доставляється в клітини за допомогою ґрунтової бактерії *Agrobacterium tumefaciens*. Ті-плазида – це кільцева молекула ДНК, яка міститься в клітинах *Agrobacterium tumefaciens*, вона викликає утворення пухлин у рослин при їх зараженні цією бактерією. При зараженні бактеріями рослин, невеликий фрагмент Ті-плазмиди вбудовується в геном рослинних клітин, викликає порушення гормонального балансу і перехід до неконтрольованого поділу і росту, що і призводить до утворення пухлини. «Цільовий» ген, здатний змінювати ту чи іншу властивість рослини, вбудовується генно-інженерними методами в Ті-плазмиду, яка потім переноситься в агробактерії. У процесі спільного культивування агробактерії та культури клітин рослини-хазяїна Ті-

плазміда потрапляє в клітини рослин, а «цільовий» ген з додатковими фрагментами ДНК вбудовується в рослинний геном. Кожна така клітина може дати цілу трансгенну рослину, яка буде містити генетичну інформацію з двох або кількох різних організмів. Цей метод застосовується для трансформації дводольних рослин.

*Використання трансгенних організмів (ГМО).*

ГМО використовують у біологічних і медичних дослідженнях, виробництві ліків, генній терапії та у сільському господарстві. За допомогою ГМО вивчаються закономірності розвитку деяких захворювань, процеси старіння та регенерації. Генну інженерію використовують для створення нових сортів рослин, стійких до несприятливих умов середовища, гербіцидів і шкідників або рослин, що мають покращені ростові та смакові якості. Найбільше вирощують генетично модифіковану сою, кукурудзу та бавовну. Не менш широко використовують трансгенних тварин. У лютому 2009 р. FDA (Управління продовольства і медикаментів США) схвалила перші біологічні ліки з ГМ тварини кози. Препарат, АТryn, є антикоагулянтом, який знижує імовірність утворення тромбів під час хірургічного втручання під час народження дитини. Його екстрагують з козячого молока.

Один з напрямів у створенні трансгенних тварин – прискорення їх росту та інших якостей, важливих для господарства. Наприклад, у геном лосося ввели ген, що кодує гормон росту бельдюги, який активує гормон росту лосося. Такий лосось ріс у 10 разів швидше ніж звичайний і його вага у 30 разів перевищувала норму. Трансгенних мишей використовують для вивчення різноманітних хвороб і фундаментальних досліджень з молекулярної та клітинної біології. Вчені з Університету Guelph в Онтаріо (Канада) створили генетично модифікованих свиней Envigorіg. Вони втрачають на 30–70% менше фосфору з екскрементами ніж звичайні свині. Японські вчені повідомили, що їм вдалося перенести ген у один з видів приматів – мармозетку Гьольді. Так уперше було створено першу стабільну трансгенну лінію приматів. В них планують досліджувати хворобу Паркінсона, але також розглядають можливість дослідження бічного аміотрофічного склерозу та хвороби Гантінгтона.

### **Контрольні питання**

1. Назвіть форми мінливості.
2. Охарактеризуйте особливості мутацій.
3. Перелічіть типи генних мутацій.
4. Наведіть приклади геномних мутацій.
5. Що таке хромосомні мутації та які їх види?
6. Дайте поняття терміну «трансгенний організм».
7. Які є етапи отримання трансгенних організмів?
8. Де використовуються трансгенні організми?
9. Що таке Ті-плазміди?
10. Наведіть приклади трансгенних організмів.

## Лекція 10. Історичний розвиток органічного світу

10.1 Розвиток еволюційних поглядів.

10.2 Синтетична теорія еволюції та її основні положення. Сучасні погляди на еволюцію органічного світу.

10.3 Роль природного добору. Макро- та мікроеволюція. Форми, напрями та шляхи макроеволюції.

### 10.1 Розвиток еволюційних поглядів.

Еволюція – це процес історичного розвитку живої природи на основі мінливості, спадковості й природного добору. Цей термін вперше ввів у науку швейцарський натураліст Шарль Бонне (1762) для характеристики ембріонального розвитку, який тоді трактували як розгортання, збільшення в розмірах мініатюрних організмів, ніби вже сформованих у статевих клітинах.

Окремі ідеї про історичний розвиток живих істот висловлювали ще давньогрецькі (Геракліт, Демокріт та ін.) та давньоримські (Лукрецій та ін.) мислителі, однак спроби науково пояснити це явище з'явилися лише в кінці XVIII сторіччя.

У Аристотеля (4 ст. до н.е.) про розвиток живої природи зустрічаються висловлювання, які ґрунтуються на знаннях загального плану будови вищих тварин, гомології та кореляції органів.

Відповідно до сучасних уявлень, гомологічні органи – це органи подібні за походженням, але здатні виконувати різні функції.

Аристотель, мабуть, один із перших висунув гіпотезу про існування перехідних форм між тваринами й рослинами. Його фундаментальні твори «Про частини тварин», «Історія тварин», «Про виникнення тварин» мали великий вплив на розвиток біології й пізніше.

Першу еволюційну гіпотезу висунув французький учений Жан-Батіст Ламарк (1744–1829), яку він опублікував у 1809 році у книзі «Філософія зоології». В її основі лежить уявлення про те, що всі живі організми під впливом умов довкілля набувають корисних пристосувань, змінюючи свою будову, функції, індивідуальний розвиток тощо.

Таким чином, згідно з Ламарком, еволюція – це процес набуття корисних ознак, які успадковуються потомством. Нижчі організми (які позбавлені нервової системи) змінюються безпосередньо під впливом чинників довкілля: листки водяних рослин здебільшого стрічкоподібної (лінійної) форми, бо витягуються течією тощо. Вищі організми, зокрема тварини, що мають нервову систему, виробляють пристосування за схемою: зміна потреб приводить до зміни звичок, зміна звичок – до удосконалення одних органів і редукування інших. Наприклад, за Ламарком жирафа почала житися листками дерев, тому повсякчас витягувала шию, щоб дістати до крони: шия і передні ноги у неї видовжились, і ці набуті особливості передаються нащадкам. Наявність видів, які перебувають на різних щаблях досконалості в певний момент існування

Землі, він пояснював тим, що життя безперервно самозароджується, і багато організмів, які виникли пізніше, ще не встигли вдосконалитись до вищої ланки.

Наукову теорію еволюції обґрунтував англійський вчений Чарльз Дарвін (1809–1882). Книга Ч. Дарвіна «Про походження видів шляхом природного добору, або збереження порід у боротьбі за життя» («On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life»), в якій він показав мінливість видів рослин і тварин та природне походження їх від більш ранніх видів, побачила світ 24 листопада 1859 р. Її було надруковано в 1250 примірниках і розпродано того самого дня.

Основні положення еволюційної теорії Ч. Дарвіна:

1. У межах кожного виду живих організмів існує величезний розмах індивідуальної мінливості за морфологічними, фізіологічними, поведінковими та багатьма іншими ознаками. Ця мінливість може мати безперервний кількісний або перервний якісний характер, однак вона існує завжди.

2. Усі живі організми розмножуються в геометричній прогресії.

3. Життєві ресурси для будь-якого виду живих організмів обмежені, і тому має виникати боротьба за існування чи між особинами одного виду, чи між особинами різних видів, або ж із природними умовами. Поняття «боротьба за існування», за Дарвіном, охоплює не тільки боротьбу особин за життя, але й боротьбу їх за розмноження.

4. В умовах боротьби за існування виживають і дають потомство найбільш пристосовані особини, що мають такі відхилення, які випадково виявилися адаптивними до умов середовища. Це принципово важливий момент в аргументації Ч. Дарвіна. Відхилення виникають не спрямовано, тобто у відповідь на вплив середовища (як вважав Ламарк), а випадково. Небагато з них виявляються корисними за конкретних умов. Потомки особини, які вижили, успадковують ці корисні відхилення, які допомогли вижити їхнім предкам, і виявляються більш пристосовані до цього середовища порівняно з іншими представниками популяції. Виживання і переважне розмноження пристосованих особин Дарвін назвав природним добром.

5. Природний добір окремих ізольованих різновидів у різних умовах існування поступово призводить до дивергенції (розходження) ознак цих різновидів і, в решті-решт, до видоутворення.

Теорія еволюції органічного світу шляхом природного добору, сформульована Ч. Дарвіним, зробила справжню революцію в усіх галузях біологічної науки і мала величезне значення для їх розвитку. На основі дарвінізму палеонтологія почала з'ясовувати шляхи розвитку органічного світу; систематика живих організмів – споріднені зв'язки та походження систематичних груп; ембріологія – встановлювати спільне в стадіях індивідуального розвитку організмів у процесі еволюції; фізіологія людини і тварин – порівнювати їх життєдіяльність та встановлювати спорідненість між ними. На початку ХХ ст. почалось експериментальне вивчення природного добору, швидко розвивалися генетика, екологія.

## 10.2 Синтетична теорія еволюції та її основні положення. Сучасні погляди на еволюцію органічного світу.

Первісна теорія Дарвіна надалі піддалася значним уточненням, доповненням і виправленням, які привели зрештою до виникнення нової синтетичної теорії еволюції (сформувалася на початку 40-х років ХХ ст.).

Ця теорія дійсно являє собою синтез основних еволюційних ідей Дарвіна й насамперед ідеї природного добору з новими результатами біологічних досліджень в області спадковості й мінливості.

Таким чином, синтетична теорія еволюції = теорія Дарвіна + результати, отримані генетикою, які підкріплені сучасними даними молекулярної біології та палеонтології.

Основні положення синтетичної теорії еволюції:

1) усі живі істоти мають генетичну спадкову інформацію, записану в РНК та ДНК;

2) спадкова інформація змінюється завдяки мутаціям;

3) мутації є основою мінливості живих організмів;

4) різні варіанти мінливості мають різну пристосованість і з різною частотою переходять у наступне покоління – переважно переходять варіанти, найбільш пристосовані до конкретних умов;

5) умови змінюються і найпристосованішими можуть виявитися інші варіанти мінливості. Завдяки наявності таких різних варіантів, популяції продовжують існувати в умовах навколишнього середовища, що змінюються;

б) зміни накопичуються та призводять до появи нових видів живих організмів.

Значення синтетичної теорії еволюції полягає у заміні типологічного мислення, за яким елементарною одиницею еволюції вважалася особина (індивідуум), на популяційне, що ґрунтується на визнанні популяції як елементарної одиниці еволюції.

Синтез еволюціонізму з молекулярною генетикою привів у 70-х роках до виникнення нового напрямку – молекулярної еволюції. З'явилася можливість аналізу нуклеїнових кислот і білків у філогенетично різних групах організмів.

Сучасні дослідження показують, що в процесі еволюції, поряд з відомими ще за часів Ч. Дарвіна процесами, грають важливу роль такі явища: горизонтальний перенос генів і молекулярне одомашнювання (одомашнення вірусів):

1) багато генів не є власністю вірусів, а являють собою копії генів інших організмів, раніше перенесені вірусами в свій геном. Під час успішного розмноження вірусів у клітині господаря – в ДНК вірусу можуть вбудовуватися копії генів господаря. Коли такий вірус залишає клітину господаря – то він забирає з собою і копії генів господаря.

Наприклад, ґрунтова бактерія *Agrobacterium tumefaciens* впорскує в клітину кореня рослини свою Ті-плазмідку. У цій плазміді знаходяться гени патогенності: а) гени біосинтезу опинів (якими харчується дана бактерія) і б) гени пухлинного розростання клітин коренів (для забезпечення бактерій

потужною кормовою базою). Молекулярний аналіз показав, що гени пухлиноутворення – це копії генів ауксина і цитокініна, вкрадені вірусами у рослин і горизонтально перенесені в ґрунтові бактерії. А неконтрольований рослиною синтез ауксина і цитокініна – провокує пухлинне розростання клітин кореня.

2) більше 50 % ДНК людини і більше 85 % ДНК рослин – це одомашнені віруси (у вигляді транспозонів). Організм-хазяїн може використовувати гени вірусів. Наприклад вважають, що в Юрському періоді, приблизно 165 млн. р. т., у древніх яйцекладучих ссавців з'явилося живородіння: завдяки гену *Reg*, отриманому від одомашненого вірусу, у яйцекладучих ссавців почалося формування плаценти і було заблоковано імунологічне відторгнення плоду організмом матері.

Паразитичні оси-браконіди використовують одомашнені ними нудівіруси для захисту від імунної системи гусениць, в тіло яких вони відкладають свої яйця. Оси-браконіди відносяться до родини паразитичних наїзників, які відкладають свої яйця в тіло гусениць інших комах. Після вилуплення з яєць – личинки браконідних ос вбивають свою жертву. При цьому разом з яйцями в тіло жертви потрапляють частинки одомашнених вірусів, які блокують імунну систему організму-господаря. Проведені дослідження (2013 р.) показали, що одомашнення вірусів браконідними осами сталося приблизно 100 млн. р. т. в Крейдяному періоді.

Пічон А. з колегами (2015) встановили, що різні групи паразитичних ос використовують різні одомашнені віруси, і механізм цього використання – різний. Так, у *Venturia canescens* віральні гени продукують ліпосоми, які доставляють вірулентні протеїни в організм-господаря, тоді як браконідні оси використовують вірусні частинки для доставки в організм-господаря генних продуктів.

Дослідження в області вивчення молекулярного одомашнення знаходяться ще тільки в початковій стадії, але вже зараз зрозуміло, що їх результатом стане відкриття багатьох невідомих досі аспектів еволюції різних груп організмів.

### **10.3 Роль природного добору. Макро- та мікроеволюція. Форми та напрями макроеволюції.**

Природним добром називають складний еволюційний процес у живій природі, що полягає в збереженні організмів з корисними в даних умовах індивідуальними змінами. Природний добір – головна рушійна сила процесу еволюції. Він відбувається успішніше при широкому розселенні виду, яке веде до збільшення кількості популяцій і підвищення різноманітності їхнього генного складу. За таких умов можливості добору розширюються.

Природний добір сприяє нагромадженню ознак в популяції, що обумовлює пристосування організмів до умов оточуючого середовища. Залежно від зміни умов середовища та взаємодії популяцій і видів можуть змінюватися не тільки напрям, а й форми природного добору.



Залежно від спрямування адаптаційних змін організмів виділяють три форми природного добору: рушійний (прямий, спрямований, провідний), стабілізуючий та розриваючий (дизруптивний).

Рушійний добір – є вихідною формою відбору та проявляється у вигляді стійкої і, певною мірою, спрямованої зміни частоти алеля (генотипу, фенотипу) в популяції. У ході рушійного відбору підвищується середня пристосованість популяції.

Рушійний добір відбувається за умови повільних змін умов довкілля у певному напрямку або під час пристосувань організмів до нових умов у разі розширення ареалу. У цьому випадку особини з ознаками, які відхиляються в певний бік від середнього значення, отримують переваги; інші варіації ознаки (її відхилення у протилежний бік від середнього значення) піддаються елімінації. У результаті в популяції від покоління до покоління відбувається зсув середньої величини ознаки в певному напрямку – змінюється норма реакції. Таким чином, рушійний добір проявляється у вигляді стійкої та, певною мірою, спрямованої зміни частот алелей (генотипів, фенотипів) в популяції. У той же час тиск рушійного відбору повинен відповідати пристосувальним можливостям популяції і швидкості мутаційних змін (в іншому випадку тиск середовища може призвести до вимирання).

Генетичною основою рушійного добору є спадкова мінливість популяції, а екологічні причини – зміна умов довкілля.

Явище індустріального меланізму у комах – приклад рушійного добору. Являє собою різке підвищення частки меланістичних (що мають темне забарвлення) особин в тих популяціях комах (наприклад, метеликів), які мешкають в промислових районах. Через промисловий вплив стовбури дерев стають значно темнішими, а також гинуть світлі лишайники, через що світлі метелики стають краще помітними для птахів, а темні – гірше. У ХХ столітті в ряді районів частка темних метеликів в деяких добре вивчених популяціях метелика березового п'ядуна (*Biston betularia*) в Англії досягла 95 %, в той час як вперше темна форма цього метелика була виявлена в 1848 році. В Англії за останні 120 років із 700 видів метеликів близько 70 змінили своє світле забарвлення на темніше.

Стабілізуючий добір – проявляється у відносно сталих умовах довкілля. Стабілізуюча форма добору постійно виключає особин, що відхиляються від норми, тобто спрямована на зберігання в популяції середнього значення ознаки. Вона підтримує сталість фенотипу, що найкраще відповідає навколишньому середовищу, призводить до зменшення мінливості ознак, обумовлює тривале існування виду в незмінному середовищі. При змінах умов існування зростає норма реакції, тобто межі модифікаційної мінливості. Наприклад, квітка левкою за формою пристосована до запилення лише джмелями. Теорію стабілізуючого добору розробив академік Іван Іванович Шмальгаузен, ім'я якого зараз носить установа Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України.

Дизруптивний добір – здійснюється на основі виживання і розмноження більш адаптивних крайніх відхилень від норми за рахунок елімінації середніх її

варіантів. Цю форму добору викликають тривалі й різноспрямовані зміни умов довкілля, які розділяють (розривають) раніше єдину популяцію на дві і більше дочірніх популяцій. В основі диструптивного добору лежить дарвінівська дивергенція – екологічне розходження близьких форм. У результаті дивергенції відбувається розпад раніше цілісної поліморфної популяції на окремі самостійні форми.

Статевий добір – це вторинна форма природного добору, що заснована на суперництві особин однієї статі за парування з особинами протилежної статі.

У теорії природного добору Ч. Дарвін зіткнувся з труднощами при поясненні фактів статевого деформізму. Здавалось би, яскраве забарвлення самців багатьох птахів, шлюбні співи і специфічні запахи самців діють демаскуюче, але вони мають значення для розмноження, для успіху в статевому доборі, підвищуючи можливість участі у відновленні нащадків. У самців дуже розвинуті засоби для турнірного бою (роги, ікла, шпори та ін.). Ці органи спочатку виникли як засоби захисту в боротьбі за існування, а потім були підхоплені статевим добором. У статевому доборі активніші найчастіше самці, що виражається в боях, співах, залицянні, демонстративній поведінці. Найактивніші самці часто займають типові для виду території, і тому в них більше шансів знайти самку для спарювання. Яскраве забарвлення і привертання уваги до самців у період шлюбного сезону в цілому для виду вигідно, тому що самки залишаються у відносній безпеці у відповідальний період. Статевий добір – це не самостійний фактор еволюції, а всього лише окремий випадок внутрішньовидового природного добору.

Істотна відмінність синтетичної еволюції від дарвінівської складається в чіткому розмежуванні областей дослідження мікроеволюції й макроеволюції.

Мікроеволюція – сукупність еволюційних процесів, які відбуваються всередині виду на рівні популяцій і демів і ведуть до змін генофондів популяцій і утворенням нових видів. Відбувається на основі мутаційної мінливості під контролем природного добору, який сприяє формуванню адаптацій організмів до мінливих умов проживання. Проявляється в зміні частот зустрічальності генів. На процеси мікроеволюції впливають коливання чисельності популяції, різні форми ізоляції, дрейф генів. Але найчастіше результатом мікроеволюції є утворення генетичного поліморфізму. Мікроеволюція здійснюється у короткий історичний час і доступна для безпосереднього вивчення.

Головними результатами мікроеволюції є видоутворення. Залежно від характеру ізоляції розрізняють алопатичне і симпатричне видоутворення.

Вид – це сукупність популяцій особин, що мають спільне походження, вільно схрещуються між собою і дають плодюче потомство, подібних за морфологічними (будовою і функцією) ознаками, однаковою екологічною нішею на певному ареалі. На певному відрізку геологічного часу вид характеризується відносною стійкістю. Разом із тим він здатний до еволюційного розвитку.

Особини, що належать до одного виду, мають спільні, лише їм властиві морфологічні, фізіологічні, біохімічні, екологогеографічні (або біогеографічні) і

цитологічні особливості (критерії виду), відрізняються за цими ознаками від особин, що належать до інших видів. Для характеристики виду необхідна сукупність усіх критеріїв.

Особини, які належать до одного виду, мають однакову кількість і структуру хромосом (каріотип). Вони мешкають в однакових (або подібних) екологічних умовах. Кожний вид займає свій ареал (район поширення), що відрізняється від ареалів інших видів. Особини одного виду при схрещуванні між собою дають плодюче потомство.

Алопатричне (географічне) видоутворення – нові види організмів виникають як результат розриву ареалу та просторової ізоляції. У кожній ізольованій популяції внаслідок дрейфу генів і добору змінюється генофонд. Виникає репродуктивна ізоляція, що веде до утворення нових видів.

Симпатричне (екологічне) видоутворення – спосіб видоутворення, при якому нові форми займають різні екологічні ніші в межах одного ареалу. Основні способи цього видоутворення: поліплоїдія, міжвидова гібридизація, хромосомні перебудови, видоутворення на основі екологічної ізоляції.

Репродуктивна ізоляція представників початкового виду (географічна чи екологічна) – призводить до появи нового виду лише в тому випадку, якщо за час відсутності обміну генами, в геномах батьківських видів з'являються несумісні зміни в ДНК. Наприклад, молекулярно-біологічний аналіз Y-хромосоми показав дуже близьку спорідненість європейського зубра і американського бізона. Більш того, схрещування осіб цих двох видів дає плідне потомство, що дозволяє ряду дослідників стверджувати, що по суті, це один вид з дуже великим ареалом проживання. Палеонтологічні дані і результати молекулярно-біологічного аналізу показали, що степові бізони з'явилися в Євразії 5–2 млн. р. т. Потім вони мігрували в Північну Америку через Беринговий перешийок і дали початок американським бізонам. Згодом група бізонів повернулася до Європи, де схрестилася зі степовими бізонами (сухопутне сполучення між Євразією і Північною Америкою припинилося не пізніше 12 тис. р. т.). Потомство від цього схрещування і дало початок європейським зубрам. Таким чином, тривала репродуктивна географічна ізоляція не призвели до появи несумісності ДНК між бізонами і зубрами. По суті, вони є представниками одного виду.

Макроеволюція – еволюція систематичних категорій (таксонів) вище виду, яка відбувається в історично тривалій термін. В результаті макроеволюції утворюються нові роди, родини та інші вищі таксони.

Дані систематики, палеонтології, біогеографії, порівняльної анатомії та інших біологічних наук дають можливість із великою точністю відтворити хід еволюційного процесу на різних рівнях вищих від виду. Сукупність цих даних складає основу філогенетики – науки, яка займається вивченням особливостей еволюції великих груп органічного світу.

У процесі еволюції проходить як розшарування єдиного виду на два або декілька (дивергенція), так і поступова його заміна й перетворення у новий вид (філогенетична еволюція).

Філогенетична еволюція – обов'язковий процес, що відбувається в ході еволюції будь-якого стовбура або гілки дерева життя й призводить до зміни вихідного таксону. Більшість вивчених палеонтологічних стовбурів дерева життя є прикладами філогенетичної еволюції.

Поступові зміни, які проходять в одному філогенетичному стовбурі, стосуються однієї таксономічної групи, і складають зміст філогенетичної еволюції. Без цих змін не може відбуватися ніякий еволюційний процес, і тому філогенетичну еволюцію можна вважати однією з елементарних форм еволюції.

Дивергенція – друга основна елементарна форма еволюції таксону. У результаті зміни напрямку добору в різних умовах відбувається дивергенція (розходження) гілок дерева життя від єдиного стовбура дерева. Таким є головний шлях виникнення органічного розмаїття.

Прикладом дивергенційних форм є виникнення різноманітних за морфологічними особливостями видів в'юрків від одного або небагатьох предкових видів на Галапагоських островах.

Основою механізму дивергентної еволюції є дія елементарних еволюційних факторів усередині виду. У результаті ізоляції, хвиль життя, мутаційного процесу й природного добору популяції й групи популяцій набувають і зберігають у процесі еволюції ознаки, які все більше відрізняють їх від родинного виду. У якийсь момент еволюції нагромаджені відмінності настільки значні, що призводять до розпаду вихідного виду на два й більше нових.

Вторинними формами макроеволюції у порівнянні з дивергенцією й філогенетичною еволюцією є конвергенція та паралелізм.

Конвергенція – процес філогенетичного розвитку у подібному напрямку двох або декількох генетично неродинних груп. Класичним прикладом конвергентного розвитку вважається виникнення подібних форм тіла в акулкових (первинноводяні форми), іхтіозаврів і китоподібних (вторинноводяні форми).

Паралелізм (паралельний розвиток) – процес філогенетичного розвитку у подібному напрямку двох або декількох первинно дивергованих і генетично близьких груп.

У 20-х роках ХХ сторіччя О. М. Северцов розробив гіпотезу про біологічний регрес та біологічний прогрес як основні напрями макроеволюції.

Основними шляхами досягнення біологічного прогресу є: ароморфоз, ідіоадаптація та загальна дегенерація.

Ароморфоз (морфологічний прогрес) – еволюційне перетворення, яке підвищує рівень організації організму в цілому і відкриває нові можливості для пристосування до різноманітних умов існування. Наприклад, виникнення щелеп у хребетних дало їм можливість жити великою здобиччю; утворення квітки у покритонасінних призвело до урізноманітнення способів запилення та формування плодів тощо.

Ідіоадаптація – це дрібніші еволюційні зміни організмів, які сприяють пристосуванню до певних умов життєвого середовища (окремі пристосування). На протилежність ароморфозу ідіоадаптація не супроводжується змінами

основних рис організації, загальним підвищенням її рівня та інтенсивності життєдіяльності організмів. Пристосування придонних риб – камбалових, скатів – до життя на дні (сплюснення тіла, забарвлення під колір ґрунту) – типові приклади ідіоадаптації. Захисне забарвлення – приклад пристосування тварин до певних умов існування, не зв'язаного з підвищенням організації.

Дегенерація – це еволюційні зміни, які призводять до спрощення організації. Вони звичайно супроводжуються зникненням ряду органів, які втратили своє біологічне значення. Дегенерація часто пов'язана з переходом до сидячого або паразитичного способу життя. Спрощення організації звичайно супроводжується виникненням різних пристосувань до специфічних умов життя. У свинячого цїп'яка, стьожака широкого та інших червів – паразитів людини – відсутній кишечник, слабко розвинена нервова система, вони майже не здатні до самостійного пересування.

Біологічний регрес настає, якщо певна група не виробила адаптацій до змін умов довкілля. Відбуваються процеси зменшення чисельності, звуження території ареалу. Це може призвести до вимирання певної групи.

### **Контрольні питання**

1. Що таке біологічна еволюція?
2. Дайте коротку характеристику етапів розвитку еволюційних поглядів.
3. Перелічіть основні тези теорії Дарвіна.
4. У чому значення теорії Дарвіна у розвиток біології?
5. Чим відрізняється синтетична теорія еволюції?
6. Що таке рушійний відбір?
7. Перерахуйте форми та напрямки макроеволюції.
8. Назвіть головний результат мікроеволюційних процесів.
9. Наведіть приклад конвергентної еволюції.
10. Чим відрізняються ароморфоз та ідіоадаптація?

## Лекція 11. Антропогенез і екологічні аспекти еволюції людини

11.1 Австралопітеки як безпосередні попередники людей.

11.2 Шкала еволюції людини. Напрямки еволюційного розвитку.

### 11.1 Австралопітеки як безпосередні попередники людей.

Австралопітеки були двоногими гомінідами з передніми кінцівками, позбавленими функцій опори. Їх мозок був відносно більшим (380–530 см<sup>3</sup>) і за будовою складнішим, ніж у людиноподібних мавп (300–450 см<sup>3</sup>), але все ж таки достатньо примітивним. На гіпсових зліпках видно, що лобні доли мозку австралопітеків невеликі, а найбільшими є потиличні. До того ж малюнок борозен подібний до мавпячого. Череп, зубна система, скелет тулуба та кінцівок за будовою більше схожі на людські, ніж на мавпячі. Скелет передніх кінцівок позбавлений рис, пов'язаних з процесом виготовлення штучних знарядь.

Австралопітеки існували від 7 до 1 млн. років тому в межах Африки. Австралопітеків можна розділити на три основні групи: ранні австралопітеки, грацильні австралопітеки та масивні австралопітеки.

#### *Ранні австралопітеки.*

Ранніми австралопітеками вважаються найбільш ранні відомі гомініди, які характеризувалися великою кількістю архаїчних ознак. Ці гомініди мали досить виразну мозаїчну будову тіла, яка включала риси як людиноподібних мавп (примітивна будова черепа та малий об'єм головного мозку), так і справжніх людей (малі розміри іклів і досить виразні ознаки прямоходіння). Ранні австралопітеки були розповсюджені 7,0–3,9 млн. років тому в Східній Африці (Ефіопія, Кенія, Чад). Ранні австралопітеки жили переважно в густих чи рідких лісах або на територіях, вкритих кущами.

Виявлено 5 видів цих гомінідів: *Sahelanthropus tchadensis*, *Orrorin tugenensis*, *Ardipithecus ramidus*, *Ardipithecus kadabba* та *Australopithecus anamensis*, із яких найкраще вивченим є *Ardipithecus ramidus*, відомий за численними знахідками залишків кісток, а також практично повного скелету самки.

*Ardipithecus ramidus* (ардіпітек). Зріст ардіпітека сягав близько 120 см, а вага – близько 50 кг. Відповідно і об'єм мозку був невеликим – 300–350 см<sup>3</sup>. Череп ардіпітека кріпився до хребта не задньою, а практично нижньою частиною, як і у людини, що свідчить про прямоходіння. Це підтверджується і формою тазових кісток цього гомініда, а також наявністю зводів стопи. Однак, великі пальці на ногах ардіпітеків були, як у мавп, протиставлені решті пальців, що дозволяло їм вправно лазити по деревах. Довжина рук та ног була однаковою.

Ардіпітеки жили на території сучасної Ефіопії в розрідженому лісі (4,3–4,5 млн. років тому). Вони не мали чіткої харчової спеціалізації і споживали в їжу все, що знаходили як на деревах, так і на землі.

#### *Грацильні австралопітеки.*

Грацильні австралопітеки були розповсюджені у Східній та Південній Африці 3,8–2,0 млн. років тому. Грацильні австралопітеки Східної Африки,

населляли переважно ліси різного типу, а також території, вкриті кущами. Грацильні австралопітеки Південної Африки, на відміну від їхніх співродичів Східної Африки, жили в широкому діапазоні кліматичних умов – від вологих лісів до відкритих сухих саван.

Відомо 7 видів грацильних австралопітеків: *Australopithecus afarensis*, *Kenyanthropus platyops*, *Australopithecus bahrelghazali*, *Australopithecus africanus*, *Australopithecus garhi*, *Australopithecus sediba*, *Australopithecus deyiremeda*, із яких найбільш відомим і добре вивченим є *Australopithecus afarensis* (австралопітек афарський), тому що від нього знайдено багато кісток, включаючи практично цілий череп. Вважається, що грацильні австралопітеки дали початок представникам роду *Homo* (людина).

*Australopithecus afarensis* (австралопітек афарський). Австралопітек афарський жив 3,8–2,9 млн. років тому та території сучасних Кенії, Танзанії та Ефіопії. Його зріст варіював у межах 1,0–1,5 м, маса тіла – 30–60 кг, а об'єм мозку – 375–550 см<sup>3</sup>. Самці були крупніші за самиць. Розміри черепа порівняно невеликі, черепна коробка досить мала, лоб низький.

Характерна будова тіла афарського австралопітека – майже людська нижня частина та цілком мавпяча верхня (голова). Різноманітні сполучення примітивних та просунутих ознак взагалі досить характерні для викопних організмів, бо еволюційні зміни різних органів і частин тіла завжди відбуваються з різною швидкістю. Ці гомініди добре ходили на злегка зігнутих ногах, але могли також лазити по деревах, про що свідчить анатомічна будова рук, плечей та ніг, а також сліди на затверділому вулканічному попелі. Відбитки стоп свідчать, що великий палець ніг у афарських австралопітеків не був протиставлений решті, як у ардіпитеків, а прилягав до них.

Середовище існування афарських австралопітеків було досить сприятливим для життя: чергування лісу та відкритих просторів, які переважали, поблизу річок чи озер, численність травоядних тварин, майже повна відсутність хижаків.

Афарські австралопітеки живилися переважно рослинною їжею. Припускається, що вони вживали також м'ясо забитих хижаками тварин, користуючись уламками каменю та дерева для відділення м'яса від кісток.

#### *Масивні австралопітеки.*

Масивні австралопітеки Південної і Східної Африки існували в різноманітних природних умовах. У Східній Африці ранні види цих гомінідів жили на більш заліснених територіях, ніж пізні, а південноафриканські масивні австралопітеки існували на більш відкритих і посушливіших територіях, ніж їх східноафриканські співродичі.

Кісткових решток масивних австралопітеків, або парантропів знайдено багато. Описано три види цих гомінідів – *Paranthropus aethiopicus* (2,7–2,3 млн. років тому; Кенія, Ефіопія), *Paranthropus boisei* (2,5–1,1 млн. років тому; Східна Африка) та *Paranthropus robustus* (2,0–1,5 млн. років тому; Південна Африка). Парантропи харчувалися грубоволокнистою рослинною їжею, внаслідок чого вони мали масивні щелепи та великий поздовжній гребінь на тім'ї, який слугував

для прикріплення жувальних м'язів. Різці та ікла цих гомінідів помітно редуковані, а корінні зуби різко збільшені і мають товсту емаль. Череп парантропів різко звужений в заочній частині. Парантропи – це тупикова гілка еволюції.

*Paranthropus robustus* (парантроп масивний). Череп великий і грубий порівняно з черепом грацильних австралопітеків, з товстими стінками і вираженим рельєфом, чим дещо нагадує череп горили. Лоб низький, похилий; надбрівний валик потужний, надбрівні дуги розташовані майже горизонтально.

Верхня щелепа масивна, укорочена. Нижня щелепа також надзвичайно масивна. Зуби значно крупніші, ніж у грацильних австралопітеків, особливо кутні. Ці останні були вкриті товстим шаром емалі, але здебільшого вони сильно стерті. Ізотопний аналіз та дослідження характеру зносу зубної емалі показав, що парантропи харчувалися переважно нетвердою рослинною їжею (фруктами, плодами тощо), як і сучасні людиноподібні мавпи. Звичайно у певні пори року вони вимушені були житися і грубою рослинною їжею (зернами, молодими стеблами тощо). Крім того в раціон парантропів входили і терміти, яких вони добували за допомогою примітивних кістяних знарядь.

Верхні кінцівки як і інших австралопітеків, є мозаїкою ознак людиноподібних мавп і прямоходячих гомінідів. Морфологія тазових кісток, поза сумнівом, ближче до людської, ніж до мавпячої. Таз дуже широкий і розвернутий. Стопа цих гомінідів, напевно, була досить людиноподібною.

## **11.2 Шкала еволюції людини. Напрямки еволюційного розвитку *Homo*.**

На сьогоднішній день знайдено безліч останків представників *Homo*, віднесених більш ніж до 10 видів. Незважаючи на те, що поки не можна з достовірною точністю встановити повний ланцюжок від ранніх *Homo* до людини розумної (*Homo sapiens*), отримані дані дозволяють з великою ймовірністю демонструвати послідовну зміну одних видів людей (або комплексом близьких видів) іншими. Таким чином, зараз вчені вважають, що загальні риси еволюції *Homo* вже відкриті, і подальші знахідки будуть лише тільки доповнювати встановлену схему. Очевидно, що основним процесом в еволюції людей став розвиток головного мозку, за винятком ряду випадків його вторинного зменшення. Нижче перерахований ряд представників *Homo*, що відображає еволюційний розвиток даного роду.

*Homo habilis* (людина вміла). Представники цього виду жили 1,85–1,65 млн. років тому в Африці на території сучасних Ефіопії, Кенії, Танзанії та Південно-Африканської Республіки. Вони мали зріст 1,2–1,6 м і масу тіла 33–45 кг. Об'єм мозку цих гомінідів був значно більший, варіював у межах 500–638 см<sup>3</sup>. Череп хабілісів досить добре вивчений за численними знахідками, які добре збереглися. Він нагадує череп грацильних австралопітеків, проте має кругліше та вище склепіння. Надбрів'я масивне, випнуте. Найхарактернішою ознакою хабілісів було значне збільшення об'єму головного мозку за рахунок розвитку



лобної та тім'яної ділянок, які у сучасної людини пов'язані з мовою та координацією рухів рук.

Численні знахідки підтверджують, що вони почали систематично виготовляти знаряддя (скребки) із каменю, кістки, дерева. Однак в будові їх кисті були ще не всі ознаки, які характерні для так званої «трудової кисті».

*Homo ergaster* (людина працююча). Людина працююча існувала 1,65–1,4 млн. років тому на території Східної та Південної Африки (Кенія, Танзанія). Будова ергастерів добре вивчена за численними знахідками, що добре збереглися, у тому числі цілими скелетами (відомий скелет хлопчика, знайдений біля оз. Туркана; Кенія), які загалом нагадують скелети сучасної людини.

Ці гомініди мали порівняно значний зріст (160–180 см), довгі ноги і невеликі широтні розміри тіла. Об'єм мозку людини працюючої – в середньому 800–850 см<sup>3</sup>. Маса тіла могла варіювати в межах 55–70 кг. Припускається, що тіло ергастерів було частково вкрите волоссям. Грудна клітка, на відміну від попередніх гомінідів, мала бочкоподібну форму, як у сучасної людини. Особливості будови кісток верхніх кінцівок, грудної клітки та поперекового відділу хребта сприяли трудовій діяльності. Таз за формою подібний до тазу сучасної людини і значно вужчий, ніж у попередніх видів гомінідів. На відміну від попередніх близьких видів, ноги у людини працюючої були значно довші за руки, що сприяло ефективному переміщенню на місцевості на великі відстані. *Homo ergaster* уміли виготовляти двосічні кам'яні знаряддя – «ножі».

*Homo erectus* (людина прямоходяча, пітекантроп, синантроп). Людина прямоходяча існувала 1,45–0,4 млн. років тому. Даний вид не тільки проживав в Африці, але і широко розселявся за її межі. Термін «пітекантроп» (мавполюдина) увів Геккель для характеристики проміжної ланки між мавпою і людиною. Першу знахідку найдавнішої людини виявив у 1891 р. на о. Ява голландський лікар Є.Дюбуа. Він знайшов черепну кришку, у будові якої поєднувалися ознаки антропоморфної мавпи й людини. Спадистий лоб із суцільним надочноямковим валиком і приплющене тім'я з виразно окресленим гребенем мали мавпячий вигляд. Водночас, знайдена істота мала великий об'єм мозку, який досягав 900 см<sup>3</sup>. Подальші розкопки Дюбуа засвідчили, що стегнова кістка істоти дуже мало відрізняється від відповідної кістки сучасної людини.

Пізніше на Яві були знайдені ще рештки черепів і стегон п'яти пітекантропів. Характерно, що зуби цих істот помітно не відрізнялися від зубів людини. Пітекантропи були заввишки 165–170 см.

З 1927 по 1937 рр. китайські вчені поблизу Пекіна в печерах знайшли черепи та інші кістки до сорока найдавніших людей, які дістали назву синантроп (пекінська людина). Характерною особливістю цих людей є значний розвиток мозку (800–1200 см<sup>3</sup>), що являє собою великий стрибок на шляху еволюції до сучасної людини. Тім'яні частини мозку в синантропа були виражені порівняно добре, тоді як лобні частини мозкових півкуль мали ще схожість із такими в людиноподібних мавп. Синантроп умів робити кам'яні знаряддя, володів мовою, як і пітекантропи, про що свідчить будова черепа.

Даний вид людини, заселивши острова, в ряді випадків дав початок новим видам людей. В умовах ізоляції і обмеженої території вони набули невеликого зросту, а обсяг їх мозку скоротився до близько 400 см<sup>3</sup>. В даний час відомо два таких види: *Homo floresiensis* (людина флореська), описаний вченими в 2004 році (населював острів Флорес) і *Homo luzonensis* (людина з Кальяо), описаний в 2019 році (жив на острові Лусон). З огляду на величезну кількість невивчених островів, передбачається, що буде знайдено ще багато подібних видів вимерлих людей.

*Homo heidelbergensis* (людина гейдельберзька). Цей вид гомінідів існував приблизно в період 800–300 тис. років тому на території Африки, Південної Європи та Південної Азії. Зріст гейдельберзької людини в середньому сягав 1,8 м у чоловіків і 1,6 м у жінок, а маса тіла становила приблизно 70 і 55 кг відповідно, що практично в межах цих даних у сучасної людини.

У будові черепа *Homo heidelbergensis* були наявні як архаїчні (помітне видовження спереду назад, товсті стінки, низький лоб, досить виразні надбрівні валики, масивні щелепи, великі зуби), так і прогресивні (порівняно великий мозок, менше скошений лоб, округла потилиця) ознаки. Об'єм мозку гейдельберзької людини варіював у межах 1100–1400 см<sup>3</sup>. При цьому наявне помітне збільшення лобової та тім'яної частки великих півкуль головного мозку.

Людина гейдельберзька заселила територію Євразії з помірним та прохолодним кліматом, що вимагало нового рівня пристосованості, активнішого використання вогню, будівництва досконалішого житла, виготовлення нових типів знарядь. На відміну від своїх попередників вона вміла виготовляти не лише кам'яні скребки та зубила, а й інші вироби із дерева та кістки, наприклад, дерев'яні списи, загострені кам'яним знаряддям.

Ймовірно, європейські популяції *Homo heidelbergensis* дали початок виду *Homo neanderthalensis* (людині неандертальській), з популяцій, що залишилися в Африці, розвинувся вид *Homo sapiens*, а в Азії виник *Homo denisovensis* (до сьогодні вид не описаний за встановленими правилами, тому що був відомий тільки за ДНК; нещодавно була знайдена його щелепа, що, ймовірно, призведе до його наукового опису).

*Homo neanderthalensis* (людина неандертальська). Людина неандертальська існувала приблизно в період 200–28 тис. років тому на території Південно-Західної Європи та Передньої Азії. Назва виду походить від назви долини Неандерталь поблизу м. Дюссельдорфа (Німеччина), де вперше були знайдені кісткові рештки цих людей.

Середній зріст людини неандертальської становив 164 см. Середня маса тіла була близько 70 кг у чоловіків та 60 кг у жінок. Особливості будови скелета свідчать про те, що неандерталець був кремезною, широкою в плечах і фізично досить сильною людиною. Характерною рисою неандертальця є також досить широкий ніс, який забезпечував нагрівання і зволоження холодного і сухого вдихуваного повітря. Об'єм мозку людини працюючої – в середньому 1500 см<sup>3</sup>. Людина неандертальська не є предком людини розумної.

Неандертальці захищалися від холоду, одягаючись у хутрянні шкури тварин. Вони жили в печерах, але частіше в саморобних халабудах із кісток мамонта, накритих шкурами тварин, де іноді користувалися вогнем. Для полювання неандертальці використовували кам'яні рубила з дерев'яними ручками, дерев'яні списи і списи з крем'яними наконечниками. Хімічний аналіз кісткової тканини свідчить, що харчовий раціон неандертальців на 90% складався із м'яса. У неандертальців вперше з'являються захоронення, відомі також тільки у *Homo sapiens*.

*Homo sapiens* (людина розумна). Представники виду, які жили у період кам'яного віку матеріальної культури, називаються кроманьйонцями за назвою французького містечка Кро-Маньйон, поблизу якого в гроті ще в ХІХ ст. були знайдені перші 5 скелетів людини сучасного фізичного типу.

За сучасними уявленнями людина розумна з'явилася на території Південно-Східної Африки близько 200 тис. років тому (іноді цю цифру зменшують до 50 тис. років, починаючи з якої останки людей морфологічно фактично не відрізняються від сучасних, в той час як більш ранні знахідки мають перехідні ознаки) і поступово заселила всю планету. Перша спроба виходу з Африки, здійснена людиною розумною близько 90 тисяч років тому, не була успішною. Люди сучасного анатомічного типу заселили Східне Середземномор'я (територія сучасного Ізраїлю), але потім їх сліди зникають, і в цих місцях поселяються неандертальці. Припускається, що вони або вимерли або повернулися в Африку через похолодання. Наступна спроба, яку вдалося зафіксувати за допомогою молекулярно-генетичного методу дослідження, була здійснена через 10–15 тис. років. При цьому шлях кроманьйонців пролягав із Ефіопії на південь Аравійського півострова, звідки вони поступово заселили весь Євразійський континент. З південного сходу Азії кроманьйонці близько 60 тис. років тому почали заселення Австралії та островів Океанії. Найпізніше була опанована Америка. У ті часи Азія з Північною Америкою була з'єднана суходолом, на місці якого тепер знаходиться Берингова протока. Близько 16 тис. років тому через цю перемичку людина сучасного типу попала на американський континент і поступово розселилася по території Північної та Південної Америки.

### Контрольні питання

1. Що таке антропогенез?
2. Дайте коротку характеристику раннім австралопітекам.
3. Які види ранніх австралопітеків описані зараз?
4. Наведіть приклади грацильних австралопітеків.
5. Дайте характеристику афарському австралопітеку.
6. Назвіть відомих представників роду *Homo*.
7. Дайте характеристику виду *Homo heidelbergensis*.
8. Дайте характеристику виду *Homo neanderthalensis*.
9. Коли виникла людина розумна?
10. Де з'явилася людина розумна?

## Лекція 12. Різноманітність та характеристика грибів

12.1 Сучасна систематика грибів.

12.2 Будова вегетативного тіла грибів.

12.3 Розмноження грибів. Життєвий цикл грибів.

### 12.1 Сучасна систематика грибів.

Гриби – одна з найбільших та найрізноманітніших груп живих організмів. Згідно з сучасними прогнозами, на Землі існує понад 1 500 000 видів грибів, проте лише 5 % з них описані.

Гриби за особливостями будови, характеру обміну речовин, способу живлення займають проміжне положення між тваринами і рослинами, мають низку переважно морфологічних ознак рослин та фізіолого-біохімічних особливостей тварин. Таким чином, гриби є окремою еволюційною лінією еукаріотичних організмів. Сучасні дослідження біохімії грибів та грибоподібних організмів, складу та будови клітинної стінки, ультраструктури клітини та структури геному кардинально змінили погляди на походження, еволюцію та філогенетичні зв'язки між таксономічними групами грибів.

Загальні властивості грибів:

1) клітини вкриті оболонками, основу яких складають хітин, глюкани та манани. Крім хітину, у клітинних стінках деяких грибів міститься його дезацетильоване похідне – хітозан. Крім вуглеводних компонентів, у клітинних стінках грибів присутні білки, що утворюють полісахарид-білкові комплекси. Клітинна оболонка здійснює не лише захисну, але й ряд інших важливих функцій, зокрема, є місцем локалізації гідролітичних екзоферментів, бере участь в абсорбції поживних речовин із субстрату, в морфогенетичних та ростових процесах, надає форму клітинам грибних гіф та органам розмноження. Зовні клітинна оболонка може бути вкрита шаром слизу, який утворює капсулу.

2) синтезують лізин за грибним шляхом – через альфа-аміноадипінову кислоту (AAA-шлях).

3) гриби – облігатні гетеротрофи. При живленні організм або його окремі клітини (наприклад, клітини трофічних гіф – гаусторій) поглинають розчинену органічну речовину шляхом абсорбції, без утворення травних вакуолей. Зазвичай абсорбуються низькомолекулярні органічні речовини, які утворюються при розщеплення високомолекулярних сполук різноманітними гідролітичними екзоферментами. Грибні екзоферменти здатні розкласти до мономерів такі біополімери як целюлозу, лігнін, хітин, білки, нуклеїнові кислоти тощо.

4) кінцевим продуктом метаболізму нітрогену є сечовина.

5) запасуючими поживними речовинами є альфа-глюкани, трегалоза, вуглеспирти (ксиліт, маніт тощо), ліпіди.

6) стерини плазмалеми (які надають їй міцності) містять 28 атомів карбону.

7) мітохондрії з пластичастими кристами.

Класифікація грибів є складним завданням. Існували різні підходи до її побудови, які згодом виявлялися недостатньо об'єктивними. До грибів

відносили багато груп організмів, які належали іншим царствам. Часто до грибів відносили грибоподібні організми, систематичне положення яких до кінця залишалося неясним. За однією з класифікацій, розроблених в ХХ столітті, царство грибів розділили на 4 відділи Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota, Basidiomycota. У деяких системах до царства грибів як самостійний відділ Mycophycophyta додавали ліхенізовані гриби (лишайники).

У середині 2000-х рр. був проведений глибокий аналіз філогенетичних зв'язків серед нижчих грибів, які, через методичні труднощі, раніше не були досліджені настільки докладно. У результаті були встановлені нові відділи, а в межах класичних відділів встановлений ряд нових класів. Ці відкриття знайшли віддзеркалення в системі грибів, яку опублікував у 2007 р. колектив авторів, під загальним керівництвом міколога Девіда Гіббетта (Hibbett et al., 2007). Дана система грибів неодноразово коректувалася, але в цілому її основні елементи приймаються і в даний час. Проте, розробка класифікації грибів буде продовжена і в майбутньому слід очікувати її нові варіанти.

Відповідно до класифікації 2007 р. в царстві грибів виділяють: 7 відділів (Chytridiomycota, Neocallimastigomycota, Blastocladiomycota, Microsporidia, Glomeromycota, Ascomycota та Basidiomycota); 35 класов; 129 порядков. У систему грибів повністю інтегровані лишайники, які не утворюють єдиної систематичної групи будь-якого рангу. Лишайники розглядаються як види грибів, що практикують високоорганізований паразитизм на водоростях.

Chytridiomycota. Переважна більшість грибів цього відділу відносяться до організмів, життя яких тісно пов'язане з водним середовищем. Близько 700 видів. Вони в основному – водні сапрофіти і паразити водоростей і водних тварин. Фітопатогенні види, що мають практичне значення, відносять до порядку Хітридієвих (Chytridiales). Представники порядку є внутрішньоклітинними облігатними паразитами.

Neocallimastigomycota. Облігатні анаероби, що мешкають у сліпій кишці тварин. Близько 20 видів. *Neocallimastix* – симбіонт складного шлунка жуйних тварин, має багатоджгутикові зооспори.

Blastocladiomycota. Водні і рідко наземні гриби: сапротрофи, хижакі, паразити вищих рослин. Близько 170 видів. Вегетативне тіло – несептований міцелій. Зооспори мають один задній гладенький джгутік.

Microsporidia. Внутрішньоклітинні паразити тварин (наприклад, *Nosema* – паразит бджіл; *Glugea* – паразит риб). Близько 1300 видів. Мітохондрії редуковані, апарат Гольджі піддався глибокій модифікації. Викликають хвороби людини з імунними порушеннями.

Glomeromycota. Представники відділу найчастіше живуть в ґрунті або на його поверхні, переважно утворюють внутрішню мікоризу. Вони є міцеліальними грибами, формують хламідоспори. До відділу відноситься близько 200 видів. Відділ також об'єднує вузькоспеціалізовану групу облігатних паразитів членистоногих, для яких характерне активне звільнення спор (конідій) безстатевого розмноження, які утворюються екзогенно. Типовим представником порядку є рід *Entomophthora*. Найбільш відомий вид цього роду ентомофтора

мушина (*E. muscae*). Цей паразитичний гриб викликає хворобу кімнатних мух, яка має назву «осінньої або сонної хвороби мух». Зараження комах відбувається конідіями, які, потрапивши на муху, проростають в септовану гіфу. В жировому тілі мухи гіфа розпадається на багатоядерні клітини неправильної форми – гіфенні тільця. Кількість цих тілець збільшується в результаті їхнього поділу або брунькування, з током крові вони разносяться по всьому тілу комахи. Через декілька днів після зараження комаха гине, а на ній з'являються булавовидні конідіеносці (особливі гілочки міцелію грибів, на яких розташовані конідії), які виходять через дихальні отвори та тонкі місця хітинового покриву. На конідіеносцях утворюються кульовидні конідії, оточені шаром слизу, які відстрілюються на 1–2 сантиметра, утворюючи борошністий наліт біля мухи, який добре помітний на віконному склі. Якщо конідія не потрапила на муху, то вона може проростати новим конідіеносцем з конідією, але меншого розміру ніж попередня, яка також відстрілюється. Так може відбуватися декілька разів.

*Ascomycota*. Аскомікота, або сумчасті гриби – великий відділ грибів, різноманітних за будовою і способом життя. За видовим багатством аскомікотові є найчисельнішим відділом грибів. До нього належить біля 65 тис. видів (включаючи 16 тис. видів, що утворюють лишайники). Аскомікотові поширені на всіх континентах та практично в усіх основних біотопах. Основна ознака аскомікотових грибів – формування в результаті статевого процесу сумок, або асків – замкнених одноклітинних структур, які містять певну кількість аскоспор, найчастіше вісім.

*Basidiomycota*. Відділ нараховує близько 30 тис. видів і є другим за кількістю видів після аскомікотових. Наявність плодових тіл є головною ознакою класу базидіоміцетів. Вегетативні клітини гаплоїдні або дикаріонтичні, причому дикаріонтична стадія за тривалістю переважає. Статеве спороношення – базидія з базидіоспорами. Еволюція базидіомікотових відбувалася паралельно до аскомікотових. В складі відділу представлені майже всі екологічні групи грибів, в тому числі сапротрофи на різноманітних субстратах, паразити вищих рослин, мікоризоутворювачі, дереворуйнуючі гриби тощо. Зустрічаються також копротрофи та мікотрофи. Серед базидіальних значна кількість видів належить до їстівних або отруйних грибів. Деякі представники мають цінні лікарські властивості.

## **12.2 Будова вегетативного тіла грибів.**

Вегетативне тіло (талом) – це сукупність структур організму, які забезпечують його життєдіяльність і безпосередньо не пов'язані з розмноженням. Вегетативне тіло грибів представлено сукупністю гіф, яка носить назву міцелій, або окремих клітин.

Гіфи мають вигляд циліндричних трубок, діаметр яких коливається в межах 2–150 мкм, проте найчастіше становить 5–10 мкм. Гіфа здатна до необмеженого росту в довжину, причому цей ріст завжди апікальний, і обумовлений, в першу чергу, роботою літичних пухирців та хітосом, або їх аналогів.

Міцелій може мати різну будову:

1) несептований міцелій (ценоцитний) – є первинним типом міцелію. Його гіфи є простими циліндричними утвореннями, не розділеними жодними перегородками. Переважна більшість грибів, які раніше відносилися до відділу Zygomycota (*Mucor*, *Pilobolus*, *Thamnidium*, *Zoopagus*) мають саме цей тип талому.

Ценоцитний міцелій є гігантською розгалуженою клітиною. У зв'язку з величезними розмірами централізоване управління метаболічними процесами в ній ускладнене. До того ж, навіть при локальному пошкодженні є небезпека загибелі всього талому. Тому міцелій багатьох видів поділяється на відсіки, які часто називають клітинами. Як наслідок, утворюється септований міцелій.

Септований (клітинний) міцелій складається з «клітин», відокремлених одна від одної перегородками – септами. Останні виникають як інвагінації клітинної стінки. Як правило, септи є неповними, тобто мають один або кілька отворів (пор), що забезпечують рух цитоплазми та міграцію ядер. Септований міцелій найбільш широко розповсюджений у природі та є основним типом талому у справжніх грибів. Він притаманний переважній більшості видів з відділів Ascomycota та Basidiomycota.

Структура порового апарату септ у грибів різних таксономічних груп різна. За будовою пор септи поділяють на мікропорові, прості та доліпорові.

Мікропорові септи перфоровані багатьма дрібними порами. Септи такого типу зустрічаються зрідка, і відомі лише у деяких представників грибів.

Прості септи мають лише одну досить велику центральну пору. Септа у напрямку до пори потоншується. Пора в простій септі може бути відкрита (у сажкових грибів з Basidiomycota) або прикрита спеціальними структурами – дрібними вакуолями (наприклад, у іржастих базидіомікотових грибів) або тільцем Вороніна (у багатьох аскомікотових).

Доліпорові септи також мають лише одну велику центральну пору, проте, на відміну від простих септ, поперечна перегородка навколо пори потовщена. Пора в доліпорових септах може бути відкритою, закритою пробкою з аморфної електронно-щільної речовини або прикрита пористим мембранним ковпачком – парентосою (похідна ендоплазматичного ретикулуму). Доліпорові септи з парентосою характерні для більшості базидіомікотових грибів з макроскопічними плодовими тілами.

Міцелій може утворюватися екзогенно (на поверхні субстрату) або ендогенно (всередині субстрату).

Дріжджові гриби (дріжджі) – одноклітинні гриби. Дріжджовий талом утворюється в результаті дегенерації міцелію. У ході цього процесу кожен новоутворений фрагмент міцелію, який відділяється септою від материнської клітини, відокремлюється і далі функціонує як самостійний одноклітинний організм. Дріжджові гриби (дріжджі) в основному представлені окремими овальними клітинами діаметром 3–15 мкм, і колонії, на відміну від гіфальних грибів, мають компактний вид. Подібне характерне для багатьох представників

Ascomycota і Basidiomycota. Близьким до дріжджового є також талом грибів, які паразитують на комах (наприклад, *Entomophthora*).

Багато грибів характеризується диморфізмом – здатністю до гіфального (міцеліальні) або дріжджоподібного росту залежно від умов культивування. Дріжджовий талом як правило утворюється у рідких середовищах, багатих на легкодоступні вуглеводи: у соках рослин, у гемолімфі комах, у м'яких тканинах та слизовій оболонці хребетних тощо. При розвитку в інших умовах багато видів «дріжджів» можуть повертатись до утворення типового міцелію.

Різновидом дріжджового талому є псевдоміцелій – талом, утворений системою дріжджоподібних клітин, з'єднаних між собою. Протопласти клітин при цьому повністю відособлені один від одного, проте структурний взаємозв'язок між клітинами зберігається. Псевдоміцелій спостерігається в деяких умовах у представників Ascomycota (*Candida*) і Basidiomycota (*Ustilago*).

Перехід грибів до необмеженого росту й розгалуження забезпечив можливість поділу талому на функціональні відділи з їх подальшою спеціалізацією. Унаслідок тривалої еволюції функціональних відділів талому сформувався комплекс видозмін або метаморфозів міцелію – спеціалізованих структур гіфального походження, які виконують різні функції. Видозміни – це гіфи, а також групи або фрагменти гіф, які мають специфічну форму, розміри чи напрямок росту й сприяють виконанню певної специфічної функції.

Видозміни міцелію можуть бути поділені на дві групи – вегетативні й репродуктивні. До вегетативних видозмін належать пристосування до колонізації субстрату, паразитичного живлення, хижацтва та мутуалізму, а також структури, які забезпечують переживання несприятливих умов. До репродуктивних (генеративних) видозмін належать структури, що забезпечують обмін генетичною інформацією (рекомбінацію). Прикладами вказаних видозмін можуть бути:

1) міцеліальні тяжі (пристосування до колонізації субстрату) – складаються із паралельних гіф, що часто склеюються або зростаються за допомогою анастомозів уздовж градієнта концентрації поживних речовин. Такі утворення можуть бути різної товщини (від декількох мікрометрів до декількох міліметрів) і являють собою своєрідну провідну систему.

2) гаусторії (пристосування до паразитичного живлення) – є основними живильними структурами високоспеціалізованих фітопатогенних грибів. Вони виникають у результаті розростання апекса інфекційної гіфи, яка проникла крізь покриви організму-господаря. Як правило, гаусторія займає простір між клітинною стінкою та протопластом клітини-господаря. При цьому плазмалема останньої прогинається, але зберігає свою цілісність. У результаті цього виникає здатність тривалий час експлуатувати організм господаря, не вбиваючи його.

3) ловильні петлі (пристосування до хижацтва) – це структури, які здійснюють активне захоплення жертви. Вони складаються з 2–3 клітин, здатних дуже швидко змінювати свій діаметр шляхом нагнітання в протопласт додаткових об'ємів рідини. При потраплянні жертви в петлю, клітини розширюються, звужуючи просвіт петлі, унаслідок чого тіло жертви здавлюється



й міцно фіксується. Такий досконалий спосіб хижацтва характерний лише для деяких представників Ascomycota. Хижі гриби використовують петлі для полювання на нематод (круглих червів).

4) арбускули (приспосовування до мутуалізму) – це деревоподібні звивисті розростання апекса гіфи, що занурені в рослинну тканину. Вони характерні для ендомікоризних грибів, що розвиваються в товщі коріння рослин симбіонтів. Функції арбускул, очевидно, полягають у забезпеченні обміну речовинами між цитоплазмою гриба та рослини. Арбускули відомі лише у представників Glomeromycota (*Acaulospora*, *Glomus*, *Gigaspora*).

5) хламідоспори (приспосовування до переживання несприятливих умов) – це великі товстостінні клітини або комплекси клітин, які широко розповсюджені у наземних грибів і слугують для перенесення несприятливих умов. В основному вони утворюються інтеркалярно або термінально на вегетативних гіфах, а у деяких видів – ще й на спорах. Маючи міцну, часто меланізовану (просякнуту меланіном) клітинну стінку, хламідоспори можуть переживати найекстремальніші умови й зберігати життєздатність упродовж багатьох років. Хламідоспори відомі у багатьох представників відділів Ascomycota (анаморфний рід *Fusarium*) та Basidiomycota (*Asterophora*, *Laetiporus*, *Ptichogaster*).

б) пряжки (забезпечують обмін генетичною інформацією) – це короткі відростки клітин септованого міцелію, які, дугоподібно згинаючись, врослають у попередню клітину тієї ж самої гіфи. Сенс утворення пряжок полягає в тому, щоб організувати перерозподіл ядер при поділі дикаріотичних клітин. Пряжка «перекидає» одне з двох ядер певного типу в базальну частину клітини, яка потім відділяється септою від апекса гіфи. Пряжки спостерігаються переважно у представників відділу Basidiomycota.

Гриби можуть формувати утворення з переплетених гіф, подібні тканинам. Для найменування цих тканиноподібних структур Г. Ліндау в 1899 р. запровадив поняття плектенхіма. Спеціалізовані плектенхіми поширені у вищих представників двох найбільших та найрізноманітніших відділів грибів – Ascomycota й Basidiomycota. Плектенхіми утворюються в них у складі цілого ряду вегетативних і репродуктивних органів, але найбільшого розвитку досягають у складі плодових тіл. Сьогодні існує цілий ряд класифікацій плектенхім, заснованих на різних критеріях. Ситуація ускладнюється тим, що для різних груп грибів прийняті різні класифікації, які часто пропонують різні терміни для однакових структур.

### **12.3 Розмноження грибів. Життєвий цикл грибів.**

Переважає більшість грибів має складний життєвий цикл, що включає зміну стадій розвитку, які здійснюють нестатеве та статеве розмноження. Нестатева стадія, анаморфа, утворює структури нестатевого розмноження (спорангіоспори, конідії), а статеве, телеоморфа – структури статевого розмноження та пострекомбінативної репродукції (аски, базидії). Явище чергування анаморфи й телеоморфи в життєвому циклі грибів отримало назву плеоморфізму, а гриби, для яких характерне таке чергування, називають

плеоморфними. Такими є більшість представників Ascomycota й багато видів Basidiomycota.

Плеоморфний життєвий цикл може бути первинно відсутнім або сильно редукованим, аж до повної втрати однієї зі стадій. Гриби, що втратили стадію телеоморфи або принаймні спостережувані на стадії анаморфи, називають анаморфними. До цієї групи належать численні види Ascomycota (анаморфні роди *Aspergillus*, *Fusarium*, *Verticillium*) та деякі Basidiomycota (*Malassezia*, *Oedosporium*, *Ozonium*).

У деяких грибів – навпаки, сильно редукована або зовсім утрачена стадія анаморфи (шапінкові гриби *Agaricus*, *Boletus*, *Russula*). Ці гриби, як правило, характеризуються високим рівнем розвитку мейотичних спороношень та утворюють складні плодові тіла.

У життєвому циклі грибів можуть чергуватися три каріологічних стани:

– гаплоїдний – ядра мають одинарний набір хромосом;

– диплоїдний – ядра мають подвійний набір хромосом;

– дикаріотичний – ядра мають одинарний набір хромосом, але в межах талому спостерігається два типи генетично-різнокісних ядер. «Чоловіче» та «жіноче» ядра, які формують дикаріон, завжди розміщуються поруч, а їх поділ синхронізований. Дикаріотичний стан широко розповсюджений лише у грибів, а іншим групам живих організмів не притаманний.

Різноманітність грибів визначає різні варіанти їх життєвого циклу і розмноження. Як приклад можуть бути розглянуті базидіомікотові гриби (Basidiomycota).

Основним способом розмноження базидіомікотових є розмноження за допомогою спор статевого спороношення – базидіоспор. У меншому ступені представлене вегетативне розмноження – частинами міцелію та поодинокими спеціалізованими клітинами, що утворюються внаслідок фрагментації гіф – телейтоспорами, уредоспорами або спочиваючими акінетоподібними товстостінними клітинами – хламідоспорами. Значно рідше зустрічається нестатеве розмноження за допомогою конідій.

Статеве розмноження. На відміну від аскоміцетів, у базидіальних грибів відсутні диференційовані статеві органи. Статевий процес – соматогамія. Вона відбувається або шляхом злиття двох вегетативних клітин гаплоїдного міцелію, або двох базидіоспор чи продуктів їх брунькування. Клітини, що приймають участь у копуляції, переважно мають різні статеві знаки: «+» та «-». У деяких видів статевий процес відбувається шляхом копуляції базидіоспор або продуктів їх брунькування.

Після плазмогамії ядра об'єднуються в дикаріони, які згодом синхронно діляться, утворюючи дикаріонтичний міцелій. Такий міцелій може існувати довгий час, і є переважаючою стадією життєвого циклу базидіомікотових. З дикаріонтичних клітин розвивається статеве спороношення – базидія з базидіоспорами.

У найбільш загальному вигляді життєвий цикл базидіомікотових включає наступні етапи: з гаплоїдної базидіоспори розвивається гаплоїдний міцелій. Його

клітини копулюють, при цьому відбувається плазмогамія, що не супроводжується каріогамією, і утворюється дикаріонтична клітина злиття. З неї розвивається дикаріонтичний міцелій, що є основним вегетативним поколінням базидіомікотових. Окремі дикаріонтичні клітини розвиваються у базидію: в них ядра дикаріону зливаються (каріогамія), відбувається мейоз, і на базидії утворюються гаплоїдні базидіоспори. Таким чином, життєвий цикл гаплофазний, з зиготичною редуцією та гетероморфною зміною поколінь – гаплоїдного та дикаріонтичного міцеліїв, причому дикаріонтична фаза є переважаючою.

Відомо два основні варіанти розвитку базидій: з поодиноких спочиваючих клітин – телейтоспор та з верхівкових клітин гіф дикаріонтичного міцелію (переважно за способом пряжки).

При розвитку базидії з телейтоспор її дикаріонтичні ядра зливаються, з телейтоспори виростає диплоїдна базидія, далі в ній відбувається мейоз і оболонка утворює випини – стеригми, в кожній з яких заходить одне гаплоїдне ядро з частиною цитоплазми. Стеригма відділяється від базидії септою, розростається на верхівці і перетворюється на одноядерну гаплоїдну базидіоспору.

При розвитку з дикаріонтичних гіф міцелію на базидії перетворюються верхівкові дикаріонтичні клітини таких гіф: від оболонки верхівкової клітини гіфи відходить невеликий бічний виріст – пряжка, яка загинається донизу. В цей же час відбувається поділ ядер дикаріону, і в клітині утворюються чотири ядра. Два різностатевих ядра прямують до верхівки гіфи, третє ядро пересувається до основи клітини, а четверте заходить у виріст пряжки.

Одночасно з поділом ядер відбувається поділ самої клітини, утворюються дві перегородки – одна відділяє пряжку, друга ділить клітину навпіл. Таким чином, утворюється три клітини: верхня, яка містить два різностатевих ядра, нижня клітина з одним ядром та клітинка-виріст або пряжка, яка також містить одне ядро протилежного статевого знаку. Згодом виріст пряжки доростається до стінки нижньої клітини і через отвір ядро мігрує в цю клітину, відновлюючи її двоядерність або дикаріонтичний стан.

З верхньої клітини з двома різностатевими ядрами утворюється базидія. Ця клітина поступово розростається, в ній відбувається каріогамія і утворюється диплоїдне ядро. Воно майже одразу редуційно ділиться, утворюючи чотири гаплоїдних ядра. Оболонка майбутньої базидії розвиває випини – стеригми. В кожну стеригму переходить частина цитоплазми базидії та одне ядро. Поступово розростаючись, верхівки стеригм здуваються і перетворюються на базидіоспори. Базидії можуть бути поодинокими (якщо вони розвиваються з телейтоспор), або утворюватись на гіфах розвиненого дикаріонтичного міцелію, складаючи основу гіменію.

Гіменій – це шар базидій з базидіоспорами та стерильних захисних елементів. Стерильні елементи, що утворюються в гіменіальному шарі, представлені, в першу чергу, парафізами (вони відокремлюють базидії одну від одної та запобігають злипанню базидіоспор) та цистидами (захищають

гіменіальний шар від тиску зверху). Зрідка гіменій розвивається на вегетативному міцелії (зокрема, в екзобазидіальних грибів), проте у більшості випадків він формується на поверхні або всередині плодових тіл.

Плодові тіла базидіоміцетів – карпофори – завжди диференційовані на стерильну та фертильну частини. Стерильну частину плодового тіла – траму – утворюють дикаріонтичні вегетативні гіфи. Фертильна частина утворена гіменієм. Відкрита поверхня плодового тіла, на якій розташовується гіменій, називається гіменофором. Якщо гіменій розвивається всередині плодового тіла, то гіменофор не утворюється, а плектенхіму з гіменієм називають спороносною «тканиною» – глебою. Базидіомікотові гриби, у яких плодові тіла закриті і замість гіменофора мають глебу, називають гастероміцетами, а ті, у яких плодові тіла мають гіменофор – гіменоміцетами.

Плодове тіло не лише захищає гіменій від пошкоджень, але й підіймає його над субстратом, сприяючи тим самим розповсюдженню базидіоспор. Ступінь прояву останньої функції простежується за формою плодового тіла.

### **Контрольні питання**

1. Перерахуйте основні ознаки грибів.
2. Як класифікують гриби?
3. Які гриби мають несептований міцелій?
4. Який відділ грибів містить найбільшу кількість описаних видів?
5. Які ознаки характерні для дріжджових грибів?
6. Перерахуйте видозміни міцелію.
7. Яке призначення хламідоспор?
8. Який основний спосіб розмноження базидіальних грибів?
9. Що таке гіменій?
10. Охарактеризуйте призначення плодового тіла гриба.

## **Лекція 13. Різноманітність та характеристика спорових рослин**

13.1 Різноманітність відділу Мохоподібні та проблеми збереження його видового різноманіття.

13.2 Різноманітність відділу Хвоцеподібні та проблеми збереження його видового різноманіття.

13.3 Різноманітність відділу Плауноподібні та проблеми збереження його видового різноманіття.

14.4 Різноманітність відділу Папоротеподібні та проблеми збереження його видового різноманіття.

### **13.1 Різноманітність відділу Мохоподібні та проблеми збереження його видового різноманіття.**

Мохоподібні (Bryophyta) – найпримітивніші і найбільш давні з усіх груп наземних рослин, що нині існують. Високі рештки мохоподібних достовірно відомі з кам'яновугільного періоду, але оскільки це вже були достатньо високоорганізовані рослини, поява примітивних мохоподібних відбулась значно раніше. У сучасній флорі налічують понад 35–40 тисяч видів мохів.

Мохоподібні відрізняються за 2 важливими ознаками: 1) відсутністю спеціалізованих провідних тканин – свідчить про те, що мохоподібні не мають справжніх коренів, стебел та листя. Функцію коренів, як органу кріплення до субстрату, виконують ризоїди, а вода та мінеральні речовини поглинаються усією поверхнею тіла; 2) домінування у життєвому циклі гаметофіту (як у водоростей). При цьому гаметофіти незалежні щодо харчування, а спорофіти, навпаки, постійно прикріплені до гаметофіту і в тій чи іншій мірі залежні від нього.

Найчастіше мохоподібні зустрічаються в холодному й помірному кліматичних поясах. Ростуть у лісах, на болотах, поверхні ґрунту, стовбурах дерев, камінні, стінах та дахах будівель. Значна різноманітність мохів спостерігається в гірських районах.

Bryophyta поділяється на три класи (зараз розглядаються як самостійні відділи): Листкостеблові мохи (Bryopsida), Печіночники (Marchantiopsida), Антоцеротовидні мохи (Anthocerotopsida).

Клас Антоцеротовидні мохи: до класу належать найпримітивніші мохоподібні. Відомо близько 300 видів, які поширені переважно в тропіках і помірно теплих районах. Антоцероти мають низьку конкурентну здатність, тому частіше займають піонерні екотопи – відслонення ґрунтів, а також залишки мохів, трав, гнилу деревину тощо. Клітини містять хлоропласти з піреноїдом, як у водоростей. Клас має один порядок Антоцеротові (Anthocerotales) з однією родиною Антоцеротові (Anthocerotaceae).

В Україні зустрічаються 4 види родини антоцеротових. З роду *Anthoceros* зустрічаються квіткоріг крапчастий (*Anthoceros punctatus*) (зростає у вологих місцях на ґрунті, на полях, на стінках закинутих канав тощо) і квіткоріг польовий (*Anthoceros agrestis*) (зростає на вологому ґрунті полів).

З роду *Phaeoceros* в Україні відомі два види: темноріг гладенький (*Phaeoceros laevis*) та темноріг каролінський (*Phaeoceros carolinianus*). Перший зустрічається у Карпатах, на Поліссі, у Лісостепу та Степу України. Другий вид виявлений на Правобережному Поліссі. Зростають види на вологому ґрунті біля доріг, на схилах, а особливо на полях, засіяних багаторічними травами.

Клас Печіночники: у сучасній флорі налічують близько 5 000 видів, які зустрічаються на різноманітних субстратах на усіх материках, в т.ч. і в Антарктиді. Найбільше Marchantiopsida зростає у гірських дощових лісах у південній півкулі. У викопному стані печіночники відомі з верхнього карбону (350–280 млн. років тому). Клас поділяють на 2 підкласи: Маршанцієві (Marchantiidae) і Юнгерманієві (Jungermannidae).

Найбільш відомим представником підкласу Маршанцієві є маршанція звичайна (*Marchantia polymorpha*), яка часто трапляється в сирих місцях, на болотах, берегах річок, вогких скелях. Це невеличка сланка дводомна рослина, 2–10 см завдовжки і 1–2 см завширшки, з темно-зеленим (зверху), дихотомічно розгалуженим пластинчастим таломом. На кінцях галузок талому завжди є виїмка, де міститься точка росту. На верхній (спинній) поверхні талому розвиваються особливі виводкові бруньки і спеціальні підставки, що несуть статеві органи. На нижній поверхні талому утворюються численні ризоїди і особливі лусочки, так звані амфігастрії. Вони мають вигляд одношарових темно-фіолетових пластинок, які можуть довго утримувати воду під час посухи.

Маршанція звичайна зустрічається широко, по всій Україні. В цілому рід Маршанція (*Marchantia*) включає понад 70 видів, що зростають всюди, переважно у тропіках. В Україні відомі два види. В Карпатах зрідка зустрічається маршанція альпійська (*M. alpestris*).

Клас Листкостеблові мохи: поширені у всіх кліматичних зонах, переважно в лісах і на болотах. Відомо більше 14 000 видів. Клас розділяють на 3 підкласи: Сфагнові мохи (Sphagnidae), Андреєві (Andreaeidae), Зелені мохи (Bryidae).

Підклас Сфагнові мохи: нараховує близько 350 видів. Стебло без ризоїдів, щорічно наростає верхівкою, нижня частина постійно відмирає. В умовах надмірного зволоження й недостатнього доступу повітря нижні частини стебел сфагнових мохів поступово, дуже повільно, відмирають і частково розкладаються, утворюючи торф. При цьому утворюються специфічні органічні кислоти, які ще більше пригнічують бактеріальну мікрофлору і затримують розкладання торфу.

Сфагнові мохи поширені у тундрі, лісотундрі, тайзі, у мішаних лісах, навіть на лісостепових та зрідка на степових болотах, багато їх у вологих горах.

В Україні 29 видів сфагнових мохів. Найбільш поширеними видами є торфовик центральний (*Sphagnum centrale*), торфовик оманливий (*S. fallax*), торфовик звивистий (*S. flexuosum*), торфовик болотяний (*S. palustre*), торфовик відстовбурчений (*S. squarrosum*).

Підклас Андреєві мохи: нараховує близько 120 видів. Це дрібні мохи з жорсткими та крихкими пагонами, що утворюють маленькі щільні дернинки від бурого до чорного кольору. Включає один порядок Андреєві (*Andreaeales*) з

однією родиною Андрееві (Andreaeaceae) та 2 родами: *Acroschisma* та *Andreaea*. Найбільш поширені андрееві мохи з роду *Andreaea* в Арктиці, зустрічаються у горах усіх широт та в Антарктиці. Зростають вони переважно на сухих скелях та окремих каменях. *Acroschisma* – рід, поширений у Південній Америці вздовж Анд, від Колумбії до мису Горн. В тропіках росте в горах до висоти 2 000 над р.м. і вище, а в південній частині Чилі навіть на рівні моря. В Україні 2 види: андреея альпійська (*Andreaea alpestris*) та андреея скельна (*A. rupestris*).

Підклас Зелені мохи: найдосконаліша група серед листостеблових мохів як за будовою, так і за адаптацією до наземного існування. Забарвлені ці мохи переважно у зелений колір, тому їх раніше називали зеленими мохами. Ці рослини одно-, дво- та багаторічні. Ростуть дернинками різної форми, рідше окремими особинами або групами. Серед них є дуже дрібні – до 1 мм заввишки, інші ж досягають до 0,5 м і більше. Поширені мохи на усіх континентах, особливо велике їх різноманіття у гірських лісах тропічних зон. У арктичній, тундровій зоні мохи є одними з ценозоутворювачів. Багато їх у бореальній (тайговій) зоні, у субтропіках, зростають у лісостеповій та степовій зонах, зустрічаються також у різних пустелях. Включає більше 20 порядків, до складу яких можуть входити від однієї до 42 родин з одним або багатьма родами та видами. У флорі України налічують близько 500 видів зелених мохів.

Проблеми збереження мохоподібних: унаслідок слабкої конкурентної здатності та пригнічення квітковими рослинами покриття рідкісних видів мохоподібних незначне. Причини зміни чисельності пов'язані з торфорозробками, надмірним осушенням боліт і заболочених лісів та іншими меліоративними заходами. Витоптування худобою та ерозійні процеси призводять до порушення умов спороношення та скорочення чисельності популяцій рідкісних видів.

### **13.2 Різноманітність відділу Хвощеподібні та проблеми збереження його видового різноманіття.**

Хвощеподібні (Equisetophyta) відомі з девонського періоду, але найбільшої різноманітності та чисельності вони досягли в карбоні, коли вони були представлені як трав'яними, так і деревними рослинами до 15 м заввишки й понад 0,5 м у діаметрі. Більшість видів вимерли на початку мезозою, а в наші дні відділ представлений єдиним родом хвощ (*Equisetum*), який включає близько 30 видів, поширених майже по всій земній кулі. У флорі України налічують 9 видів. Найчастіше хвощі ростуть на вологих та заболочених місцях, по берегах водойм, на узліссях. Хвощеподібні – рослини з характерними, розчленованими на вузли і міжвузля стеблами. Стебло у вузлах має кільця дрібних, часто редукованих листків. Хвощеподібні належать до мікрофільної гілки еволюції спорових рослин.

Будова хвощів має характерні особливості. Зовні стебло вкрите епідермісом, складеним із витягнутих клітин з дуже потовщеними і насиченими кремнеземом стінками. В епідермісі є численні продихи, розміщені повздовжніми рядами (по схилах ребер) і заглиблені в хлорофілоносну тканину

– хлоренхіму. Під епідермісом на виступах ребер і в борізках залягає механічна тканина (склеренхіма), а під нею на ребрах – хлорофілоносна. За механічною розташована тканина корової паренхіми. Під паренхімою кори розташоване кільце судинних пучків, складених з флоєми та слабко розвинутої ксилеми і побудованих за колатеральним типом. Судинні пучки оточені перициклом і розміщені завжди проти ребер. За судинними пучками (до центра стебла) міститься велика центральна порожнина. Крім неї, всередині кожного провідного пучка є менші порожнини, які називаються каринальними. Вони розміщені якраз проти ребер. Проти боріздов розміщені ще так звані валекулярні порожнини, що виникають у паренхімі кори. Всі ці порожнини є тільки у міжвузлях. У вузлах вони перериваються суцільною тканиною. Стебло і гілочки зелені і замість листків беруть участь у процесі фотосинтезу.

Відділ Хвощеподібні поділяють на 3 класи, два з яких повністю вимерли, а третій у сучасній флорі представлений одним родом – хвощ.

Усі види *Equisetum* – багаторічні трав'янисті рослини, що ростуть на заболочених луках, полях, болотах, на берегах рік, озер, рідше в лісах. Надземні пагони більшості видів однорічні, на зиму відмирають і тільки у хвощу зимуючого (*E. hyemale*), хвощу рябого (*E. variegatum*) та в деяких тропічних видів вони вічнозелені.

Пагони бувають або однотипні – зелені, вегетативно-репродуктивні, або двох типів (диморфні) – спороносні і вегетативні. Весняні спороносні пагони безхлорофільні, не розгалужені. Спорангії зі спорами знаходяться на спорангіофорах, які розташовані кільчасто і утворюють на пагоні спороносні зони або верхівкові стробіли. Спори морфологічно однакові, але іноді вони фізіологічно протилежні, і тоді з них утворюються різностатеві заростки. Спори мають стрічковидні вирости – елатери, які здатні спіралью скручуватися і розкручуватися залежно від вологості середовища. Це забезпечує об'єднання спор у грудочки, і у подальшому – проростання жіночих і чоловічих екземплярів у безпосередній близькості, що уможливорює запліднення. Літні вегетативні пагони зелені, розгалужені.

Проблеми збереження хвощеподібних: осушення вологих і перезволожених місцезростань, антропогенне навантаження (випас, сінокосіння, рубки деревостану).

### **13.3 Різноманітність відділу Плауноподібні та проблеми збереження його видового різноманіття.**

Плауноподібні (Lycopodiophyta) – це одні з найдавніших, з числа тих, що заселяють сьогодні нашу планету, рослин. Найбільшого розвитку Плауноподібні досягали в пізньому палеозої, коли вони в числі інших деревоподібних та трав'яних спорових рослин панували на Землі. На сьогодні це малочисельна, близько 1 200 видів, група рослин. Всі сучасні представники відділу – багаторічні трав'яні рослини, переважно вічнозелені, зовні дещо подібні до зелених мохів. Плауноподібні поширені в лісах і гірських районах усюї Земної кулі.



Відділ Плауноподібні поділяють на 2 класи: Плауновидні (*Lycopodiopsida*) і Молодильниковидні (*Isoetopsida*).

До класу Плауновидні відносять рівноспорові рослини, тобто всі спори цих плауновидних однакові морфологічно та фізіологічно. Гаметофіти – двостатеві. До класу належать 3 порядки: Астероксилові (*Asteroxylales*); Плаунові (*Lycopodiales*); Протолепідодендрові (*Protolapidodendrales*). З них перший і третій повністю вимерлі, а сучасні плаунові з порядку *Lycopodiales* об'єднують 2 родини: Плаунові (*Lycopodiaceae*) та Баранцеві (*Huperziaceae*).

Родина Плаунові: близько 400 видів, поширених по всій Земній кулі, але більшість їх ростуть у тропічних лісах. Деякі види трапляються в регіонах з помірним і холодним кліматом. Це невеликі трав'яні рослини, проте деякі види досягають 1–1,5 м заввишки, а стебла ліан – 9–10 м. Тропічні й субтропічні види плаунів є переважно епіфітами, а позатропічні – наземними рослинами. Найбільше видове різноманіття плаунів спостерігається у Південній Америці, на Малих і Великих Антільських та Багамських островах, де вони ростуть у вологих тропічних лісах як епіфіти. В Європі плауни поширені, головним чином, у хвойних лісах, по заплавах та берегах північних річок; окремі види заходять далеко на північ за Полярне коло і піднімаються високо в гори.

Найбільш відомим у системі родини є рід плаун (*Lycopodium*), а найпоширенішим у холодній та помірній зонах північної півкулі видом роду є плаун булавоподібний (*L. clavatum*), який росте у хвойних, рідше мішаних та листопадних лісах і має великий ареал, що охоплює майже всю лісову зону Європи, Азії й Північної Америки.

Плаун булавоподібний – багаторічна вічнозелена рослина, з повзучим, довгим, дихотомічно розгалуженим стеблом. У результаті нерівної дихотомії від досить довгої головної осі пагона відгалужуються бічні лежачі гілки, переважно з обмеженим ростом, а також висхідні, теж вилчасто розгалужені пагони. Почергово розміщені листки густо вкривають стебла. Від основи лежачого стебла по всій його довжині відростають тонкі дихотомічно розгалужені корені.

Проблеми збереження *Lycopodium clavatum*: у зв'язку з довготривалим циклом розвитку його популяції оптимально розвиваються в стабільному середовищі, тому будь яке порушення екологічного балансу оселищ призводить до пригнічення їх розвитку. Зміна клімату, вирубка лісів, осушення боліт, розрідження деревостану, випалювання травостою субальпійських угруповань, неконтрольована заготівля рослин належать до найсуттєвіших загроз для популяцій та ресурсів даного виду рослин.

У флорі України налічують 8 видів *Lycopodiaceae*, що належать до 3 родів.

Родина Баранцеві: належить один рід баранець (*Huperzia*), який налічує понад 150 видів. Єдиний представник флори України баранець звичайний (*H. selago*) росте в хвойних, мішаних, рідше листяних лісах і високо в горах Голарктики; в Україні – переважно в Карпатах.

Проблеми збереження *Huperzia selago*: більшість втрат для цього виду зумовлені знищенням місцезростань, розвитком лісового господарства та

осушенням. У високогір'ях деякі місцезнаходження були втрачені через випалювання травостою та надмірне пасовищне навантаження.

До класу Молодильниковидні належать різноспорові види. Вони відіграли важливу роль у формуванні лісового покриву у верхньому палеозої. Цей клас об'єднує порядки Лепідодендронові (*Lepidodendrales*), Плаункові (*Selaginellales*) – близько 700 видів та Молодильникові (*Isoetales*) – близько 70 видів.

У флорі України в Карпатах рідко трапляються: плаунок плауноподібний (*Selaginella selaginoides*), плаунок швейцарський (*S. helvetica*), молодильник озерний (*Isoetes lacustris*).

Проблеми збереження *Selaginella selaginoides*: плаунок плауноподібний є видом, який потребує гідрологічної стабільності оселищ, порушення якої призводить до дигресії популяцій, пригнічення спороношення та зменшення статевого відновлення. Вид чутливий до витоπτування, пасовищного навантаження.

Найбільшою загрозою для *Selaginella helvetica* є порушення середовища проживання та фрагментація оселищ, зміна мікроклімату яких може бути викликана вирубкою лісів, пожежами, рекреацією, виконанням дорожніх робіт.

*Isoetes lacustris* – чутливий до забруднення озер (евтрофікації), меліорації, рекреації.

### **13.4 Різноманітність відділу Папоротеподібні та проблеми збереження його видового різноманіття.**

До відділу Папоротеподібні (*Polypodiophyta*) відносять викопні й сучасні трав'яні, а в тропіках і деревні рослини; здебільшого наземні або епіфіти, рідше водяні. Вони належать до найбільш давніх груп вищих рослин. Перші папоротеподібні виявили у відкладах верхнього девону, але найбільшого розвитку вони досягають, починаючи з карбону. На відміну від інших груп спорових рослин, папоротеподібні відіграють досить важливу роль у рослинному покриві планети і в наші дні, налічуючи понад 10 000 видів. Папоротеподібні утворюють додаткові корені, які відходять від кореневища біля місця прикріплення вай. Ваї – листки, утворені системою сплосчених осей, складають найбільшу частину спорофіту. Вая складається із черешка та пластинки, яка буває простою, роздільною або розсіченою на окремі сегменти (частки), що прикріплюються до стрижня (рахісу), який є продовженням черешка. У більшості папоротеподібних ваї при відростанні перебувають у згорнутому стані (фаза «равлика»), що зумовлено більш швидким ростом нижньої поверхні ваї на ранніх етапах розвитку. Ваї папоротей – органи асиміляції й розмноження. Найчастіше обидві функції виконує одна й та ж сама вая, мономорфна вая – трофоспорофіл. На нижній поверхні пластинки ваї утворюються соруси (групи спорангіїв). Серед папоротеподібних є види, у яких функції асиміляції та спороношення розділені.

Відділ Папоротеподібні поділяють на 7 класів, з яких 4 – повністю вимерлі, а 3 інші класи – Вужачковидні (*Ophioglossopsida*), Маратієвидні (*Marattiopsida*),

Папоротевидні (Polypodiopsida) – більшою чи меншою мірою представлені в сучасній флорі.

Переважає більшість сучасних представників папоротеподібних належить до класу Папоротевидні. Папоротевидні поширені по всій Земній кулі, але особливого видового розмаїття досягають у тропіках, де відіграють важливу роль у структурі рослинного покриву, особливо вологих тропічних і субтропічних лісів. Тут вони представлені як наземними, так і епіфітними формами; лише в тропіках поширені деревоподібні папороті. В помірних широтах видове різноманіття папоротей значно менше, хоча вони й тут є типовими наземними або наскельними рослинами затінених лісів, боліт, гірських ущелин.

Переважає більшість папоротевидних – рівноспорові рослини, проте серед них є також різноспорові. За цією ознакою клас поділяють на три підкласи: Поліподіїди (Polypodiidae), Марсилеїди (Marsileidae) і Сальвініїди (Salviniidae).

Підклас Поліподіїди: рівноспорові наземні та епіфітні види папоротевидних – багаторічні трав'яні зі стеблом, видозміненим у кореневище, або деревоподібні. До підкласу належать 3 порядки:

1. Осмундові (Osmundales): один з найдавніших порядків серед сучасних папоротей, що у викопному стані відомий з кам'яновугільного та пермського періодів; періодом розквіту була мезозойська ера, проте вже з кінця крейдового періоду вони трапляються рідше. До нього відносять родину Осмундові (Osmundaceae), яка представлена у сучасній флорі 3 родами і близько 20 видами. У флорі України відсутні.

2. Багатоніжкові (Polypodiales): наземні або епіфітні рослини, рівнинні чи гірські. У порядку виділяють від 5 до 14 родин, близько 2 100 видів. У флорі України наявні два види, з яких більш поширена багатоніжка звичайна (*Polypodium vulgare*), що росте в тінистих місцях, по схилах ярів і в розщелинах скель.

3. Ціатеєві (Cyatheaales): Найчисленніший порядок серед сучасних папоротеподібних, який об'єднує близько 6 тис. видів, поширених переважно у тропіках, хоча наявна також досить значна кількість позатропічних представників. До ціатеєвих належать деревоподібні та багаторічні трав'яні рослини, висота яких коливається від 3–4 мм до 20 м. У межах порядку виділяють наступні родини:

– Ціатеїні (Cyatheaceae): понад 1 000, переважно тропічних видів, більше половини з яких є деревоподібними папоротями.

– Аспленієві (Aspleniaceae): близько 700 видів, поширених по всій земній кулі, особливо у тропіках, де більшість видів є епіфітами. У флорі України налічується 7 видів аспленію (рід *Asplenium*), а також листовик сколопендровий (*Phyllitis scolopendrium*) – поширений у Карпатах і Передкарпатті, рідше в Західному Поліссі й Лісостепу.

– Аспідієві (Aspidiaceae): близько 500 видів, поширених у лісових та гірських регіонах по всій Земній кулі, але більшість видів приурочена до

помірних широт. У флорі України наявні 22 види аспідієвих, наприклад щитник чоловічий (*Dryopteris filix-mas*).

– Безщитникові (Athyriaceae): близько 600 видів, поширених по всій Земній кулі. У флорі України представлено 8 видів, наприклад жіноча папороть (*Athyrium filix-femina*).

– Оноклеєві (Onocleaceae): 10 видів, поширених у північній півкулі. В Україні поширений 1 вид з диз'юнктивним ареалом – страусове перо звичайне (*Matteuccia struthiopteris*). Вид приурочений до вогких тінистих, переважно вільхових, лісів в Карпатах, Поліссі, Розточчі-Опіллі, зрідка в Лісостепу.

– Гіполепісові (Hypolepidaceae): близько 250 видів, поширених по всій Земній кулі. У флорі України 1 вид: орляк звичайний (*Pteridium aquilinum*).

Підклас Марсилеїди (Marsileidae): близько 65 видів, рослини різноспорові. Мікро- та мегаспорангії утворюються в особливих замкнених органах – спорокарпіях. Підклас представлений одним порядком Марсилієві (Marsileales) з однією родиною Марсилієві (Marsileaceae). У флорі України наявні: марсилія чотирилиста (*Marsilea quadrifolia*) – зрідка трапляється на мілководдях водойм й на замулених берегах у низинах Дністра та Дунаю, в Закарпатті й на Західному Поліссі; пілюльниця куленосна (*Pilularia globulifera*) – дуже рідко трапляється по берегах водойм і на мілководдях в Одеській області.

Основні загрози для *Marsilea quadrifolia*: осушення, забруднення водойм, просторова ізоляція популяцій, обмежена площа оселищ, екологічно оптимальних для зростання, рекреація, природні сукцесії рослинності.

Загрозами для *Pilularia globulifera* є стабілізація рівнів води та осушення тимчасових водно-болотних угідь. Інвазивні макрофіти становлять ще одну серйозну загрозу для цієї рослини.

Підклас Сальвініїди (Salviniidae): близько 16 видів, рослини водні, різноспорові. Гаметофіти дуже редуковані, роздільностатеві. Порядок об'єднує 2 родини:

– Сальвінієві (Salviniaceae): 10 видів. Представники роду поширені в тропічних регіонах та в помірних областях обох півкуль. У флорі України трапляється сальвінія плаваюча (*Salvinia natans*) – однорічна рослина, що плаває на поверхні води. Трапляється у водоймах зі стоячою водою або з повільною течією.

Основними загрозами популяціям *Salvinia natans* є зміна клімату, антропогенні порушення екологічного балансу оселищ (осушення, евтрофування, засолення водойм та забруднення води, руйнування прибережних ділянок).

– Азолові (Azollaceae): включає один рід азола (*Azolla*), в якому налічують 6 видів, поширених переважно по всій Земній кулі в регіонах із тропічним і помірним кліматом. Представники роду належать до рослин, що плавають на поверхні стоячих чи слабо протічних водойм. В Україні, у водоймах дельти Дунаю, поширені азола папоротеподібна (*Azolla filiculoides*) та азола каролінська (*A. caroliniana*), які походять з Америки.

### Контрольні питання

1. Скільки видів мохоподібних налічується у сучасній флорі?
2. Скільки видів сфагнових мохів в Україні?
3. Назвіть представників хвощеподібних.
4. Чим відрізняються хвощеподібні від інших рослин?
5. Скільки видів плауноподібних у сучасній флорі?
6. Перелічіть порядки, які належать до плауноподібних.
7. Скільки плауноподібних у флорі України?
8. Назвіть вимерлі класи папоротеподібних.
9. Наведіть приклади папороті у флорі України.
10. Назвіть основні загрози для популяцій *Salvinia natans*.

## Лекція 14. Різноманітність та характеристика насінних рослин

14.1 Різноманітність відділу Голонасінні та проблеми збереження його видового різноманіття.

14.2 Різноманітність відділу Покритонасінні та проблеми збереження його видового різноманіття.

### 14.1 Різноманітність відділу Голонасінні та проблеми збереження його видового різноманіття.

Відділ об'єднує вимерлі і сучасні форми. Це переважно дерева і чагарники, рідше ліани, що розмножуються насінням. Голонасінні відомі з палеозою, панували у флорі Земної кулі в першій половині мезозою. В сучасних умовах поширені по всій Землі, але здебільшого у помірному і холодному кліматі. Найбільша різноманітність голонасінних спостерігається по периметру Тихого океану, в Австралії та на прилеглих островах. У сучасній флорі Земної кулі відділ представлений близько 700 видами.

Насінний зачаток – це видозмінений у процесі еволюції мегаспорангій з інтегументом, що містить жіночий заросток (первинний ендосперм), який розвивається всередині спорангії з мегаспори. Насінний зачаток складається з інтегументу, нуцелусу, в якому утворюється археспоріальна клітина. Ця клітина ділиться мейозом, з неї утворюється чотири мегаспори, три з них дегенерують, а одна багаторазово ділиться і перетворюється на багатоклітинний жіночий гаметофіт з архегоніями на верхівці. Насінні зачатки формуються відкрито на насінних лусочках жіночого стробіла (шишечки), звідси і назва відділу – Голонасінні. Спори формуються у стробілах, що складаються із осі та видозмінених споролистків. Мікроспори, що утворюються всередині мікроспорангіїв, там же проростають у редукований чоловічий гаметофіт – пилок. Жіночий гаметофіт розвивається усередині нуцелусу.

Поява голонасінних у процесі еволюції пов'язана з адаптацією рослин до умов недостатньої вологості. Посилення континентальності клімату наприкінці палеозою сприяло згасанню спорових. У результаті природного добору виникла група рослин із внутрішнім заплідненням, добрим захистом зародка і насини.

Відділ Голонасінні поділяють на шість класів: Насінні папороті (*Lyginopteridopsida*) (повністю вимерли), Саговникові (*Cycadopsida*), Бенетитові (*Bennettitopsida*) (повністю вимерли), Гнетові (*Gnetopsida*), Гінкгові (*Ginkgopsida*), Хвойні (*Pinopsida*).

Клас Саговникові: близько 100 видів, що належать до 10 родів і 1 родини Саговникові (*Cycadaceae*) порядку Саговникові (*Cycadales*), поширених в тропічних і субтропічних зонах Східної Азії, Австралії, Африки і Америки. Одним із типових представників є саговник звичайний (*Cycas revoluta*), який природно зростає у Південно-Східній Азії. Це деревце з невисоким (до 2–4 м заввишки), досить товстим (до 1 м у діаметрі) колоноподібним стовбуром, який закінчується на верхівці кроною шкірястих перистих листків до 1–2 м завдовжки.

Клас Гнетові: близько 70 сучасних видів. У межах класу виділяють 3 порядки – Ефедрові (Ephedrales), Гнетові (Gnetales) й Вельвічієві (Welwitschiales), кожен з яких включає по одній родині та одному роду, а до вельвічієвих належить лише один сучасний вид. Ареали цих трьох порядків дуже віддалені один від одного. Зокрема, ефедрові поширені переважно в північній півкулі, гнетові – в тропіках південної півкулі, а вельвічієві трапляються тільки в деяких пустелях Африки.

Порядок Ефедрові: 40 видів, поширених у посушливих областях північної півкулі, головним чином у Середземномор'ї, Азії, Західній частині Північної Америки. Окремі види ростуть у Південній Америці. Це ксерофільні та напівксерофільні рослини пустель, напівпустель, степів, рідколісся, піщаних та кам'янистих місцезростань. Ефедрові – невисокі, звичайно дуже галузисті кущі, напівкущі, рідше деревоподібні рослини заввишки до 6–8 м з членистими ребристими пагонами, які нагадують хвощі. Молоді ребристі стебла зелені і виконують функцію фотосинтезу. Листки редуковані, дрібні, лускоподібні. У флорі України наявні два види: ефедра двоколоскова (*Ephedra distachia*), ефедра деревна (*E. arborea*).

Порядок Гнетові: включає 1 родину Гнетові (Gnetaceae) з 1 родом гнетум (*Gnetum*), що об'єднує близько 30 видів, поширених в тропіках Азії та Малайзії, а також Південної Америки та Західної Африки. Гнетові – здебільшого деревоподібні ліани вологотропічних лісів, рідше кущі; два види представлені деревними рослинами з прямим стовбуром, зокрема гнетум гнемон (*Gnetum gnemon*).

Порядок Вельвічієві: у сучасній флорі Земної кулі відомий єдиний вид порядку – вельвічія дивовижна (*Welwitschia mirabilis*) з родини Вельвічієві (Welwitschiaceae). Вид зберігся лише в прибережних безплідних кам'янистих пустелях Південно-Західної тропічної Африки, головним чином, у пустелі Наміб. Характерними місцезростаннями є кам'янисті рівнини або сухі русла тимчасових водотоків, з порівняно неглибоким рівнем ґрунтових вод.

Клас Гінкгові: єдиний вид – гінкго дволопатовий (*Ginkgo biloba*). У природному стані вид трапляється в гірських районах Східного Китаю (у горах Дянь Му-Шань), де він разом з хвойними та широколистяними видами дерев утворює ліси. Проте гінкго з давніх часів введений в культуру (щонайменше XI сторіччя). На початку XVIII сторіччя гінкго був вивезений в Європу, де культивувався в ботанічних садах та парках. В Україні дерева ростуть у багатьох містах. Гінкго – високе листопадне дерево до 30–40 м заввишки, з пірамідальною, а в старшому віці розлогою кроною і гладенькою темно-сірою корою. Листки мають дихотомічне жилкування, віялоподібну форму.

Клас Хвойні: це найбільш численна група серед сучасних голонасінних, геологічна історія яких сягає верхнього девону. Клас поділяють на два підкласи: Кордаїтиди (Cordaitidae) (повністю вимерлий), Хвойні (Pinidae).

Підклас Хвойні: майже 600 видів. Поширені в північних районах Євразії, Північній Америці, у Південній півкулі – помірні області Нової Зеландії, Австралії, Південної Америки. Стрункі дерева або кущі з моноподіальним

галуженням, вічнозелені або листопадні. Рослини різноспорові, одно- або дводомні. Хвойні відіграють дуже важливу роль у рослинному покриві Земної кулі: майже 95 % лісів землі складаються або лише з хвойних, або за їх участі. До підкласу відносять 2 повністю вимерлі і 5 сучасних порядків: Араукарієві (Araucariales), Соснові (Pinales), Кипарисові (Cupressales), Подокарпові (Podocarpaceae), Тисові (Taxales).

Порядок Араукарієві: близько 40 видів. Поширені в південній півкулі, одно- або дводомні деревні рослини з високим стовбуром. Листки широкі. Деякі види араукарії є типовими лісоутворювачами південної півкулі, особливо в гірській місцевості Південної Америки, зокрема араукарія чилійська (*Araucaria araucana*).

Порядок Соснові: однодомні, рідше дводомні дерева, інколи кущі. Родина включає близько 250 видів, поширених в північній півкулі. Листки соснових (хвоя) голчасті або лінійні, цупкі або м'які, розташовані спіралью, поодинокі (на видовжених пагонах), пучками або попарно (на вкорочених пагонах), досить різні в поперечному перерізі. У більшості родів листки вічнозелені (живуть 3–12 років).

В Україні є 10 дикорослих видів з чотирьох родів: сосна звичайна (*Pinus sylvestris*), сосна гірська (*P. mugo*), сосна кедрова європейська (*P. cembra*), ялина звичайна (*Picea abies*), ялиця біла (*Abies alba*) тощо. Культивується понад 70 видів з 7 родів.

Порядок Кипарисові: представлений двома родинами:

– Таксодієві (Taxodiaceae): 14 видів. Їх ареал представлений невеликими острівками в Північній Америці та Східній Азії. Найвідомішим представником є знаменитий секвойядендрон велетенський, або мамонтове дерево (*Sequoiadendron giganteum*). Це могутні дерева, що у дикорослому стані збереглися лише на західному схилі Сьєрра-Невади у горах Каліфорнії (США) – на висоті 1500–2000 м над р. м. Вони досягають 80–110 м заввишки зі стовбурами до 10 м у діаметрі. У деяких особин діаметр стовбурів біля основи сягає 11 м. Секвойядендрон живе понад 3–4 тис. років.

– Кипарисові (Cupressaceae): близько 150 видів, поширених як у північній, так і південній півкулях. У флорі України є 7 видів роду Яловець (*Juniperus*): яловець звичайний (*J. communis*), яловець козацький (*J. sabina*) тощо. Крім того культивують близько 40 видів з 7 родів.

Порядок Подокарпові: близько 140 видів, поширених переважно в позатропічних областях південної півкулі. Там представники родини є одними з головних лісоутворювальних компонентів, особливо в горах. Рід подокарп (*Podocarpus*) налічує понад 100 видів, поширених у субтропічних районах Австралії, Азії, Африки, Південної Америки. Це найбільший рід серед хвойних. Подокарпи, переважно, – дводомні дерева, іноді велетенські. Наприклад, подокарп узумбарський (*Podocarpus usambarensis*) досягає 80 м заввишки при діаметрі стовбура до 2 м.

Порядок Тисові: близько 26 видів, включає 2 родини:



– Головчастотисові (*Cephalotaxaceae*): включає один рід Головчастотис (*Cephalotaxus*) і 6 видів, поширених у гірських лісах Південно-Східної Азії, наприклад головчастотис харингтона (*Cephalotaxus harringtonia*).

– Тисові (*Taxaceae*): 20 видів, поширених майже винятково в північній півкулі. Тисові – вічнозелені дерева або чагарники. Деревина відзначається наявністю більш-менш чітко виражених річних кілець і відсутністю смоляних каналів. У флорі України є тис ягідний (*Taxus baccata*). Через цінну деревину, яка має красиву текстуру й добре полірується, тис майже всюди було винищено ще в XVII–XVIII ст.

Видове різноманіття голонасінних рослин знаходиться під загрозою скорочення через заготовки деревини, зміни рівня ґрунтових вод, скорочення природних місць зростання. З огляду на практичну значимість багатьох представників відділу Голонасінні, слід вести ретельний контроль за дотриманням заходів охорони і раціонального природокористування.

## **14.2 Різноманітність відділу Покритонасінні та проблеми збереження його видового різноманіття.**

Покритонасінні посідають найважливіше місце поміж усіх нині існуючих рослин. Вони є визначальними у складі сучасних фітоценозів та найважливішими у житті людини. Характерними особливостями відділу Квіткових, що вирізняють його від решти відділів рослин, є такі: 1) насінні зачатки вміщені в більш-менш замкнуту порожнину (зав'язь), утворену однією або кількома зрослими своїми краями (або між собою) карпелами (плодолистками); 2) пилкові зерна уловлюються не мікропіле насінних зачатків, а спеціалізованою для цього тканиною; 3) гаметофіти позбавлені гаметангіїв і розвиваються в результаті мінімальної кількості мітотичних поділів; 4) так зване «подвійне запліднення», яке характеризується тим, що в результаті потрійного злиття (злиття одного з двох сперміїв з двома вже до того злитими між собою полярними ядрами) утворюється триплоїдне первинне ядро ендосперму – спеціальної поживної тканини для зародка, який розвивається після злиття другого спермія з яйцеклітиною. Тканина триплоїдного ендосперму притаманна лише Покритонасінним. Зародок і ендосперм, розвиваючись, витісняють інші клітини зародкового мішка, які були в ньому до запліднення, і займають звичайно весь насінний зачаток. Останній перетворюється в насінину, його покриви — в шкірку насінини, зав'язь – у плід, а її стінки – в оплодень. Звідси і виникла одна з назв відділу – Покритонасінні, оскільки в них насіння знаходиться всередині плоду; 5) найхарактернішим органом квіткових рослин є квітка, звідси виникла ще одна з назв цієї групи рослин – Квіткові. Квітка в типових випадках, як видозмінений пагін, сидить у пазусі покривного листка, має квітконіжку, а часто й приквітки, квітколоже, до якого прикріплюється оцвітина (проста або подвійна, що складається з чашечки та віночка; вільна, або зрослолиста; правильна або неправильна) та головні частини квітки – тичинки (андроцей) та маточки або маточка (гінецей).

На відміну від Голонасінних, в яких насіння сидить відкрито на насінних лусках, у Покритонасінних воно знаходиться всередині плоду, оскільки насінні зачатки формуються всередині зав'язі.

Покритонасінні представлені не менше як 250 тисячами видів і близько 13 000 родів, які об'єднані в 533 родини та 166 порядків, що в свою чергу згруповані в два класи: Дводольні (Magnoliopsida) та Однодольні (Liliopsida).

Клас Дводольні: до цього класу належать рослини, що мають такі ознаки: зародок насінини з двома сім'ядолями, іноді з однією, зрідка з трьома – чотирма. Сім'ядолі латеральні (мають бічне розташування), у кожній з них – по три провідних пучки. Коренева система стрижнева, яка формується у зв'язку з тим, що первинний (зародковий) корінець розвивається в головний корінь. Листки з чітко вираженим черешком, різноманітної будови: часто бувають розсіченими і складними. Провідна система стебла з одного кільця провідних пучків, як правило, з камбієм. У флоемі є паренхіма. Кора і серцевина стебла оптимально диференційовані. Квітки найчастіше п'яти- або чотириколові, п'яти-, чотиричленні, і лише в деяких (переважно примітивних) – тричленні.

Дводольні представлені великою різноманітністю форм дерев'янистих і трав'яних рослин і зростають у різних екологічних умовах. Клас об'єднує вісім підкласів, 429 родин, близько 10 000 родів і понад 190 000 видів. Виділяють такі підкласи: Магноліїди (Magnoliidae), Ранункуліди (Ranunculidae), Гвоздикоподібні (Caryophyllidae), Гамамеліди (Hamamelididae), Діленіїди (Dilleniidae), Розиди (Rosidae), Губоцвітоподібні (Lamiidae), Астеріди (Asteridae).

Підклас Ранункуліди: переважно трав'яні рослини найчастіше, з маточково-тичинковими ациклічними або частково циклічними квітками з багатьма тичинками і маточками (або маточок кілька з вільними чи зрослими плодолистками); насіння з ендоспермом або без нього. Підклас Ранункуліди за багатьма ознаками близький до підкласу Магноліїди, але більш розвинутий. Охоплює чотири порядки, 12 родин та понад 3 000 видів. В Україні представлений 3 порядками, 5 родинами (наприклад, Жовтецеві (Ranunculaceae)), 38 родами, близько 180 видами.

Родина Жовтецеві: близько 2 000 видів у світовій флорі. Усі вони трав'янисті рослини, різні за життєвими формами. У флорі України – 138 видів. Наприклад, жовтець сланкий (*Ranunculus reptans*) – зростає на вологих луках, болотах, берегах водойм. В Україні трапляється в Поліссі.

Підклас Гвоздикоподібні: багаторічні або однорічні трави, напівкущі, кущі, невеликі дерева. Квітки маточково-тичинкові або маточкові й тичинкові, циклічні. Гінецей частіше ценокарпний, рідше – апокарпний.

Більшість представників цього підкласу еволюціонували в напрямку пристосування до аридних і семиаридних умов, хоча серед них є чимало лісових, лучних і високогірних родів. Охоплює три порядки, 19 родин. У флорі України цей підклас репрезентований трьома порядками, 11 родинами (наприклад, Гвоздичні (Caryophyllaceae), 73 родами і 415 видами.

Родина Гвоздичні: Налічує 80 родів і понад 2000 видів. Багаторічні і однорічні трав'янисті рослини, рідше напівчагарники і чагарники. В Україні нараховується 35 родів та 212 видів, що складає близько 10,5% усіх Гвоздичних світу. Наприклад, зірочник болотний (*Stellaria palustris*) – зростає на вологих луках, торф'яних болотах. В Україні трапляється на Поліссі і в Лісостепу.

Підклас Діленіїди: деревні і трав'яні рослини, що мають частіше прості, рідше складні листки з прилистками або без них. Квітки різних типів, зазвичай з подвійною оцвітиною, віночок вільно- або зрослопелюстковий. Гінецей частіше ценокарпний, рідше – апокарпний; зав'язь верхня або нижня. Плоди різних типів. Це один із найбільших підкласів. Охоплює 29 порядків, 94 родини. У флорі України підклас представлений 14 порядками, 28 родинами (наприклад, Капустяні (*Brassicaceae*)) і біля 580 видами.

Родина Капустяні: трав'яні рослини, рідше напівкущі або кущі (в тропіках). Це велика родина, яка налічує 380 родів і близько 3 200 видів, поширених майже по всій земній кулі, особливо в областях із сухим помірним кліматом, найбільша концентрація їх спостерігається в Середземномор'ї, Західній і Середній Азії. В Україні представлена 65 родами та 230 видами. Наприклад, жеруха гірка (*Cardamine amara*) – зростає на болотах, заболочених луках, по берегах водойм, у вільшняках. В Україні трапляється на Поліссі, в північній частині Лісостепу, в Степу зрідка.

Підклас Астеріди: переважно трави, рідше напівкущі, ще рідше кущі та дерева. Для представників нього підкласу характерна наявність запасного вуглеводу інуліну. У вегетативних органах більшості з них є молочники. Квітки зібрані в різноманітні суцвіття, рідше поодинокі, переважно маточково-тичинкові, актиноморфні або зигоморфні. Підклас об'єднує 5 порядків і 12 родин (наприклад, Складноцвіті (*Compositae*)), біля 1 420 родів та близько 27 880 видів.

Родина Складноцвіті: здебільшого трави або напівкущі, у тропіках також кущі, ліани. Квітки дрібні, зібрані на спільному дископодібному квітколожі в характерне для родини суцвіття – кошик. Родина налічує близько 1 000–1 300 родів з більш ніж 20 000 видами. Екологічний діапазон родини надзвичайно великий – від вологих і жарких тропіків до сухих пустель Азії й Африки та холодних областей Арктики й Антарктики поширеними по всій земній кулі. В Україні – 121 рід, близько 700 видів, трапляються в усіх зонах. Наприклад, череда трироздільна (*Bidens tripartita*) – зростає по берегах річок, озер, на болотах, вологих луках, забур'яненних місцях. По всій Україні, крім південних районів Криму.

Клас Однодольні: до цього класу належать рослини, що мають такі ознаки: мичкувату кореневу систему, яка формується у зв'язку з тим, що первинний корінець зародка насінини рано відмирає і формується мичка додаткових коренів. Стебла позбавлені камбію, флоема без паренхіми, зазвичай відсутнє чітке розмежування на кору й серцевину. Листки прості, часто не розділені на черешок і пластинку, іноді основа пластинки розростається, утворюючи листову піхву. Жилкування паралельне, рідше дугове. Зародок насінини з однією сім'ядолею. Клас об'єднує чотири підкласи, 38 порядків, 104 родини, до

яких належить 63 000 видів. В Україні зростає 834 види, що належать до трьох підкласів, 20 порядків, 32 родин. Виділяють такі підкласи: Алісматиди (Alismatidae), Ліліїди (Liliidae), Арециди (Arecidae), Триуриди (Triuridae).

Підклас Алісматиди: водні або болотні трави. Судини відсутні або є лише в коренях. Їх поділяють на 11 порядків, 18 родин, 56 родів та 490 видів. У флорі України з них представлено 9 порядків, 10 родин (наприклад, родина Сусакові (Butomaceae)), 17 родів та 44 видів.

Родина Сусакові: багаторічні болотні або прибережні рослини. В Україні є тільки один рід з одним видом – сусаком зонтичним (*Butomus umbellatus*) – зростає вздовж берегів річок, озер, на заболочених луках, заливних ділянках. Поширений по всій Україні.

Підклас Ліліїди: Один з найбільших підкласів Односім'ядольних, охоплює 21 порядок рослин, що поширені по всій земній кулі. К підкласу відноситься велика родина рослин – Злакові.

Родина Злакові: стебла порожнисті, зрідка виповнені паренхімою, чітко виражені вузли і міжвузля, біля основи вузлів є інтеркалярна (вставна) меристема. У світовій флорі налічують 900 родів і близько 11 000 видів, у флорі України – 331 вид і 90 родів. Наприклад, бекманія звичайна (*Beckmania eruciformis*) – зростає на вологих і заболочених луках, мілководді з ґрунтовим і поверхневим підтопленням. Поширена по всій Україні.

Загрозою біотичному різноманіттю покритонасінних є комплексний вплив антропогенних і натуральних чинників на види живих організмів. Такий вплив відбувається внаслідок поєднання процесів антропогенного перетворення ландшафтних комплексів, забруднення навколишнього природного середовища, прямого знищення видів рослин, фрагментація природних ландшафтів під дією антропогенних чинників. Вирубка тропічних лісів призводить до знищення представників багатьох груп покритонасінних. Відомо, що на 1 гектарі тропічного лісу зустрічається більше деревних покритонасінних, ніж на території Європейських країн. У зв'язку з цим, навіть незначні за масштабами вирубування зачіпають багато видів. В даний час значний внесок у зникнення видів може бути викликано зміною клімату.

### Контрольні питання

1. Скільки видів голонасінних налічується у сучасній світовій флорі?
2. На які класи поділяють відділ Голонасінні?
3. Скільки видів саговникових у сучасній флорі?
4. Скільки видів гнетових у сучасній флорі?
5. До якого класу належить *Ginkgo biloba*?
6. Наведіть приклади голонасінних України.
7. Назвіть відмінні ознаки покритонасінних.
8. Скільки видів покритонасінних налічується в сучасній світовій флорі?
9. Скільки однодольних рослин зростає в Україні?
10. Назвіть основні загрози для біологічної різноманітності покритонасінних.

## Лекція 15. Безхребетні тварини: різноманітність типів і планів будови (I)

15.1 Різноманітність губок і кишковопорожнинних та проблеми збереження їх видового різноманіття.

15.2 Різноманітність плоских, круглих і кільчастих червів та проблеми збереження їх видового різноманіття.

15.3 Різноманітність моллюсків та проблеми збереження їх видового різноманіття.

15.4 Різноманітність голкошкірих та проблеми збереження їх видового різноманіття.

В даний час виділяють понад 20 типів безхребетних тварин. Серед найбільш численних і відносно добре вивчених – типи Губки, Кнідарії (Кишковопорожнинні), Плоскі черви, Круглі черви, Кільчасті черви, Моллюски, Голкошкірі, Членистоногі.

### 15.1 Різноманітність губок і кишковопорожнинних та проблеми збереження їх видового різноманіття.

*Тип Губки (Porifera).*

Губки – нижчі багатоклітинні, прикріплені до субстрату, живляться шляхом фільтрації (відносно недавно відкриті і хижаки, що поїдають дрібних безхребетних). Не мають оформлених тканин і органів, тіло складається з клітин, що виконують різні функції та мають різну будову, й міжклітинної речовини – продукту виділення. Вони мають скелет (мінеральний, роговий або змішаного типу). Мешкають у водоймах, переважно в морях: утворюють колонії. Відомо понад 8 000 видів. У прісних водоймах України виявлено не більше 10 видів, у Чорному морі через низьку солоність – 29 видів, ще менше їх у Азовському морі. Тип поділяють на 3 класи: Вапнякові губки (*Calcarea*), Скляні губки (*Hyalospongia*), Звичайні губки (*Demospongia*).

Клас Вапнякові губки – відомо близько 680 видів, наприклад *Leuconia aspera*. Винятково морські, зазвичай дуже невеликі за розмірами й невиразні губки. Найчастіше вони не забарвлені, а їхній скелет представлений вапняними трипроменевими, чотирипроменевими й одноосьовими голками.

Клас Скляні губки – відомо близько 600 видів. Морські, найчастіше глибоководні організми. Бувають як одиночними, так і колоніальними. Досягають 50 см у висоту. Широко відомі види – кошик венери (*Euplectella aspergillum*) та гіалонема (*Hyalonema elegans*).

Клас Звичайні губки – найчисленніший клас сучасних губок середніх і великих розмірів (до 2 м). Відомо близько 6 900 видів. Є морські й прісноводні види, в основному колоніальні. Колонії мають різне забарвлення та форму: коркову, кулеподібну, розгалужену, келихоподібну тощо. Скелет у них складається з кремнезему, іноді в поєднанні зі спонгіном, іноді представлений одним спонгіном. Представниками цього класу є різні види туалетних губок, наприклад: туалетні губки (*Euspongia officinalis*) та (*Spongia zimocca*), келих

нептуна (*Poterion neptuni*). До прісноводних губок належать кілька видів бодяг. У водоймах України дуже поширена бодяга ставкова (*Spongilla lacustris*) (рис. 15.1), яка оселяється на камінні, корчах, рештках деревини.

#### Тип Кишковопорожнинні (*Coelenterata*).

Кишковопорожнинні (Кнідарії) – водні, переважно морські, прикріплені або плаваючі в товщі води. Поодинокі або колоніальні форми, розміри від кількох міліметрів до кількох метрів. Відомо понад 10 000 видів. У прісних водоймах і морях України – майже 40 видів. Більшість має радіальну (променеву) симетрію. Двошарові тварини. У онтогенезі формуються лише два зародкових листки – екто- та ентодерма, з яких розвиваються два епітеліальні шари тіла: поверхневий – епідерма та внутрішній – гастродерма. Особливістю кишковопорожнинних є наявність у них жалких клітин (кнідоцитів). Більшість видів має скелет, що виконує опорну та захисну функції. Для них характерне існування двох життєвих форм – поліпа та медузи. Тип поділяється на 4 класи: Гідроїдні (*Hydrozoa*), Сцифоїдні (*Scyphozoa*), Кубомедузи (*Cubozoa*), Коралові поліпи (*Anthozoa*).

Клас Гідроїдні – об'єднує близько 4 000 видів, які ведуть прикріплений і плаваючий спосіб життя та мають розміри від кількох міліметрів до 1 м. Типовий представник цього класу – гідра прісноводна (*Hydra oligactis*). В Україні також зустрічаються меризія азовська (*Odessia maeutica*) і оліндіас несподіваний (*Olindias inexpectata*).

Клас Сцифоїдні – налічує близько 200 видів. Морські кишковопорожнинні, більша частина життєвого циклу – стадія медузи. Поліпоїдне покоління живе недовго й не утворює постійних колоній. У Чорному морі – 3 види наприклад, звичайна ризостома, або коренерот (*Rhizostoma pulmo*), з них один – у Азовському.

Клас Кубомедузи – налічує близько 20 видів, наприклад морська оса (*Chironex fleckeri*). Тропічні медузи. Кубічної форми дзвін має всього чотири щупальця.

Клас Коралові поліпи – об'єднує близько 6 000 видів морських кишковопорожнинних. Живуть вони на мілководді тропічного поясу, лише деякі – у холодних водах. До цього класу належать тварини виключно поліпоподібної форми. Розрізняють 2 підкласа коралових поліпів: восьмипроменеві (*Octocorallia*) (кількість щупалець кратна 8) і шестипроменеві (*Hexacorallia*) (кількість щупалець кратна шести). Коралові поліпи утворюють великі колонії зі спільним вапняковим скелетом. Є серед коралових і поодинокі форми – актинії, позбавлені скелета. У Чорному морі мешкають чотири види актиній, зокрема *Actinothoe clavata* та *Actinia equine* (останній вид зустрічається і в Азовському морі).

Збереження біологічного різноманіття представників зазначених типів залежить, перш за все, від збереження якості морської води, забруднення якої триває.

Велику проблему представляє сучасний стан коралових рифів, утворених кораловими поліпами. Проблема ускладнюється тим, що самі коралові рифи є

місцем проживання великої кількості груп інших організмів і їх зникнення призводить до скорочення чисельності багатьох видів. Так, на коралових рифах, розташованих на площі близько 400 тис. км<sup>2</sup>, налічується майже 500 тис. біологічних видів.

За даними досліджень, підвищення температури води – одна з причин загибелі коралових рифів. Згідно з оцінками Міжурядової комісії з кліматичних змін, протягом останнього століття температура на Землі може підвищитися на 3,5 градуса за Цельсієм.

Проблеми збереження коралових поліпів можуть посилитися також в результаті підвищення рівня Світового океану, що є передбаченим наслідком подальшої зміни клімату. За прогнозами, до 2100 року він підвищиться в середньому на 1 м у порівнянні з 1980–1999 роками. Коралові поліпи пов'язані симбіотичних відносинами з водоростями, для яких підвищення рівня води виявиться згубним через нестачу світла.

## **15.2 Різноманітність плоских, круглих і кільчастих червів та проблеми збереження їх видового різноманіття.**

### *Тип Плоскі черви (Plathelminthes).*

Тип Плоскі черви дістав свою назву від форми тіла тварин, що складають цей тип. Відомо більше 15 000 видів, серед яких є морські, прісноводні, ґрунтові, наземні та паразити людини і тварин. Останніх найбільше серед плоских червів. Розміри від 0,5 мм до 30 м (паразити кишечнику китів). Плоскі черви – білатерально-симетричні тварини із чітко визначеним головним кінцем, який під час руху спрямований уперед. Тіло у більшості сплюснене у спинно-черевному напрямі. У процесі ембріонального розвитку у плоских червів утворюються три зародкові листки: екто-, ентодерма та мезодерма, з якої формуються мускулатура, статева система, а також сполучна тканина – паренхіма. Характерною ознакою плоских червів є наявність шкірно-м'язового мішка, що складається з одношарового епітелію та кількох шарів м'язів. Безпосередньо під ним усі проміжки між внутрішніми органами вповнює сполучна тканина – паренхіма. В Україні понад 1 500 видів). Тип Плоскі черви складається з 4 класів: Війчасті черви (Turbellaria), Моногенетичні присисні (Monogenea), Клас Сисуни (Trematoda), Стьожкові черви (Cestoda).

Клас Війчасті черви – відомо близько 3 500 видів. Зовні тіло турбеларій вкрите одношаровим війчастим епітелієм, що й зумовило назву класу. Вільноживучі хижачки, що мешкають у воді й зрідка трапляються у вологому ґрунті. Розміри тіла війчастих червів переважно не перевищують 1 сантиметра, великі форми мають розмір 5–6 см, а наземні представники тропічних турбеларій, наприклад *Viparium*, можуть досягати навіть 60 см завдовжки. У більшості турбеларій тіло яскраво забарвлене. В Україні понад 200 видів (у прісних водоймах, Чорному та Азовському морях). Типовим представником є молочна планарія (*Dendrocoeleum lacteum*).

Клас Моногенетичні присисні – відомо близько 600 видів. До цього класу належать паразитичні форми, переважна їх більшість – ектопаразити риб.

Більшість моногеней від часток міліметра до 3 см. В Україні зареєстровано близько 200 видів.

Клас Сисуні, або Трематоди – нараховує близько 4 000 видів, які ведуть виключно паразитичний спосіб життя. Форма тіла листоподібна. У дорослих червив є два добре розвинені присоски. Один із них (ротовий) розташований на передньому кінці тіла й у центрі містить ротовий отвір, другий (черевний) функціонує лише як орган прикріплення (розташований в центрі тіла, проте у деяких видів він зміщений ближче до переднього або заднього кінця). В Україні відомі 600 видів сисунів. Типовим представником класу є печінковий сисун (*Fasciola hepatica*), який живе в жовчних протоках печінки великої рогатої худоби, свиней, овець (іноді й людини).

Клас Стъожкові черви, або Цестоди – понад 3 000 видів. Всі його представники є ендopаразитами людини і хребетних тварин. У зв'язку з паразитизмом у цестод немає органів травлення. Поживні речовини хазяїна гельмінти всмоктують усім тілом. В Україні відомо понад 500 видів цестод. Типовими представниками є ціп'як неозброєний (*Taeniarhynchus saginatus*) та ціп'як озброєний (*Taenia solium*).

*Тун Круглі черви (Nematoda).*

Круглі черви (Нематоди) – одна з найбільш численних і поширених груп тварин. Найважливіша ознака – наявність первинної порожнини тіла – схізоцеля. Вона не має спеціальної епітеліальної устїлки і у багатьох представників зайнята паренхімними клітинами. У травній системі круглих червів є задня кишка. До круглих червів належать тришарові білатеральні тварини. Тїло вкрите товстою багатопаровою кутикулою. Вони мешкають у морях, прїсних водоймах, ґрунті, є паразитами рослин і тварин. Описано близько 30 000 видів нематод. Проте, за прогнозами рїзних вчених, загальна кїлькїсть їх видів коливається від 80 000 до 1 млн. Більшість нематод – вільноживучї тварини, що мешкають у вузьких капїлярних проміжках між часточками ґрунту, піску, мулу на дні водойм або на суші, й лише близько 7 000 видів (приблизно третина відомих) – паразити рослин і тварин. Вільноживучї мають розміри (0,3–1 мм), фітонематоди досягають 8 – 10 мм, найкрупніші – паразити хребетних (людська аскарида (*Ascaris lumbricoides*)) 30–40 см, а *Placentonema gigantissima* – мешканка плаценти кашалота – досягає 6–8 м. В Україні відомо приблизно 1 600 видів. У прїсних водоймах України знайдено понад 300 видів нематод, у Чорному та Азовському морях – близько 200. Систематика нематод розроблена недостатньо. Видїленї класи підлягають подальшому аналізу для їх підтвердження. Як приклади класу нематод, який на сьогоднішній день визнаний науковим співтовариством, можна привести клас Еноплії (Euporlea), який включає понад 6 500 видів. До них, наприклад, відноситься трихїнела спіральна (*Trichinella spiralis*). Статевозрілі форми трихїн перебувають у кишечнику, а личинки – у м'язах хазяїна. Це дрібненькі паразити, довжина тіла самки звичайно не перевищує 3–4 мм, а самця – 1,6 мм. Паразитують трихїни, головним чином, в організмі свині і пацюків, а також у людини. В Україні зареєстровано більше 20 видів диких та синантропних



тварин, сприйнятливих до збудника трихінельозу, що формують природні осередки, що утворюються незалежно один від одного й існують самостійно.

#### *Тип Кільчасті черви (Annelida).*

Більшість – вільноживучі. Мешкають у морях, прісних водоймах та ґрунтах. Незначна частина – паразити. Розміри від кількох міліметрів до 3 метрів. Відомо понад 13 000 видів. Анеліди – найвище організовані черви, мають усі системи органів, вторинну порожнину тіла (целом), кровоносну систему, органи руху, а інколи й органи дихання. Тип поділяється на 3 класи: Багатощетинкові (Polychaeta), Малощетинкові (Oligochaeta), П'явки (Hirudinea).

Клас Багатощетинкові – понад 8 000 видів морських та прісноводних тварин. Багато з них є такими, що ведуть рухливий спосіб життя, повзають по дну, риють в ґрунті, або плаваючи в товщі води. Інші – сидячі тварини, які живуть в захисних трубках. Деякі представники ведуть паразитичний спосіб життя. Більшість багатощетинкових мешкає на дні водойм поблизу берегів. Деякі мешкають на глибині більш ніж 1 тис. м, а деякі були знайдені навіть на глибині 8 тис. м. Розміри від кількох міліметрів до кількох метрів (*Eunice gigantea*). У Чорному та Азовському морях – близько 200 видів, наприклад нереїди *Nereis cultifera*, *N. succinea*, *N. diversicolor*.

Клас Малощетинкові – близько 5 000 видів. Живуть у прісних водоймах, ґрунті, рідше у морях. Більшість – риучі форми, деякі живуть на поверхні дна серед решток, що гниють; невелика кількість видів (родина Branchiobdellidae) паразитує на зябрах ракоподібних. Розміри від 0,5 мм до 40 см, а деякі види тропічних земляних червів (*Megascolides australis*) до 3 м. Відповідно до розмірів тіла олігохети мають також і різну кількість сегментів: дрібні форми мають лише 2 – 3 сегменти, тоді як у великих кількість їх досягає 600. У прісних водоймах України – близько 200 видів, у Чорному та Азовському морях – 33 види.

Найбільш відомі так звані дощові черви, які відіграють велику роль у ґрунтоутворенні. Вони належать до кількох родин і не становлять єдиної систематичної групи. Найвідоміші з них справжні дощові черви (родина Lumbricidae) мають довжину від 20 мм до 1 м і товщину від 1 до 20 мм. Усі вони сапрофаги (живляться органічними рештками). В Україні відомо близько 35 видів дощових червів, наприклад *Lumbricus terrestris*, *Octolasion lacteum*, *Dendrobaena octaedra*, *Eisenia fetida*, *Aporrectodea caliginosa*.

Клас П'явки – близько 400 видів. Прісноводні, рідше морські чи наземні хижі або кровосисні тварини, від кількох міліметрів до 20 і більше сантиметрів. В Україні близько 30 видів. Наприклад, в Україні повсюдно відома черепашача п'явка (*Haementeria costata*) – паразитує на болотяних черепахах, може живитися кров'ю птахів і навіть людини.

Проблема збереження представників зазначених типів актуальна, перш за все, для вільноживучих видів. Зміна якості середовища під впливом антропогенної діяльності людини, збільшення сільськогосподарських площ, забруднення водних об'єктів неминуче веде до скорочення чисельності популяцій червів і до зникнення їх видів. Більшою мірою знаходяться під загрозою види, що мешкають в ґрунті.

### 15.3 Різноманітність молюсків та проблеми збереження їх видового різноманіття.

*Тип Молюски (Mollusca).*

Молюски – другий після членистоногих за кількістю видів тип високоорганізованих безхребетних тварин (близько 130 000 видів). В Україні понад 600 видів. Переважно водяні, рідше наземні вільноживучі тварини, лише деякі з них пристосувалися до паразитичного життя. Тіло молюсків несегментоване, у більшості представників складається з голови, тулуба та ноги. Тіло двостулкових має тільки тулуб і ногу. Воно повністю або частково вкрите властивим лише цим тваринам утвором – шкірястою мантиєю. Між мантиєю і тілом міститься мантийна порожнина. На спинній частині тіла, як правило, є захисний утвір – черепашка. Тип поділяється на 7 класів: Хітони (Loricata), Безпанцирні (Aplousophora), Моноплакофори (Monoplacophora), Черевоні (Gastropoda), Лопатоні (Scaphopoda), Двостулкові (Bivalvia) і Головоні (Cephalopoda).

Клас Хітони – близько 1 000 видів. Виключно морські тварини, мешкають переважно на літоралі, деякі проникають на глибини. Малорухомі, здебільшого рослиноїдні тварини, які присмоктуються до скель та твердого ґрунту мускулистою ногою. Вісім пластинок черепашки розміщені одні за одною в один ряд і рухомо з'єднані. Вони черепицеподібно прикривають один одного. В результаті такого розміщення пластинок хітони можуть скручуватись на черевний бік як мокриці. У Чорному морі 3 види. Найпоширеніший – *Middendorfia caprearum*, що мешкає на малих глибинах під прибережним камінням і серед черепашника, а також *Acanthochitona fascicularis* і *Lepidochitona cinerea*, які селяться на поверхні підводного каміння й скель.

Клас Безпанцирні – близько 150 видів (наприклад, *Rhopalomenia acuminata*). До цього класу належать виключно морські тварини, поширені в усіх морях Земної кулі від Арктики до Антарктиди. Це бентосні тварини, що живуть серед гідроїдних та коралових поліпів, деякі з них зариваються в мул. Вони трапляються на різних глибинах – від літоралі до 9 тис. м. Тіло червоподібне, вкрите кутикулою з чисельними вапняковими шипами. Мантийна порожнина знаходиться на задньому кінці тіла. Довжина тіла інколи досягає до 30 см.

Клас Моноплакофори – відомо 14 видів. Моноплакофори тривалий час були відомі лише у викопному стані, їхні черепашки знаходили у морських відкладах кембрія, силура та девона і тільки в 1952 р. датська зоологічна експедиція на судні «Галатея» в районі Перуано-Чилійської западини добула з глибини 3570 м кілька екземплярів сучасних представників цього класу. Їх описав датський вчений Лемке і назвав *Neopilina galathea* на честь корабля експедиції. Тіло складається з невеликої голови, високого тулуба і дископодібної ноги. Діаметр черепашки досягає 3 см. Ковпачкоподібна черепашка сучасних моноплакофор, мабуть виникла в результаті вторинного спрощення.

Клас Черевоні – близько 90 000 видів, в Україні – понад 500 видів (близько 200 видів – наземні молюски). Мешкають у різних біотопах Світового океану – від берегової зони до глибин більше 10 тис. м; у прісних водоймах та на

суходолі (єдиний клас молюсків, які освоїли не тільки водойми, а й суходіл); від полярних широт до тропіків. Невелика кількість видів веде паразитичний спосіб життя. Розміри від 2–3 мм до кількох десятків сантиметрів. Найкрупніші: *Hemifusus probosciferus* (черепашка 60 см), морський заєць (*Aplysia depilans*) – 40 см; деякі африканські види наземних слимаків роду *Achatina* – до 25 см. Тіло черевоногих молюсків асиметричне, з добре вираженими трьома відділами тіла: головою, тулубом і ногою з широкою підошвою. Пересуваються черевоногі за допомогою мускулястої ноги. Сприяє руху слиз, який виділяється на підошві. На голові розташовані 1–2 пари щупальців. В Україні поширені, наприклад, такі наземні молюски як равлик-завиток широкий (*Vertigo antivertigo*), равлик замкнений блискучий (*Cochlodina laminata*), равлик дисковий карликовий (*Punctum pygmaeum*), равлик болотяний звичайний (*Zonitoides nitidus*), слизняк великий звичайний (*Limax maximus*), слизняк шляховий блідий (*Arion fasciatus*).

Клас Лопатоногі – близько 300 видів. До цього класу належать виключно морські молюски. За зовнішнім виглядом нагадують черевоногих молюсків, мають суцільну черепашку у вигляді трохи зігнутої конусної трубки з двома отворами на кінцях. Лопатоногі ведуть риючий спосіб життя, але при цьому задній кінець їх черепашки завжди височіє над ґрунтом і обмивається водою, необхідною тварині для дихання. Зариваючись у пісок або мул, молюски вибирають звідти дрібних безхребетних (форамініфери, остракоди), якими живляться. Переважно це південні, нерідко тропічні види. В північних морях існують *Dentalium entale* і *Siphodentalium lobatum*, черепашка яких досягає лише кількох міліметрів у довжину.

Клас Двостулкові – відомо близько 20 000 видів. Виключно водяні тварини, мешкають у солоних та прісних водоймах. Розміри тіла від кількох міліметрів до 1,5 метра (*Tridacna gigas*). Ведуть придонний спосіб життя, трапляються на різних глибинах. Більшість – повільно повзаючі форми, деякі нерухомо прикріплюються до субстрату. Білатеральносиметричні молюски з двостулковою черепашкою, яка вкриває тіло з боків. Тіло видовжене, сплюснене з боків, складається з тулуба і ноги. У прісних водоймах України – близько 150 видів (наприклад, кулька рогова (*Sphaerium corneum*), беззубка качина (*Anodonta anatina*), перлівниця звичайна (*Unio pictorum*)), у Чорному та Азовському морях – понад 100 видів (наприклад, серцевидка ламарка (*Cerastoderma lamarcki*), середземноморська мідія (*Mytilus galloprovincialis*)).

Клас Головоногі – близько 650 видів. Найбільш високоорганізована група молюсків і одні з найбільш високорозвинених безхребетних. Давня група молюсків, відома з раннього палеозою. Розміри дуже варіюються – від 1 см (деякі каракатиці) до 18 м (велетенський кальмар (*Architeuthis dux*)). Виключно хижі, рухливі тварини. Черепашка переважно рудиментарна і добре розвинена лише в найбільш древніх із тих, що збереглися форм, у кораблика *Nautilus*. Крім черепашки, у головоногих є ще особливий внутрішній скелет, який виконує функцію захисту центральної нервової системи. Він утворений хрящем, подібним із таким у хребетних. Хрящ у вигляді широкого кільця охоплює головний мозок, утворюючи головну хрящову капсулу. Клас включає наступні

ряди: Наутилуси (Nautilida), Каракатиці (Sepiida), Восьминоги (Octopoda), Вампіроморфи (Vampyromorpha) та Кальмари (Teuthida).

Ряд Наутилуси, або Перлисті кораблики – єдиний сучасний рід *Nautilus* з шістьма видами. Найбільш відомий *Nautilus pompilius*. Наутилуси мешкають у теплих морях біля берегів Філіппінських островів, Нової Гвінеї, Австралії, Індонезії та в Бенгальській затоці.

Ряд Каракатиці – понад 100 видів. Населяють мілководдя тропічних та субтропічних морів Старого Світу. Найбільш відома звичайна сепія (*Sepia officinalis*), яка живе в Середземному морі.

Ряд Кальмари – понад 250 видів. Цей ряд об'єднує найбільших, найрухливіших та найхижіших головоногих. Кальмари поширені в усіх морях планети з повною солоністю – від холодних полярних вод до тропічних коралових лагун, від поверхні до абісальних глибин. Найбільш відомий вид – кальмар звичайний (*Loligo vulgaris*).

Ряд Вампіроморфи – один вид – пекельний вампір (*Vampyroteuthis infernalis*), який мешкає у відкритому океані на глибинах 700–1500 м.

Ряд Восьминоги – близько 200 видів. Мешкають як у холодних морях, так і в тропічних водах серед коралових рифів, як на мілководді, так і в глибинах океану. Найбільш відомим з усіх восьминогів є звичайний восьминіг (*Octopus vulgaris*), поширений на невеликих глибинах у помірних та тропічних водах. Довжина досягає 20–30 см. Серед великих восьминогів найбільше дослідженим є велетенський восьминіг (*Octopus dofleini*), який водиться в Тихому океані від берегів Японії до Каліфорнії. Він досягає довжини 3–5 м (разом з руками) та маси 25 кг.

Молюски – вразлива група організмів. Серед наземних молюсків є види, особливо чутливі до антропогенних змін їх природних біотопів. Це стосується переважно стенобіонтних лісових видів, зокрема, більшості представників родини молюсків-клаузиліід (Clausiliidae). В екологічному відношенні молюски-клаузилііди – типові лісові види, переважно досить вимогливі до необхідного ступеня затінення та зволоження. Лише деякі з них можуть зустрічатися також у відносно відкритих та сухих біотопах. Часто тримаються у гнилій деревині, вздовж струмків; у вологу погоду підіймаються на стовбури дерев. Можуть утворювати досить великі колонії. Зникнення лісів призводить до скорочення їх чисельності та видового різноманіття, що не відновлюються після посадки лісових культур на місці вирубаних ділянок.

Охорона наземних молюсків повинна бути пов'язана передусім зі збереженням заселених ними біотопів. Проте, кількість таких біотопів продовжує скорочуватися. Аналогічна ситуація також з водними молюсками, загрозою яким є забруднення води.

Збереження ряду видів головоногих молюсків знаходиться в прямій залежності від їх використання як джерел їжі.

#### 15.4 Різноманітність голкошкірих та проблеми збереження їх видового різноманіття.

##### *Тип Голкошкіри (Echinodermata).*

Тип тварин, що з'явився близько 580 млн. років тому. Понад 6 000 видів. Виключно морські придонні тварини. Трапляються в морях та океанах усіх широт Земної кулі від припливно-відпливної зони до максимальних глибин океанічних западин. Вільноживучі тварини з радіальною, здебільшого п'ятипроменевою симетрією та елементами білатеральної симетрії; у тілі розрізняють оральну, на якій розташований ротовий отвір, та протилежну – аборальну сторони. Радіальна симетрія – є явищем вторинним, про що свідчать деякі викопні форми, двобічна симетрія личинок голкошкірих та будова ряду органів сучасних видів. Зовнішня форма тіла набуває вигляду квітки, зірки, кулі, огірка тощо. Розміри частіше від 5 до 50 см. Тип поділяється на 5 класів: Морські лілеї (Crinoidea), Голотурії (Holothuroidea), Морські їжаки (Echinoidea), Морські зірки (Asteroidea), Офіури (Ophiuroidea).

Клас Морські лілеї – близько 620 видів, поширені в тропічних районах Індійського та Тихого океанів, хоча трапляються і у водах Антарктики та Арктики. Розміри від кількох сантиметрів до 2,5 м. Назва класу пов'язана з подібністю цих тварин до квіток, що підкреслюється ще й їх яскравим забарвленням. Частина лілей усе своє життя прикріплені до субстрату або можуть відриватись від нього на деякий час, пересуваючись на невелику відстань. Інші мають вільний спосіб життя. Один з найвідоміших видів – *Rhizocrinus lofotensis*, дуже поширений в Атлантиці на глибині від 140 до 4000 м.

Клас Голотурії – відомо 1 100 видів. Мають середній розмір – 10–40 см, є види з довжиною тіла більше 2 м. Більша частина забарвлена в бурий, брудно-білий та сірий кольори, є види з яскравим забарвленням. Тіло витягнуте в напрямі від орального до аборального полюсу, більшість з них схожа на товстих червів. Є майже циліндричні, веретеноподібні, кулеподібні або іншої форми види. Найбільш поширений вид – *Stereodeima kirschbergi*. У Чорному морі – 8 видів.

Клас Морські їжаки – близько 900 видів. Морські їжаки живуть лише в морській воді. Це придонні малорухливі тварини з розміром тіла від 1 – 2 до 30 см у діаметрі. Багато з них мають яскраве, іноді строкате забарвлення. Форма тіла здебільшого округла, кулеподібна, проте є види яйцеподібні, дископодібні або серцеподібні. Переважна більшість морських їжаків звернені до субстрату трохи сплющеною стороною, в центрі якої розташований рот. Цю сторону називають оральною, протилежну, на якій міститься анальний отвір, відповідно – аборальною. Усе тіло їжаків, за винятком двох невеликих м'яких шкірястих ділянок навколо рота (перистом) та анального отвору (перипрокт), вкрите суцільним панцирем, утвореним вапняковими скелетними пластинками, що нерухомо з'єднані краями. Один з найвідоміших видів – *Mesocentrotus franciscanus* – найбільший серед сучасних їжаків (діаметр досягає 25 см), що мешкає біля узбережжя Каліфорнії.

Клас Морські зірки – близько 1 500 видів. Тіло сплюснене по орально-аборальній осі; у ньому розрізняють центральний диск, що поступово переходить у радіальні промені, або руки. Руки можуть бути зовсім короткі (*Patina pectinifera*). Скелет складається з численних вапнякових пластинок, з'єднаних між собою сполучною тканиною та м'язами. Розміри тіла – від 1 до 80 і більше сантиметрів. Зірки часто яскраво забарвлені в найрізноманітніші кольори, іноді строкато. Один з найвідоміших видів – *Asterias forbesi*, який живе на Атлантичному узбережжі США.

Клас Офіури – описано більше 2000 видів. Офіури – типові мешканці морського дна. Трапляються вони на всіх видах ґрунтів та на різних глибинах. Зовні офіури дуже схожі на морських зірок, проте їх промені, або руки, членисті і чітко відділені від центрального диска. Розміри офіур (від кінця одного променя до кінця протилежного) коливаються від кількох сантиметрів до одного метра. Забарвлені офіури менш яскраво, ніж зірки, хоча є серед них яскраво-червоні або малинові; здебільшого ж вони жовті, зеленуваті або бурі з різними контрастуючими плямами. Тіло офіур, як і зірок, сплюснене, диск має п'ятикутну або округлу форму, здебільшого до нього причленовані п'ять променів. Чотири види живуть у Чорному морі, один з них, *Amphiura stepanovi*, ендемік цього моря.

Збереження голкошкірих безпосередньо залежить від рівня забруднення морських і океанічних вод, яке продовжує підвищуватися. Крім того, голкошкірі чутливо реагують на опріснення. Глобальне потепління може викликати зміну солоності води, що призведе до скорочення чисельності голкошкірих. Погіршення умов середовища їх проживання створює серйозні перешкоди на шляху збереження їх видового різноманіття.

### Контрольні питання

1. Скільки губок мешкає в Україні?
2. Наведіть приклади видів плоских хробаків.
3. Скільки видів нематод описано на цей час?
4. Назвіть вигляд найбільшого за розмірами нематоди.
5. Скільки видів багатощетинкових кільчастих червів мешкає у Чорному та Азовському морях?
6. Скільки видів малощетинкових кільчастих червів живе в Чорному та Азовському морях?
7. На скільки класів поділяється тип моллюсків?
8. Назвіть класи голкошкірих.
9. Назвіть кількість описаних видів морських зірок.
10. Назвіть кількість описаних морських їжаків.

## Лекція 16. Безхребетні тварини: різноманітність типів і планів будови (II)

16.1 Різноманітність класу Ракоподібні та проблеми збереження його видового різноманіття.

16.2 Різноманітність класу Павукоподібні та проблеми збереження його видового різноманіття.

16.3 Різноманітність класу Комахи та проблеми збереження його видового різноманіття.

Класи Ракоподібні, Павукоподібні та Комахи відносяться до типу Членистоногі. Членистоногі – найбагатший видами тип тваринного світу. Описано понад 1,5 млн видів членистоногих. Членистоногі опанували всі середовища існування в межах біосфери і поряд із деякими хребетними набули здатності до активного польоту (більшість комах). Вони живуть у всіх морях та океанах – в товщі води, на дні, у ґрунті, на різних глибинах; мешкають у всіляких прісних водоймах; багато груп членистоногих пристосувалися до життя на суші. Пронизаний корінням рослин шар ґрунту, поверхня ґрунту, тканини рослин також заселені членистоногими. Багато видів членистоногих – паразити тварин. За характером живлення це рослиноїдні, хижі, сапрофаги, паразити. Немає на земній кулі жодного виду природної органічної речовини, яку б не споживали членистоногі.

**16.1 Різноманітність класу Ракоподібні та проблеми збереження його видового різноманіття.**

Тіло складається із трьох відділів (тагм). Сегменти кожної тагми можуть бути чітко відмежовані, або так чи інакше злиті. Для ракоподібних характерна велика різноманітність у зовнішній будові тіла й кінцівок, тоді як внутрішня організація досить однотипна. У деяких паразитичних раків кінцівки втрачають членистість або, в дорослому стані, зовсім зникають (*Sacculina*). Зустрічаються в пересихаючих калюжах, прісних і морських водоймах, заселяючи всю товщу води: від глибоководних морських западин до гіпонеїстона (поверхневої плівки води). Більшість із них – вільноживучі, рухливі тварини, серед них є й сидячі, прикріплені до субстрату види, а також паразити інших водяних тварин. Невелика група ракоподібних перейшла до наземного існування. Описано понад 65 000 видів. Клас поділяють на підкласи (розглядаються також як самостійні класи): Цефалокариди (*Cephalocarida*), Зяброні (*Branchiopoda*), Максилоподи (*Maxillopoda*), Вищі раки (*Malacostraca*). Необхідно зауважити, що клас Ракоподібні в наш час часто розглядається як підтип, до складу якого входять різні класи та підкласи.

Підклас Цефалокариди – відомо лише 9 видів. Живуть на морському дні серед частинок ґрунту на різних глибинах. Розміри невеликі – від 2 до 4 мм.

Підклас Зяброні – описано більше 800 видів. Зяброні ракоподібні живуть у різноманітних континентальних водоймах, включаючи печерні води,

калюжі, солоні озера та лимани. Всі вони ведуть вільний спосіб життя. До підкласу входять 4 ряди: Щитні (Notostraca), Двостулкові листоногі (Conchostraca), Безчерепашкові (Anostraca), Гіллястовусі (Cladocera). В Україні – близько 180 видів.

Щитні – описано 15 видів. Мешканці прісних мілких, стоячих водойм, зокрема пересихаючих. Розміри тіла не перевищують 4–5 см. При висиханні водойм щитні закопуються в ґрунт, де певний час не втрачають життєздатності, яйця ж можуть залишатися сухими, але неушкодженими до 15 років, легко переносяться вітром, що сприяє розселенню цих тварин. В Україні – 2 види: щитні весняний (*Lepidurus apus*) та літній (*Triops cancriformis*).

Двостулкові листоногі – близько 200 видів. Мешкають у невеликих постійних чи пересихаючих водоймах із прісною або солонуватою водою. Це здебільшого донні тварини. Розміри становлять від 1–2 до 30 мм. В Україні – 5 видів, наприклад *Lynceus brachyurus*.

Безчерепашкові – описано понад 200 видів. Живуть у різноманітних континентальних водоймах, включаючи печерні води, калюжі, солоні озера та лимани. Плавають на спині, грудні ніжки роблять плавальні рухи, одночасно спричиняючи рух води до рота. Розміри безчерепашкових не перевищують 2 см. В Україні – 12 видів, наприклад *Artemia salina*.

Гіллястовусі – близько 400 видів. Переважно прісноводні, інколи морські планктонні тварини, з розмірами тіла до 2 см. У *Daphnia* та інших родів протягом року залежно від температури води спостерігається сезонна внутрішньовидова мінливість – цикломорфоз. Чим вища температура, тим довші в них вирости карапаксу та антени. Це пов'язане з тим, що нагріта вода менш густа, і тому для втримання в її товщі рачка необхідна більша площа його опори. Більшість гіллястовусих – фільтратори, що живляться дрібними одноклітинними організмами. Хижі види полюють на рачків, коловерток, часом поїдають мальків риби. В Україні у Чорному та Азовському морях – понад 10 видів, в прісних водоймах – близько 140, наприклад дафнія звичайна (*Daphnia pulex*).

Підклас Максилоподи – описано більше 12 000 видів. Поширені в усьому світі. Вони населяють як морські, так і прісні води, живуть на дні й у товщі води на різних глибинах, у капілярній воді між піщинками тощо. Поряд з вільноживучими є види, що ведуть прикріпленій та паразитичний способи життя. До підкласу входять 4 ряди: Вусоногі (Cirripedia), Черепашкові ракоподібні (Ostracoda), Коропоїди (Branchiura), Веслоногі (Copepoda). Найбільш чисельним є ряд Веслоногі. В Україні – близько 250 видів.

Веслоногі – описано майже 9 000 видів. Веслоногі ракоподібні – одна з найпоширеніших груп прісноводних гідробіонтів. Незважаючи на це, детальне поширення й розподіл веслоногих ракоподібних у водоймах та інших біотопах є малодослідженими. Вони заселяють водну товщу й усі види донних біотопів морських, прісноводних і солонуватих вод. За способами живлення вони можуть бути фільтраторами, хижачками, рослиноїдними; є планктонні форми й мешканці придонних вод тощо. Понад 20 % із них ведуть паразитичний спосіб життя. В Україні – понад 30 видів, наприклад *Eucyclops serrulatus*.



Підклас Вищі раки (Malacostraca) більше близько 23 000 видів. Сюди належать ракоподібні, різні за розмірами (від 1 мм до 3 м у розмаху ніг у деяких крабів), будовою та екологічними особливостями. Живуть вищі раки у водоймах усіх типів на різних глибинах. Відомі й суходільні форми. Серед них є хижакі, різношні, рослиноїдні, детритофаги, фільтратори, а також невелика кількість паразитів. Система Malacostraca досить складна. Нараховують не менше 7 рядів: Різноногі (Amphipoda), Рівноногі (Isopoda), Десятиногі (Decapoda) та інші. В Україні – близько 180 видів.

Різноногі (Бокоплави) – описано близько 9 000 видів. Бокоплави мешкають у різноманітних водоймах, однак більшість – у морях, заходами на глибини до 6–7 км, проте найбільшої щільності їх популяції досягають на невеликих глибинах (до 40–50 тис. екземплярів на 1 м<sup>2</sup> дна). Особливо густо їх на літоралі багатьох морів. Під час відпливу вони ховаються серед водоростей або під камінням. Багато їх і на узбережжі Чорного та Азовського морів. Це так звані «морські блохи». Розміри тіла – від кількох міліметрів до 10–20 см. У прісних водах України знайдено 30 видів, наприклад бокоплав озерний (*Gammarus lacustris*), а в Чорному та Азовському морях – 107 видів.

Рівноногі – описано близько 10 500 видів. Процвітаюча група ракоподібних, що населяють солоні й прісні водойми; зустрічаються на значних глибинах (до 11 км). Деякі вийшли на сушу – Мокриці (Oniscoidea). Високий ступінь екологічної пластичності рівноногих виявляється, зокрема, в різноманітності типів живлення. Багато водяних і наземних видів споживають рослини. В Україні – близько 40 видів, наприклад погрібна мокриця (*Oniscus asellus*), водяний віслюк (*Asellus aquaticus*).

Десятиногі – близько 15 000 видів. Серед десятиногих є морські, прісноводні та суходільні форми; їхні екологічні та морфологічні особливості дуже різноманітні. Система декапод складна й нестабільна. В Україні – близько 50 видів, наприклад краб трав'яний (*Carcinus mediterraneus*), креветка піщана (*Crangon crangon*).

Чисельність деяких видів ракоподібних останнім часом різко скорочується. Основна проблема, яка не дозволяє в повній мірі реалізовувати природоохоронні заходи – забруднення вод світового океану і континентальних водних об'єктів. Багато ракоподібних відносяться до промислових видів, в результаті їх чисельність скорочується в результаті переексплуатації як харчового ресурсу.

## **16.2 Різноманітність класу Павукоподібні та проблеми збереження його видового різноманіття.**

Тіло павукоподібних складається з головогрудей і черевця. Головогруді вкриті щільною кутикулою і включають шість сегментів (у деяких в одну тагму злиті лише чотири передні сегменти головогрудей, а задні два сегменти вільні, й кожен укритий власним тергітом). Кінцівки першого сегмента (хеліцери) – є органами захоплення і подрібнення їжі. У павуків на кінчиках хеліцер відкриваються протоки отруйних залоз. Кінцівки другого сегмента (педипальпи)

виконують функцію утримання здобичі. На відміну від ракоподібних обидві антени у павуків редукуються, фасеткові очі відсутні. Скорпіони мають сегментацію тільки на черевці, у павуків черевце вже не сегментоване, а кліщі втратили навіть поділ тіла на головогруді і черевце. Дихальна система представлена «легенями» або трахеями. Поширені по всій земній кулі, основна маса видів – вільноживучі наземні тварини, серед кліщів є паразити рослин і тварин, а також мешканці солоних і прісних вод. Клас нараховує близько 110 000 видів. До складу класу входять наступні ряди: Павуки (Aranei), Скорпіони (Scorpiones), Псевдоскорпіони (Pseudoscorpiones), Сольпуги (Solifugae), Косарики (Opiliones), Кліщі (Acarina). В Україні налічується понад 2 500 видів.

Павуки – описано понад 40 000 видів. Загальна кількість видів павуків оцінюється між 60 000 і 170 000 видів. Відомо, що павуки становлять одну з найзначиміших груп хижаків у складі мезофауни наземних екосистем. Залежно від способу життя павуків поділяють на бродячих, які не будують ловильних сіток, а наздоганяють здобич на землі або на рослинах, та тенетників – які будують ловильні сітки. У павуків спостерігається складна інстинктивна поведінка, пов'язана із побудовою ловильних сіток, розмноженням і турботою про потомство. В Україні знайдено понад 800 видів, наприклад каракурт (*Latrodectus tredecimguttatus*), павук-оса (*Argiope bruennichi*).

Скорпіони – описано близько 1 700 видів. Розміри – 5–10 см, деякі досягають 18 см, наприклад африканський скорпіон-імператор (*Pandimis imperator*). Скорпіони – нічні хижаки. Живляться лише живою здобиччю, зокрема комахами, їхніми личинками, павуками, багатоніжками. Відомі випадки, коли скорпіони поїдали дрібних ящірок і навіть мишей. В Україні – 3 види, наприклад скорпіон карпатський (*Euscorpius carpathicus*).

Сольпуги – близько 700 видів. Сольпуги – мешканці переважно сухих тропічних районів Землі, трапляються також у теплих районах помірного поясу. Сольпуги, як правило, досить великі за розміром павукоподібні (завдовжки 50 – 70 мм) і лише окремі види менші 10 мм. Більшість сольпуг активні вночі, проте є й денні, сонцелюбні види. Отруйні залози у сольпуг відсутні, й тому їхній укукус для людини не становить небезпеки. В Україні – 1 вид: сольпуга звичайна (*Galeodes araneoides*).

Псевдоскорпіони – описано близько 1 300 видів. Псевдоскорпіони – дуже поширені в світі дрібні (2–7 мм) хижі павукоподібні. Ведуть прихований спосіб життя в ґрунтовому гумусі, під камінням, корою дерев, підлистками, в норах та гніздах хребетних тварин, печерах. Є синантропні види. В Україні – 5 видів, наприклад, псевдоскорпіон звичайний (*Chelifer cancroides*) (рис. 16.2).

Косарики – понад 6 500 видів. Косарики – дуже поширена від тропічних до полярних районів Землі група павукоподібних. Вони трапляються в найрізноманітніших біотопах, від вологих лісів до сухих степів і пустель; деякі живуть високо в горах, на межі вічних снігів. Косарики – хижаки, що живляться найчастіше комахами, деякі види молюсками. В Україні – понад 40 видів, наприклад звичайний косарик (*Opilio parietinus*).

Кліщі – понад 50 000 видів. Більшість із них вільноживучі тварини, що населяють ґрунти, підстилку й інші різноманітні рештки гниючих органічних речовин. Частина кліщів населяє різноманітні прісні водойми, а також моря й океани. Здебільшого дрібні, іноді мікроскопічних розмірів. Кліщі відомі як переносники збудників різних інфекційних хвороб домашніх і диких тварин та людини. Багато видів кліщів – паразити. В Україні – понад 1 700 видів, наприклад іксод лісовий (*Ixodes ricinus*).

Проблеми збереження павукоподібних, перш за все, пов'язані з антропогенним впливом на екосистеми, що викликає скорочення кількості природних місць мешкання даних тварин, забруднення навколишнього середовища.

### **16.3 Різноманітність класу Комахи та проблеми збереження його видового різноманіття.**

Тіло комах чітко поділене на три відділи: голову, груди та черевце. Голова зовні вкрита суцільною капсулою з кутикули. До верхніх бічних кутів середньо-та задньогрудей у більшості дорослих комах приєднані дві пари крил: передня та задня. Крила – це подвійні пластинчасті складки покривів, всередині яких розміщена система трубочкоподібних потовщень – жилок. Черевце комах позбавлене кінцівок (у *Thysanura* на сегментах черевця розташовані непочленовані парні утвори – грифельки, на які опирається черевце під час руху; грифельки – рудименти черевних ніжок) або вони видозмінені на органи парування, яйцеклад (у самок коників) чи жало (у ос і бджіл). Органи дихання комах – трахеї. Розміри від 0,25 мм до 26 см. Більшість видів – мешканці суші. Заселяють усі континенти. Комахи освоїли всі типи наземних біоценозів, а також ґрунти. Чимало їх живе у прісних водоймах. Цілком водяними тваринами, що дихають розчиненим у воді киснем, стали тільки личинки комах. В основному вільноживучі тварини, чимало і паразитів.

Комахи – одна з найбільш чисельних груп живих організмів на Землі. Число відомих видів досягає понад 1 млн. Щороку описуються десятки тисяч нових видів. На думку ентомологів, число видів комах на планеті становить від 2 до 5 млн. До складу класу входять наступні ряди: Твердокрилі (*Coleoptera*), Лускокрилі (*Lepidoptera*), Перетинчастокрилі (*Hymenoptera*), Двокрилі (*Diptera*), Одноденки (*Ephemeroptera*), Бабки (*Odonata*), Таргани (*Blattoptera*), Богомоли (*Mantoptera*), Терміти (*Isoptera*), Веснянки (*Plecoptera*), Паличники (*Phasmatoptera*), Прямокрилі (*Orthoptera*), Вуховертки (*Dermaptera*), Воші (*Anoplura*), Рівнокрилі хоботні (*Homoptera*), Сітчастокрилі (*Neuroptera*), Великокрилі (*Megaloptera*), Волохокрильці (*Trichoptera*) та інші. Найчисельнішими є перші 4 родини. В Україні не менше 40 000 видів комах.

Твердокрилі, або Жуки – не менше 350 000 видів із більше ніж 160 родин: Туруни (*Carabidae*), Плавунці (*Dytiscidae*), Стафіліни (*Staphylinidae*), Рогачі (*Lucanidae*), Пластинчатовусі (*Scarabaeidae*), Вусачі (*Cerambycidae*), Листоїди (*Chrysomelidae*), Горбатки (*Mordellidae*) та інші. Ротовий апарат гризучого типу. Передні крила дуже хітинізовані (так звані надкрила), вони можуть бути

вкороченими або зрослими; задні крила у спокійному стані звичайно заховані під надкрилами; їх може й не бути, тоді жуки не літають. Жуки в природі зустрічаються в найрізноманітніших умовах, живляться різними рослинами, рослинними та тваринними залишками, багато хижих форм. В Україні – більше 6 000 видів.

Родина Туруни – описано близько 30 000 видів. Більшість турунів (як на імагінальній, так і в личинковій фазі розвитку) веде хижий спосіб живлення, корисні в сільському й лісовому господарстві. Рослиноїдні види завдають шкоди в сільському господарстві. В Україні – більше 870 видів турунів, наприклад турун зернистий (*Carabus granulatus*), красотіл пахучий (*Calosoma sycophanta*).

Родина Плавунці – описано близько 3 000 видів. Жуки та їх личинки живуть у воді (переважно в непроточних водоймах) і ведуть хижий спосіб життя, винищуючи різних комах, пуголовків, жаб, а також мальків риб, чим можуть завдавати шкоди рибництву. В Україні близько 140 видів, наприклад плавунець облямований (*Dytiscus marginalis*) та скоморох (*Cybister laterimarginalis*).

Родина Стафіліни – описано близько 31 200 видів. Жуки і їх личинки або хижаки, або живляться речовинами, що розкладаються. В Україні – близько 1 400 видів, наприклад стафілін волохатий (*Emus hirtus*) та стафілін звичайний (*Creophilus maxillosus*).

Родина Рогачі – описано близько 1 200 видів. Жуки живуть кілька місяців на листяних деревах, де живляться соком, що витікає з рослин. Личинки розвиваються до 5 років у мертвих стовбурах дерев і пнях. В Україні – 6 видів, наприклад жук-олень (*Lucanus cervus*), оленик (*Dorcus parallelipedus*).

Родина Пластинчатовусі – описано близько 25 000 видів. Личинки розвиваються в трухлявій деревині, навозі, ґрунті, живляться або речовинами рослинного походження, що розкладаються, або живими коренями рослин, і тоді часто завдають істотної шкоди. Жуки живляться листям і квітками, деякі види завдають шкоди в сільському господарстві, об'їдаючи хлібні злаки, інші в лісовому господарстві, об'їдаючи листя дерев. В Україні – близько 230 видів, наприклад оленка ряба (*Oxythyrea funesta*), восковик перев'язаний (*Trichius fasciatus*) та бронзовка золотиста (*Cetonia aurata*).

Родина Вусачі – описано близько 35 000 видів. Заселяють стовбур і гілки різних деревних і кущових порід, рідше трав'янисті рослини Жуки окремих видів завдають фізіологічної шкоди, виїдаючи кору на деревах; личинки завдають технічної або фізіологічної шкоди. В Україні – близько 280 видів, наприклад вусач мускусний (*Aromia mochata*), вусач сірий довговусий (*Acanthocinus aedilis*).

Родина Листоїди – більше 36 000 видів. Як жуки, так і личинки скелетують і об'їдають листя на найрізноманітніших деревних, кущових і трав'янистих рослинах, чим шкодять сільському й лісовому господарству. В Україні – близько 650 видів, наприклад колорадський картопляний жук (*Leptinotarsa decemlineata*), щитоноска бурякова (*Cassida nebulosa*).

Родина Горбатки – більше 2 600 видів. Личинки живуть у гнилій деревині, де живляться міцелієм пліснявих грибків, або мінують стебла трав'янистих рослин. В Україні – 87 видів, наприклад горбатка соняшникова (*Mordellistena*

*parvula*). Горбатки – недостатньо вивчена родина жуків як в світової фауни, так і на території України. У зв'язку з цим, число зареєстрованих видів в Україні може збільшитися. Так, наприклад, в 2020 році в околицях м Чернігова був відзначений новий для фауни України вид – *Mordellistena luteipalpis*. У 2023 році з Італії був описаний вид *Mordellistena platypoda* Selnekovič, Goffová & Kodada, 2023.

Лускокрилі, або Метелики – більше 140 000 видів із більше ніж 100 родин: Бражники (Sphingidae), Білани (Pieridae), Німфаліди (Nymphalidae), Синявці (Lycaenidae) та інші. Як правило, лускокрилі мають дві пари крил, укритих особливими лусочками. Комбінації зі скупчень лусочок різної форми та кольору утворюють різноманітні рисунки в різних представників ряду. Лусками вкрите й тіло метелика. Ротовий апарат у метеликів та їх гусениць не однаковий: у гусениць він пристосований до гризіння, у метеликів – до смоктання квіткового нектару. В Україні – більше 5 000 видів.

Родина Бражники – близько 1 200 видів. Висмоктуючи нектар із квіток, метелик не сідає на рослину, а літає над квіткою. На останньому сегменті в більшості гусениць бражників є ріг. В Україні – близько 20 видів, наприклад бражник липовий (*Mimas tiliae*).

Родина Білани – близько 1 000 видів. Гусениці деяких видів біланів можуть завдавати більшої або меншої шкоди. В Україні – близько 20 видів, наприклад білан капустяний (*Pieris brassicae*).

Родина Німфаліди – близько 5 000 видів. Великі, найчастіше яскраво забарвлені метелики з вкороченими передніми ногами. Метелики активні вдень і живляться нектаром. В Україні – близько 45 видів, наприклад павине око денне (*Inachis io*).

Родина Синявці – близько 3 500 видів. Невеликі денні метелики, рідко перевищують в розмаху крил 2,5–3,5 см. В Україні – близько 60 видів, наприклад синявець-ікар (*Polyommatus icarus*).

Перетинчастокрилі (Hymenoptera) – більше 300 000 видів із більше ніж 100 родин: Рогохвости (Siricidae), Складчастокрилі оси (Vespidae), Мурахи (Formicidae) та інші. Ротові органи гризучі або гризучо-сисні. Вірогідно більша частина малих паразитичних видів ще не описана. Розміри тіла – від часток міліметра до 6 см. Крил 2 пари, вони перетинчасті, прозорі, гетерономні, жилок мало. Перший сегмент черевця увійшов до складу грудей. Фасеткові очі добре розвинені, на тім'ї є 3 простих вічка. В Україні поширено близько 10 000 видів.

Родина Рогохвости – близько 120 видів. Кормові рослини рогохвостів – різні хвойні (сосна, ялина, смерека, модрина) та листяні (дуб, бук, клен, тополя) дерева, у деревині яких личинки роблять довгі звивисті ходи. Дорослі комахи не живляться. В Україні – близько 10 видів, наприклад рогохвіст аугур (*Urocerus augur*).

Родина Складчастокрилі оси – близько 4 000 видів. Передні крила в стані спокою складаються вздовж удвоє. Деякі види живуть поодинокі, інші живуть сім'ями у великих гніздах із папероподібної маси. Личинок у гніздах вигодовують убитими за допомогою жала та щелеп комахами або додатково

солодкими виділеннями попелиць. Деякі види паразитують у гніздах інших видів перетинчастокрилих. В Україні – понад 50 видів, наприклад оса звичайна (*Pseudovespa vulgaris*), шершень (*Vespa crabro*).

Родина Мурахи – понад 14 000 видів. Живуть великими громадами, які складаються із самців, самок, «робочих» і «солдатів». Ряд видів мурашок будує з ґрунту, рослинної трухи, хвої великі мурашники. Інші види риють глибокі розгалужені ходи й галереї в ґрунті або проточують їх у деревині. В Україні – близько 150 видів, наприклад мурашка садова чорна (*Lasius niger*).

Двокрилі – описано більше 150 000 видів із більше ніж 180 родин: Гедзі (*Tabanidae*), Комарі-довгоноги (*Tipulidae*), Хірономіди (*Chironomidae*), Тахіни (*Tachinidae*) та інші. Найбільш високоорганізований ряд комах. Характерну ознаку представників ряду становить наявність лише однієї (передньої) пари крил. Задні крила перетворені в маленькі булавчасті придатки – дзижчальця, що мають значення для координації польоту. Імаго мають добре розвинені фасеткові очі та 1 – 3 прості вічка, колючосисні або лижучі ротові органи.

Родина Гедзі – близько 3 500 видів. Імаго – кровососи (самки більшості видів) або живляться соком квіток (самці всіх видів та представники обох статей роду *Pangonia*). Самки нападають на людей та тварин тільки в теплу, сонячну погоду та перед дощем. Хижі личинки живуть у вологому ґрунті, у воді або в гнилій деревині, нападають на багатьох водних та наземних безхребетних. В Україні – близько 64 видів, наприклад гедзь бичачий (*Tabanus bovinus*), дощовиця (*Haematopota pluvialis*).

Родина Комарі-довгоноги – описано близько 3 200 видів. Імаго зустрічаються у вологих, переважно листяних лісах, на болотах, на вологих луках, берегах водойм. Личинки більшості видів живуть у вологому ґрунті – на луках і торфовищах, на берегах річок та ставків, у лісах у гнилих пеньках та стовбурах, у гнилих рослинних залишках; частина видів розвивається у воді. Живляться перегноем, корінням рослин, водоростями, мохом та гнилою деревиною. Деякі види – шкідники культурних рослин. В Україні – близько 120 видів, наприклад комар-довгоног жовтий (*Tipula lunata*) та комар-довгоног перев'язаний (*Nephrotoma crocata*).

Родина Хірономіди – описано близько 3 200 видів. Личинки та лялечки живуть у воді, вологому ґрунті, водоймах із повільною та швидкою течією, болотах, у морях, океанах. Окремі види зустрічаються на глибині більше 1 км та на зволжених скелях над водою. Будують хатки-трубки в мулі, на камінні й рослинах, мінують стебла й листя рослин або мешкають вільно. Живляться водоростями, детритом, бактеріями, окремі види – хижі. В Україні – близько 300 видів, наприклад дзвінець мохнатовусий (*Chironomus plumosus*), червона личинка якого відома під назвою «мотиль», живе в мулі водойм.

Родина Тахіни – описано близько 8 500 видів. Личинки більшості видів паразитують у комах. Багато видів паразитують у гусеницях лускокрилих, значна кількість видів розвивається в личинках та імаго твердокрилих з родин *Carabidae*, *Tenebrionidae*, *Scarabaeidae*, *Cerambycidae*, *Chrysomelidae*, *Curculionidae* та деяких інших, а також на личинках окремих груп

перетинчастокрилих та клопів. Імаго трапляються на квітках (особливо зонтичних) та листі рослин, на виділеннях попелиць. В Україні – близько 470 видів, наприклад тахіна білея (*Billaea pectinata*).

Проблема охорони зникаючих та рідкісних видів комах виникла порівняно недавно і є прямим наслідком загальної екологічної кризи. Знищення природних біоценозів призводить до незворотного їх переходу у вторинні. Це зумовлюється, зокрема, вирубуванням лісів, переорювання перелогів, осушенням боліт та торфорозробок, добуванням корисних копалин відкритим способом, урбанізацією, будівництвом водоймищ, не регламентованим застосуванням добрив і пестицидів та інші.

Вважається, що зникнення або небезпечне скорочення чисельності багатьох комах в значній мірі пояснюється тривалим використанням інсектицидів для захисту рослин.

Нерівномірне вивчення великого класу комах не дозволяє оперувати точними цифрами. Багато видів комах залишаються невідомими науці. Для багатьох описаних видів дані по їх екології можуть бути недостатніми для планування заходів по їх збереженню або повністю відсутні. Так, наприклад, тільки в 2020 році завдяки дослідженням, проведеним в заплаві річки Десна в околицях м Чернігів, стали відомі рослини в яких розвиваються горбатки *Mordellistena brevicauda*, *M. koelleri*, *M. luteipalpis*. У зв'язку з цим з'ясовано, що загрозою для даних видів є антропогенний вплив на фітоценози заплавної лугов.

Є всі підстави вважати (враховуючи ступінь вивчення ентомофауни та недостатню кількість спеціалістів-ентомологів), що понад 90 % випадків регіонального зникнення комах не помічається.

Важливим питанням є охорона амфібіонтних комах. Будівництво дамб, водосховищ, зарегулювання річок призводить до зміни гідрологічного режиму водойм, що у свою чергу призводить до зникнення реобіонтних та реофільних комах.

### **Контрольні питання**

1. Скільки сучасних ракоподібних відомо сьогодні?
2. Скільки жаброногих ракоподібних мешкає в Україні?
3. До якого підкласу належить дафнія звичайна?
4. Скільки видів максилопод мешкає в Україні?
5. Яка кількість видів вищих раків описана до теперішнього часу?
6. Наведіть приклад скорпіонів, які мешкають в Україні.
7. Дайте коротку характеристику сольпугам.
8. Наведіть приклади рядів комах.
9. Скільки жуків-плавунців виявлено на території України?
10. Наведіть приклади жуків-вусачів, які зустрічаються в Україні.

## Лекція 17. Різноманітність та характеристика хребетних тварин (I)

17.1 Різноманітність класу Хрящові риби та проблеми збереження його видового різноманіття.

17.2 Різноманітність класу Кісткові риби та проблеми збереження його видового різноманіття.

17.3 Різноманітність класу Земноводні та проблеми збереження його видового різноманіття.

Надклас Риби (Pisces) та клас Земноводні (Amphibia) належать до групи Анамній (Anamnia). Анамнії – це хребетні тварини, у яких відсутня зародкова оболонка амніон. Яйце розвивається у воді. Воно вкрите драглистою оболонкою, яка забезпечує існування і збереження форми яйця у воді. Зовнішня шкаралупчаста оболонка відсутня, жовток невеликий, необхідна для зародка вода надходить ззовні через проникні яйцеві оболонки. Цим же шляхом виводяться продукти обміну. Личинка, що вилуплюється, живе у воді.

### 17.1 Різноманітність класу Хрящові риби та проблеми збереження його видового різноманіття.

Хрящові риби – це морські риби (лише декілька видів живуть в прісних водоймищах). Скелет у них хрящовий, часто просякнутий вапном. Тіло покрите плакоїдними лусочками або голе. Зябрових щілин 5–7 пар (платівчастозяброві) або з кожного боку вони прикриті загальною шкірястою (без окостенінь) зябровою кришкою. Плавального міхура немає. Хрящові риби представлені 2 підкласами: Пластинозябровими (Elasmobranchii) й Суцільноголовими, або Химерами (Holocerphali).

Підклас Пластинозяброві – близько 900 видів. Поширені вони в усіх морях і океанах, трапляються також у прісній воді. Пластинозяброві дуже різноманітні за формою та розмірами. Одні мають торпедоподібне тіло (наряд Акули (Selachomorpha)), інші – сплющене (наряд Скати (Batomorpha)). Довжина деяких котячих акул (Scyliorhinidae) не перевищує 15–30 см, а китова акула (*Rhincodon typus*) буває завдовжки 15–20 м і важить кілька тонн. Пластинозяброві харчуються тваринною їжею, причому більшість видів належать до справжніх хижаків, що полюють за крупною здобиччю. Тільки китова і гігантська (*Cetorhinus maximus*) акули відносяться до групи планктонофагів. Підклас нараховує 13 рядів: Кархариноподібні (Carchariniiformes), Ламноподібні (Lamniformes), Катраноподібні (Squaliformes) (наряд Акули), Ромботілі (Rajiformes), Електричні скати (Torpediniiformes), Хвостоколоподібні (Myliobatiformes) (наряд Скати) та інші. В Україні – 3 види.

Кархариноподібні – понад 280 видів. Живуть у теплих і помірних водах, окремі види – навіть у прісних водоймах. Розмножуються шляхом яйцеживородіння або живородіння. Великотілі види є небезпечними для людей. До цього ряду, наприклад, належить акула-молот велика (*Sphyrna mokarran*).



Ламноподібні – 15 видів. Видам цього ряду притаманні два спинних плавці, великий рот і потужні зуби. Живуть у теплих і помірних водах. Типовим представником є біла акула, або кархародон (*Carcharodon carcharias*).

Катраноподібні – понад 100 видів. Ряд об'єднує представників акул із колючками у спинних плавцях або без колючок і без анального плавця. Риби живуть як у холодних, так і в теплих водах; серед них є пелагічні та придонні види. До цього ряду, наприклад, належить полярна акула (*Somniosus microcephalus*), яка буває завдовжки 6,5 м і важить до 1 т, та деякі акули зі спеціальними органами світіння (наприклад, *Euprotomicrus bispinatus*). Харчуються рибами, ракоподібними і різними донними безхребетними. Деякі ведуть зграєвий спосіб життя. Служать об'єктом промислу. Іноді, об'їдаючи рибу в мережах, заподіють збиток рибальству. В Україні (в Чорному морі) – 1 вид: катран звичайний (*Squalus acanthias*).

Ромботілі – понад 200 видів. Донні риби. Можуть змінювати забарвлення залежно від кольору дна. Мають загострене рило й виразно окреслений хвіст. Довжина тіла 0,3–2 м. Ведуть нічний спосіб життя. Харчуються дрібною рибою, ракоподібними, молюсками, голкошкірими. У всіх європейських морях, у тому числі в Чорному. В Україні – 1 вид: морська лисиця (*Raja clavata*).

Електричні скати – понад 60 видів. Населяють тропічні й субтропічні води всіх океанів. Їм властиві електричні органи – слугують для орієнтації (як у сліпого тропічного ската, у якого немає очей) і нападу під час полювання на камбал, вугрів, лососів, акул. Скат переважно генерує до 100 імпульсів підряд. Напруга імпульсів коливається від 8 до 300 В.

Хвостоколоподібні – понад 100 видів. Мешкають на глибинах від метра до 2500–2700 м. Багато представників цієї групи мають голки на хвості. Голки стиснені з боків і вкриті великими зубцями. По нижній поверхні голки проходить борозна з одноклітинними отруйними залозами. Сама голка нерухома, проте, вигинаючи хвіст, скат може завдати нею потужних ударів. Сила удару така, що голка легко пробиває шкіряне взуття і глибоко входить у тіло людини. Велика частина скатів веде донне життя, але є пелагічні. Їжу скатів складають найрізноманітніші тварини – від планктону і донних безхребетних до риб. Скати широко поширені по всіх морях і океанах. До цього ряду належить морський диявол, або манта (*Manta birostris*) – найбільший серед скатів, який сягає 7 м завдовжки і важить 2 т. В Україні – 1 вид: морський кіт, або хвостокол звичайний (*Dasyatis pastinaca*).

Підклас Химерами (Holocerphali) – близько 30 видів. До підкласу належить один ряд Химероподібні (Chimaeriformes). Це морські придонні глибоководні риби. Мешкають в Атлантичному, Тихому і Індійському океанах. Відсутні в Льодовитому океані і у водах Антарктики. Досягають довжини від 60 см до 2 м. Харчуються переважно донними безхребетними (молюсками, крабами, офіурами і морськими їжаками), зрідка в їх шлунках зустрічаються дрібні риби. Їжа не заковтується цілком, а відкушується дрібними шматками або роздробляється могутніми зубними платівками. найбільш відома європейська

химера (*Chimaera monstrosa*), що мешкає у Східній Атлантиці від Ісландії і Норвегії до Середземного моря.

Збереження видового різноманіття хрящових риб утруднено в умовах забруднення Світового океану, підриву їх харчової бази в результаті зменшення чисельності популяцій водних хребетних і безхребетних тварин. Серйозну загрозу хрящовим риbam представляє використання рибальських сіток, в яких щорічно гинуть представники різних видів. Деякі види акул є промисловими.

## **17.2 Різноманітність класу Кісткові риби та проблеми збереження його видового різноманіття.**

Кісткові риби – найчисленніший клас хребетних. Містить більше 20 000 видів. Населяють практично всі типи водоймищ. Луска космоїдна або кісткова. Внутрішній скелет кістковий або хрящовий. Якщо скелет хрящовий, то він завжди з покривними кістками. Зябра прикриті загальною кістковою зябровою кришкою. Передня частина стравоходу утворює плавальний міхур (іноді повторно редукується). Деякі види мають легеню у вигляді черевного випинання початку стравоходу. Кісткові риби представлені 2 підкласами: Лопатепері риби (*Sarcopterygii*) та Променепері (*Actinopterygii*).

Підклас Лопатепері риби – 8 видів. Протягом всього життя зберігається хорда у щільній сполучній оболонці. Парні плавці в основі мають м'ясисту лопать. Клас поділяють на 2 ряди: Целакантоподібні (*Coelacanthiformes*), Двоякодихаючі (*Dipneustomorpha*).

Целакантоподібні – 2 види. Вважалися повністю вимерлою групою, але у 1938 р. біля берегів Південної Африки була спіймана невідома риба, яку зоолог Дж. Л. Б. Сміт визначив як целаканта і назвав *Latimeria chalumne* (на честь хранительки музею Куртене Латімер, що виявила рибу в улові тральщика). Живуть у північній частині Мозамбікської протоки (між Мадагаскаром і Африкою) на глибинах до 300 м, ведуть придонний спосіб життя. чисельність латімерії невелика: задокументовано лише трохи більше сотні випадків вилову риб.

Двоякодихаючі – 6 видів. Є внутрішні ніздрі – хоани. У сучасних видів є одна або дві легені – вирости черевного боку стравоходу. Намічається поділ передсердя й утворення легеневого кола кровообігу. Чотири види роду *Protopterus* живуть у Центральній Африці. Найбільший завдовжки 2 м (*Protopterus aethiopicus*), найменший – лише 30 см. У посуху, коли рівень води знижується до 5–10 см, протоптерус риє нору. Ґрунт захоплює ротом, подрібнює і викидає назовні крізь зяброві щілини. Викопавши вертикальний хід, риба розширює його кінець і завмирає у зігнутому навпіл положенні, головою догори. Після спаду рівня води ґрунт закриває вхід у нору. Камера великих риб розташовується на глибині до півметра. За рахунок затвердіння шкірного слизу навколо риби утворюється щільний кокон; у верхній частині кокона з'являється тонка трубочка, якою повітря проникає до голови. У такому стані риба залишається до наступного періоду дощів, близько 6–9 місяців. У невеликому

районі Західної Австралії зустрічається рогозуб (*Neoceratodus forsteri*), у басейні Амазонки живе американський лусковик (*Lepidosiren paradoxa*).

Підклас Променепері – понад 20 000 видів. Добре розвинена хорда в щільній оболонці зберігається лише в окремих представників древніх груп; звичайно розвиваються амфіцельні кісткові хребці. Внутрішній скелет парних плавців не має центральної осі й утворений радіально розташованими елементами. Лопаті парних і непарних плавців підтримуються кістковими променями – лепідотрихіями, звідси і назва підкласу – променепері. У підклас найчастіше зараховують 10–11 надрядів, що поєднують 35–50 рядів: Осетроподібні (*Acipenseriformes*), Оселедцеподібні (*Clupeiformes*), Лососеподібні (*Salmoniformes*), Араваноподібні (*Osteoglossiformes*), Вугреподібні (*Anguilliformes*), Коропоподібні (*Cypriniformes*), Сомоподібні (*Siluriformes*), Окунеподібні (*Perciformes*), Вудильникоподібні (*Lophiiformes*) та інші. В Україні – близько 240 видів.

Осетроподібні – 25 видів. Сучасні види мають багато архаїчних рис будови. Постійно в річках живе тільки стерлядь (*Acipenser ruthenus*), решта видів – прохідні. Найбільші розміри має білуга (*Huso huso*), яка живе в Чорному, Азовському, Каспійському морях і у східній частині Середземного моря; розмножується в ріках, які впадають у ці моря, у віці 9–23 років, при довжині 1,5–2 м. Окремі особини доживають до 100 років, досягаючи 5,5 м довжини і маси більше 1,5 т. В Україні – 5 видів.

Оселедцеподібні – більше 300 видів. Переважно зграйні пелагічні риби, що населяють моря всієї Земної кулі; трапляються прохідні (живуть у морі, для розмноження йдуть у ріки) та прісноводні форми. Тропікам властива більша видова різноманітність. Широко поширений у Північній Атлантиці і прилеглих морях Льодовитого океану норвезький оселедець (*Clupea harengus*). Він доживає до 20–25 років, стаючи статевозрілими у 5–7. Розмноження щорічне поблизу берегів Норвегії, Ісландії, Гренландії, Канади. Балтійська форма цього оселедця відома під назвою салаки. В Україні – 9 видів, наприклад анчоус європейський (*Engraulis encrasicolus*).

Лососеподібні – близько 400 видів. Морські, прісноводні і прохідні. Під час нерестових міграцій прохідні риби піднімаються у ріки до ділянок із гальковим ґрунтом і швидкою течією. Наприклад, чавича (*Oncorhynchus tshawytscha*) по р. Юкон проходить до 4 тис. км, пропливаючи по 50 км за добу. У ріках не живляться; запаси жиру знижуються з 8–10 до часток відсотка. В цей час у риб з'являється шлюбне вбрання: змінюється забарвлення, у самців збільшуються і викривляються щелепи, виростає горб. Восени після нересту лососі гинуть. Навесні їхнє м'ясо слугує джерелом біогенної речовини у бідних на органіку річках, зумовлює розвиток кормової бази молодих риб.

Араваноподібні – близько 10 видів. Населяють зарослі водойми тропічної зони. У водах Бразилії живе арапайма (*Arapaima gigas*) завдовжки до 4 м і масою до 200 кг. Арапайма може вистрибувати з води на висоту до 3 м, полюючи на комах.

Вугреподібні – понад 350 видів. Розміри варіюють від 10–40 см до 1–1,5 м, а окремі види досягають 3 м завдовжки з вагою більше 60 кг. Дорослі ведуть придонний спосіб життя, ховаючись у норах або щілинах каменів. Зустрічаються як на невеликих глибинах, так і на глибині 2–4 км. Річкові вугри роду *Anguilla* – прохідні риби. В Україні – 1 вид: річковий вугор європейський (*Anguilla anguilla*).

Коропоподібні – понад 3 200 видів. Молодь майже всіх видів живиться зоопланктоном. У старшому віці йде розподіл харчової спеціалізації: переважаюча група – бентофаги; є також планктофаги, активні хижаки, що поїдають дрібних риб і травоїдні форми. Коропові становлять основу промислу в прісних водоймах. Приблизно за тисячу років одомашнювання і подальшої селекції сріблястого карася (*Carassius auratus*) у Японії та Китаї виведено кілька сотень порід декоративних золотих рибок. В Україні – понад 60 видів, наприклад короп (*Cyprinus carpio*), лящ (*Abramis brama*).

Сомоподібні – понад 1 200 видів. Переважно хижаки, що полюють із засідки, однак є також і всеїдні, й типові планктофаги, декілька американських сомиків – справжні паразити. Деякі тропічні види при пересиханні водойм здатні переповзати в сусідні чи переживати посуху в товщі вологого намулу. Частина видів має електричні органи. Багато видів, що не перевищують у довжину 3–6 см. В Україні – 3 види: карликовий сомик коричневий (*Ameiurus nebulosus*) (вселенець, натуралізувався і увійшов до складу місцевої фауни риб; небажаний конкурент іхтіофауни України), каналний сом плямистий (*Ictalurus punctatus*) (вселенець, відомі випадки проникнення цієї риби в природні біоценози річок, що несе загрозу її натуралізації і негативного впливу на місцеву іхтіофауну України), сом європейський (*Silurus glanis*).

Окунеподібні – понад 6 500 видів. Представники ряду живуть у прісних і морських водах. Особливо велика розмаїтість видів у тропіках. Розміри – від 1–2 см завдовжки і масою 10–30 мг до 1–2 м та понад 100 кг. В Україні – понад 100 видів, наприклад морський дракончик великий (*Trachinus draco*), зеленушка перепілка (*Symphodus roissali*), судак звичайний (*Sander lucioperca*), окунь звичайний (*Perca fluviatilis*).

Вудильникоподібні – понад 300 видів. Один або декілька променів спинного плавця зміщені до переду голови, перетворюючись на рухомий стрижень з розширенням на кінці (іноді з люмінесцентним органом). Його рухи привертають здобич. У багатьох видів грудні плавці з розвиненим скелетом і служать для повзання. У деяких глибоководних видів самки досягають крупних розмірів, а самці залишаються карликовими і не здатні самотійно харчуватися. Вони прирастають до самок своїм ротовим отвором, перетворюючись на справжніх зовнішніх паразитів. В Україні – 1 вид: морський чорт європейський (*Lophius piscatorius*) (в останні 30–40 років відомості про наявність виду в водах України відсутні).

Під впливом різних антропогенних чинників відбувається перебудова популяційної структури іхтіофауни. Відомо, що з віком і зі збільшенням розмірів

тіла у риб значно зростає плодючість. Омолодження популяцій важливих промислових груп риб спричиняє значне зниження репродукційного потенціалу.

Різні антропогенні чинники найбільше впливають на структуру іхтіофауни в малих річках. Це обумовлено незначними розмірами водної екосистеми, в якій відбувається уповільнений процес розчинення забруднених стічних вод від різних промислових підприємств і змивів отрутохімікатів та хімічних добрив з агроценозів. Крім того, відбувається безконтрольний і несанкціонований забір води з малих річок для поливу, розорювання берегової зони, спорудження гаток, різних гребель та безконтрольний вилов риби браконьєрами.

Непомірний промисел і забруднення рік призвели до того, що чисельність осетроподібних повсюдно різко знизилася; місцями осетри зникли. Чисельність лососевих риб у багатьох районах підірвана перепромислом і забрудненням вод.

Випадкова і неумисна акліматизація поповнила іхтіофауну багатьох країн представниками східноазійської та північноамериканської іхтіофауни, які інтенсивно розширюють свої ареали, нарощують чисельність, і, вступаючи у жорсткі конкурентні взаємовідносини з автохтонними рибами, виступають регуляторами їх чисельності, чому адекватно у природних та природно-технічних водоймах не можуть протидіяти ні природні фактори, ні діяльність людини.

### **17.3 Різноманітність класу Земноводні та проблеми збереження його видового різноманіття.**

Земноводні, або амфібії, є першими наземними хребетними, які, однак, зберегли тісний зв'язок із водним середовищем. У більшості видів яйця (ікра) не мають щільних оболонок і можуть розвиватися лише у воді. Личинки, які вилупились із яєць, ведуть водний спосіб життя і згодом проходять метаморфоз (перетворення), під час якого формуються ознаки дорослих особин, пристосованих до життя на суходолі. Серед земноводних є види, які більшу частину свого життя проводять на деревах. Це переважно жителі вологих тропічних лісів, які розмножуються також на деревах, відкладаючи яйця у дупла та на велику листя, де збирається вода. Клас нараховує близько 7 700 видів. Клас поділяють на 3 ряди: Безхвості (Anura), Хвостаті (Urodela), Безногі (Gymnophiona).

Безхвості – понад 7 000 видів із більше ніж 45 родин: Джерелянки (Bombinatoridae), Ропухи (Bufonidae), Справжні жаби (Ranidae), Райки (Hylidae), Землянки (Pelobatidae) та інші. Загальний вигляд і будова однотипні: широка голова переходить у короткий слабо сплющений тулуб; хвоста немає; задні кінцівки у дватри рази довші, ніж передні. Така будова забезпечує рух стрибками. Довжина тіла тварин – від 1 (кубинський свистун (*Eleutherodactylus limbatus*)) до 30 см (жаба-голіаф (*Conraua goliath*)). Безхвості амфібії характеризуються надзвичайним розмаїттям особливостей біології: серед них є виключно водяні, наземні та деревні види, а також види, що характеризуються найрізноманітнішими ступенями перехідних станів між цими способами існування. В Україні налічується 13 видів.

Родина Джерелянки – 10 видів. Види цієї родини характеризуються примітивними ознаками. Поширені в Євразії (*Bombina*) та на Філіппінах, о. Борнео (*Barbourula*). В Україні – 2 види: червоночерева джерелянка (*Bombina bombina*) та жовточерева джерелянка (*Bombina variegata*).

Родина Ропухи – понад 550 видів. Ропухи живуть на всіх материках та континентах, за винятком приполярних регіонів та Антарктиди. Деякі види, наприклад ропуха ага (*Bufo marinus*), інтродукована з Америки в Австралію та Гвінею. Поява тут нового виду мала негативні наслідки для місцевої фауни, оскільки ці амфібії, характеризуючись дуже великими розмірами, великою плодючістю та високою токсичністю, витісняють аборигенні види. В Україні – 3 види: звичайна ропуха (*Bufo bufo*), зелена ропуха (*Bufo viridis*), очеретяна ропуха (*Bufo calamita*).

Родина Справжні жаби – об'єднує понад 390 видів, поширених майже на всіх материках, окрім Австралії, Нової Зеландії та великої частини Південної Америки. Особливо багато їх в Африці. В Україні – 6 видів: трав'яна жаба (*Rana temporaria*), гостроморда жаба (*Rana arvalis*), прудка жаба (*Rana dalmatina*), озерна жаба (*Pelophylax ridibundus*), ставкова жаба (*Pelophylax lessonae*), їстівна жаба (*Pelophylax esculentus*).

Родина Райки – близько 900 видів. Більшість представників родини живе на Африканському континенті, в Австралії, у Південній та Північній Америці. В Україні – 1 вид: звичайна райка (*Hyla arborea*).

Родина Землянки – 4 види. Землянки – риучі тварини, і чимало представників цієї родини мають великий ороговілий п'ятковий горб лопатоподібної форми. Зазвичай ці амфібії уникають перезволожених місць. В Україні – 1 вид: звичайна землянка (*Pelobates fuscus*).

Хвостаті – близько 620 видів із 10 родин: Амбістомові (Ambystomatidae), Справжні саламандри (Salamandridae) та інші. Відрізняються від інших земноводних видовженим тілом та наявністю у тварин, що пройшли метаморфоз, хвоста. Розміри коливаються приблизно від 30 мм до майже 2 м. У земноводних цього ряду, як і в риб, органи слуху представлені лише внутрішнім вухом. Багато хвостатих земноводних перейшли до водного способу життя. Звичайні в гірських районах, де мало безхвостих земноводних. В Україні налічується 7 видів.

Родина Амбістомові – об'єднує 37 видів. Поширені у Північній і Центральній Америці. Найбільше відома тигрова амбістома *Ambystoma tigrinum*. Досягають довжини 15–23 см. Водні личинки багатьох амбістом – аксолотлі – здатні досягати розмірів дорослих особин і не проходять метаморфоз, розмножуються статевим способом (неотенія).

Родина Справжні саламандри – близько 60 видів. Живуть у помірних широтах Європи і Азії, у північно-західній Африці, на сході та заході Північної Америки. Довжина тіла – 10–28 см. Поміж цих амфібій є види, пов'язані з водоймами лише у сезон розмноження (*Mertensiella*), хоча інші є повністю водні. В Україні – 7 видів, наприклад звичайний тритон (*Lissotriton vulgaris*), вогняна саламандра (*Salamandra salamandra*).

Безногі – описано понад 200 видів. Представники ззовні нагадують великих червів або змій із довжиною тіла 30–120 см. У них видовжене червоподібне тіло з кільцевими перетяжками, без кінцівок. Хвоста немає і клоака відкривається назовні у кінці тіла. Ведуть підземний спосіб життя, риють нори у зволоженому ґрунті й у рослинній підстилці. Деякі види мешкають у термітниках. Декілька видів ведуть водний спосіб життя. Заселяють Південну Америку, Тропічну Африку та Південну Азію. Поширеним, наприклад, є рибозмій цейлонський (*Ichthyophis glutinosus*).

Питання збереження та охорони земноводних набули особливої актуальності останніми роками, коли було з'ясовано, що видова різноманітність та чисельність цих тварин зменшується в усьому світі. Основними причинами різкого зменшення чисельності земноводних є негативна дія антропогенних факторів: знищенням місць перебування видів, забруднення водойм, загибель тварин на автострадах та дорогах, браконьєрський відлов.

В зменшенні чисельності земноводних та їхнього видового різноманіття особливу загрозу справляють кислотні дощі, при яких зменшення рН води в середньому нижче 6 призводить до загибелі на стадії ікри або ж пуголовка майже усієї генерації.

Збереження різноманітності земноводних неможливо в умовах вирубки тропічних лісів, які є місцем проживання більшості видів даного класу.

### **Контрольні питання**

1. На які підкласи поділяють клас Хрящові риби?
2. Яка кількість хрящових риб мешкає в Україні?
3. Наведіть приклади скатів.
4. Які існують загрози видовому багатству хрящових риб?
5. Які підкласи кісткових риб виділяють?
6. Де мешкають двоякодихаючі риби?
7. Наведіть приклади родин безхвостих земноводних.
8. Скільки безхвостих земноводних мешкає в Україні?
9. Наведіть приклади хвостатих земноводних.
10. Які загрози відомі для земноводних.

## **Лекція 18. Різноманітність та характеристика хребетних тварин (II)**

18.1 Різноманітність класу Плазуни та проблеми збереження його видового різноманіття.

18.2 Різноманітність класу Птахи та проблеми збереження його видового різноманіття.

18.3 Різноманітність класу Ссавці та проблеми збереження його видового різноманіття.

Плазуни, птахи та ссавці належать до амніот. Амніоти є первинно-наземними хребетними, тобто такими, предки яких жили на суші. У амніот на ранній стадії розвитку навколо зародка з поверхні яйця починає підніматися кільцева складка. Поступово вона обростає зародок, краї її сходяться і зростаються так, що внутрішній та зовнішній листки стають неперервними. Зовнішній листок називається сероза, внутрішній – амніон. Зародок виявляється оточеним у амніотичній порожнині, у якій знаходиться особлива амніотична рідина, і зародок плаває у ній подібно тому, як зародок амамній плаває у воді. Одночасно з утворенням амніона йде утворення особливого зародкового органа – алантоїса, або зародкового сечового міхура, який утворюється як вип'ячування задньої частини кишки зародка, що згодом набуває розмірів великого міхура, розміщеного у порожнині між амніоном та серозою. Крім того, що амніон є резервуаром, де накопичуються продукти розкладу, він виконує функцію органу дихання зародка. Його зовнішня стінка, яка зростається з серозою, пронизана значною кількістю кровоносних судин. Між кров'ю, яка міститься у капілярах алантоїса, і зовнішнім середовищем відбувається газообмін. Відмічені особливості характерні для нижчих амніот (плазунів та птахів).

У вищих амніот (ссавці: плацентарні) алантоїс набуває подальших змін, приймаючи участь в утворенні плаценти – особливого органа за допомогою якого здійснюється зв'язок між зародком та тілом матері.

Завдяки цим ембріональним пристосуванням амніоти змогли повністю порвати з водним середовищем і розповсюдитись по усій суші. Навіть ті форми, які більшу частину життя або навіть усе життя проводять у воді, вторинно перейшли до водного способу життя.

### **18.1 Різноманітність класу Плазуни та проблеми збереження його видового різноманіття.**

Плазуни (Reptilia) – перший клас сучасних первинноземних хребетних амніот. Але є види, що вторинно перейшли до водного способу життя. Загальний рівень життєдіяльності плазунів помітно вище, ніж у земноводних. Проте температура тіла непостійна і в значній мірі залежить від температури навколишнього середовища. Велике і мале кола кровообігу повністю не розділені. Їх шкіра майже позбавлена залоз, суха. Зовнішні шари епідермісу роговіють з утворенням рогової луски і щитків. Плазуни представлені 3



підкласами: Анапсиди (Anapsida), Лепідозаври (Lepidosauria) та Архозаври (Archosauria). Фауна плазунів налічує близько 9 600 видів. В Україні – 21 вид.

Підклас Анапсиди – близько 320 видів. До підкласу належить один ряд – Черепахи (Chelonia). Поширені вони в тропічній і помірній кліматичних зонах. Населяють моря, прісні водоймища, та суходольні біотопи, включаючи пустелі. Відрізняються наявністю панцира. Панцир вкритий роговими щитками, а у м'якошкірних черепах – м'якою шкірою. Сухопутні черепахи (Testudinidae) представлені дрібними (до 12 см) видами і такими великими як слоняча галапагоська черепаха (*Testudo elephantopus*), що досягає 150 см при масі 400 кг. Зелена черепаха (*Chelonia mydas*) (морські черепахи) має розміри 80 – 100 см і вагу до 450 кг. Ряд складається з 12 родин, що об'єднуються в 2 підряди: Сритошийні черепахи (Cryptodira) та Бокошийні черепахи (Pleurodira). В Україні – 1 вид.

Сритошийні черепахи (Cryptodira) – близько 150 видів. Вони, втягуючи голову під панцир, згинають шию S-подібно у вертикальній площині. Черепахи поширені в Африці, Південній Європі, Азії, Америці. Морські черепахи поширені в екваторіальних водах, іноді запливають у помірні широти. До цього підряду, наприклад, належать черепаха середземноморська (*Testudo graeca*), черепаха кайманова (*Chelydra serpentina*), черепаха середньоазійська (*Testudo horsfieldi*), трионікс африканський (*Trionyx triunguis*). В Україні – 1 вид: черепаха європейська болотяна (*Emys orbicularis*).

Бокошийні черепахи – близько 80 видів, наприклад матамата (*Chelus fimbriata*). До підряду належать види, у яких при втягуванні голови під панцир шия вигинається в горизонтальній площині (вбік) таким чином, що голова притискується до основи правої чи лівої кінцівки. Хребці шийного відділу несуть дуже довгі поперечні відростки, до яких прикріплюються сильні м'язи, що згинають шию горизонтально. Заселяють прісні водойми тропіків.

Підклас Лепідозаври – близько 9 200 видів. До підкласу належать 2 ряди: Лускати (Squamata) та Ряд Дзьобоголові (Rhynchoccephalia). В Україні – 20 видів.

Ряд Лускати – близько 9 200 видів. Об'єднує 3 підряди: Ящірки (Lacertilia), Змії (Ophidia), Амфісбени (Amphisbaenia).

Підряд Ящірки – близько 5 600 видів. Ящірки заселяють усю Земну кулю, зокрема, ліси, степи, навіть безводні пустелі. Максимальна кількість видів ящірок живе в тропічних і субтропічних зонах земної кулі, в країнах з помірним кліматом їх менше. До Північного полярного кола доходить, наприклад, лише один вид – живородна ящірка (*Lacerta vivipara*). Життя деяких ящірок тісно пов'язане з водою, і, хоча справжні морські форми серед ящірок відсутні, одна з них – галапагоська ігуана (*Amblyrhynchus cristatus*) проникає в прибережні води океану. За формою тіла, розмірами й екологічними особливостями простежена значна різноманітність. Багато ящірок мають здатність до мимовільного обламування хвоста в результаті різкого скорочення м'язів. Розлом відбувається по особливому незакостенілому прошарку уперек одного з хребців, а не між ними, де з'єднання міцніше. Незабаром хвіст відростає знову, але хребці не відновлюються, а замінюються хрящовим стрижнем, через що нове

відламування хвоста можливе лише вище від попереднього. У специфічних умовах середовища ящірки набувають відповідних рис спеціалізації. Так, у пустельних форм з боків пальців розвиваються особливі рогові гребінці – піщані лижі, що дозволяють швидко пересуватися по сипучій поверхні піску та копати нори. В інших випадках такі лижі замінюються розширеннями пальців або утворенням між ними особливих перетинок, що нагадують плавальні. Ящірки, що живуть на деревах та скелях, зазвичай мають довгі та чіпкі кінцівки з гострими пазурами та хвіст. Багато геконів, які проводять все життя на вертикальних поверхнях, мають на нижньому боці пальців особливі розширення з дрібними чіпкими волосками, здатними прикріплюватися до субстрату. Тіло змієподібно витягнуте у безногих та видів, що ведуть риучий спосіб життя. Розміри плазунів коливаються від 3,5 (деякі гекони) см до 4 м (маса – до 150 кг). Більшість є хижаками. Ящірки об'єднані в 37 родин: Хамелеони (*Chamaeleonidae*), Гекони (*Gekkonidae*), Сцинкові (*Scincidae*), Справжні ящірки (*Lacertidae*), Веретільниці (*Anguinae*), Варани (*Varanidae*) та інші. В Україні – 9 видів, наприклад прудка ящірка (*Lacerta agilis*), ламка веретінниця (*Anguis fragilis*).

Підряд Змії – близько 3 600 видів. Поширені на всіх континентах, крім Антарктиди. Морські змії поширені в тропічних районах Тихого та Індійського океанів. Безногі рептилії, поясів кінцівок немає (в окремих видів збереглися рудименти тазу й задніх кінцівок). Тіло видовжене, циліндричне, нечітко поділяється на голову, тулуб і хвіст; вкрите роговою лускою або щитками. Щороку змії линяють 2–4 рази, скидаючи старий роговий покрив. Хребет складається з великої кількості одноманітних хребців (від 141 до 435), до яких приєднуються ребра. Грудини немає. Живляться різноманітними, переважно хребетними, тваринами. Можуть проковтувати велику здобич цілою. Кістки лицьової частини черепа з'єднані між собою рухомо, а нижня щелепа підвішена на зв'язках, що розтягуються. Еластичною зв'язкою з'єднані також ліва і права половини нижньої щелепи. Тому змії можуть широко розкривати рот. Під час руху здобичі по стравоходу вільні кінці ребер відхиляються в бік, не перешкоджаючи їй просуванню до шлунка. Серед них трапляються великі види і дрібні змійки завдовжки 10–15 см. Найбільша у світі змія – анаконда (*Eunectes murinus*) завдовжки до 11 м заселяє тропіки Південної Америки. Змії об'єднані понад в 20 родин: Удавові (*Boidae*), Пітони (*Pythonidae*), Вужові (*Colubridae*), Гадюкові (*Viperidae*), Ямкоголові змії (*Crotalidae*), Аспідові (*Elapidae*) та інші. В Україні – 11 видів: звичайна мідянка (*Coronella austriaca*), візерунковий полоз (*Elaphe dione*), лісовий полоз (*Zamenis longissimus*), сарматський полоз (*Elaphe sauromates*), леопардовий полоз (*Zamenis situla*), каспійський полоз (*Dolichophis caspius*), звичайний вуж (*Natrix natrix*); водяний вуж (*Natrix tessellata*), звичайна гадюка (*Vipera berus*), гадюка чорна (*Vipera nikolskii*), степова гадюка (*Vipera renardi*).

Підряд Амфісбени – 165 видів, наприклад амфісбена біла (*Amphisbaena alba*). Заселяють Африку, Західну Азію, Центральну і Південну Америку. Живуть у гніздах термітів, мурашниках. Червоподібне тіло вкрите роговою

лускою з поперечними кільцями, чим нагадує черв'як. Без кінцівок, лише в деяких збереглися короткі передні кінцівки з редукованими пальцями. Голова має своєрідну форму, вкрита міцними роговими щитками, що пов'язано з пристосуванням до риття. Механізм руху подібний до механізму руху дощових черв'яків. Здатні рухатись уперед і назад. Очі розташовані під шкірою. Розміри тіла коливаються від 25 до 70 см, поверхнею землі пересуваються змієподібними рухами.

Ряд Дзьобоголові – 1 вид: гатерія (*Sphenodon punctatus*). Зустрічається вона на 13 дрібних острівцях Нової Зеландії. Це справжня «жива викопна тварина». Зовні вона схожа на ящірку. Проте цілий ряд особливостей її організації свідчить про архаїчність цього виду. У гатерії є тім'яне око. Воно відкривається на поверхні голови між тім'яними кістками, має рогівку, кристалик і сітківку. Веде переважно нічний спосіб життя. Найчастіше заселяє щілини між камінням або нори альбатросів та інших океанічних птахів. Живиться дрібними безхребетними тваринами: черв'яками, молюсками та комахами.

Підклас Архозаври – 25 видів. До підкласу належить один ряд – Крокодили (*Crocodylia*). Поширені у Тропічній Азії, Африці, Америці, Австралії, на островах Індійського і Тихого океанів. Це найбільш високоорганізована група сучасних плазунів, пристосованих до напівводного способу життя. Тіло вкрите крупними роговими щитками, під якими лежать кісткові пластини. Серце чотирикамерне, але артеріальна і венозна кров частково змішується. Сучасні крокодили населяють різні прісні водойми. Відносно небагато видів терпимо ставляться до солонуватої води й зустрічаються в річкових естуаріях (наприклад, африканський вузькорилий крокодил (*Mecistops cataphractus*), нільський крокодил (*Crocodylus niloticus*)). Лише гребінчастий крокодил (*Crocodylus porosus*) запливає далеко у відкрите море, де був зафіксований на відстані 600 км від найближчого берега. Американський алігатор (*Alligator mississippiensis*) може тривалий час (до 2-х годин) залишатися під водою. Розміри від 1,5 до 6 м. Ряд налічує 3 родини: Алігатори (*Alligatoridae*), Крокодилові (*Crocodylidae*), Гавіали (*Gavialidae*).

Скорочення природних місць існування плазунів випереджає можливості природоохоронних заходів. Черепахи часто випадково попадають у риболовецькі сіті. Хоча в багатьох країнах полювання на них заборонене, черепах продовжують вбивати через їх м'ясо та панцир, з якого виготовляють сувеніри для туристів. Забруднення моря також може впливати на них, включно з задухою від смол, нафти та пластикових відходів. Забудова узбережжя загрожує місцям гніздування морських черепах, які надзвичайно страждають через розростання інфраструктури, що супроводжується світловим забрудненням, відходами та людською діяльністю. Людина всюди винищує крокодилів, головним чином заради шкіри. Торгівля плазунами загрожує багатьом видам геконів, хамелеонів і наземних черепах.

## 18.2 Різноманітність класу Птахи та проблеми збереження його видового різноманіття.

Птахи (Aves) – це різко відокремлена, високоспеціалізована група вищих хребетних тварин. За анатомічною будовою та характером ембріонального розвитку вони подібні до плазунів. Однак у їх організації виділяють ряд специфічних особливостей, які пов'язані з пристосуванням до польоту та наявністю постійної температури тіла (гомойотермність). Завдяки багатьом анатомо-морфологічним перетворенням, що торкнулися практично всіх систем органів, значно інтенсифіковані фізіологічні процеси. Так, був істотно підвищений загальний рівень життєдіяльності і створена можливість польоту при збереженні здатності пересуватися по земній поверхні, у кронах дерев, у воді і по її поверхні. Стали значно складнішими і різноманітнішими поведінка, внутрішньовидові відносини і зв'язки з навколишнім середовищем. До специфічних рис організації птахів відносяться пір'яний покрив з теплоізоляційною функцією, обтічність тіла, підвищена несуча площа поверхні передніх кінцівок, перетворених на крила. Формування дзьоба, здатного до складних маніпуляцій, сприяло різноманітній харчовій спеціалізації і розширило спектр кормів, а перебудова травної системи (відособлення мускульного шлунку, подовження кишечника) поліпшили засвоєння їжі. Виникнення пов'язаних з легенями системи повітряних мішків інтенсифікувало дихання. Птахи мають чотирикамерне серце. Повне розділення великого і малого кіл кровообігу сприяло кращому постачанню тканин киснем і живильними речовинами. Для птахів характерна турбота про потомство – насиджування яєць і вигодовування пташенят, що скорочує тривалість ранніх етапів онтогенезу та знижує ембріональну й постембріональну смертність. Систематика птахів до цього часу ще не набула кінцевого вигляду. Птахи представлені 40 рядами (згідно з IOC World Bird List): Ківіподібні (Apterygiformes), Голубоподібні (Columbiformes), Папугоподібні (Psittaciformes), Горобцеподібні (Passeriformes), Африканські страуси (Struthioniformes), Козодоєподібні (Caprimulgiformes), Куроподібні (Galliformes), Совоподібні (Strigiformes) та інші. Фауна птахів налічує близько 10 780 видів. В Україні – 440 видів.

Ківіподібні – 5 видів, наприклад ківі *Apteryx mantelli*. Живуть у лісах і чагарникових заростях Нової Зеландії. Скелет крила та плечовий пояс сильно редуковані, дзьоб довгий і тонкий. На відміну від усіх інших птахів, ніздрі розташовані на кінці дзьоба. Ведуть сутінковий спосіб життя. Живляться безхребетними.

Горобцеподібні – понад 6 500 видів. Майже дві третини від усієї орнітофауни, що населяє нашу планету, належать до цього ряду. Але частка їх у різних географічних зонах неоднакова. Найбільша їх різноманітність характерна для тропічних лісів. У напрямках від екваторіальної зони різноманітність і кількісний склад горобцеподібних поступово зменшуються. Повністю горобцеподібні відсутні в Антарктиці. В Україні – 165 видів, наприклад горобець польовий (*Passer montanus*), ластівка міська (*Delichon urbica*), жайворонок

польовий (*Alauda arvensis*), шпак звичайний (*Sturnus vulgaris*), ворона сіра (*Corvus cornix*), трав'янка лучна (*Saxicola rubetra*), плиска жовта (*Motacilla flava*).

Голубоподібні – понад 340 видів. У помірних і жарких широтах поширені повсюдно. Батьки годують пташенят «пташиним молочком» – відторгнутими клітками епітелію зобу і випотом лімфи. У лісовій зоні на схід до Західного Сибіру поширений вяхир (*Columba palumbus*), клінтух (*Columba oenas*). Звичайна у Європі і Середній Азії кільчаста горлиця (*Streptopelia decaocto*). Багато видів голубів – об'єкти спортивного полювання. Декілька видів вимерло в історичний час. В Україні – 6 видів, наприклад голуб сизий (*Columba livia*), припутень (*Columba palumbus*).

Папугоподібні – близько 400 видів. Поширені у тропіках. У цих птахів високі асоціативні здібності, хороша пам'ять і здатність до звуковідтворення. Живляться переважно рослинною їжею. Місцями можуть заподіювати деякий збиток посівам і плантаціям. Деякі папуги успішно акліматизувалися в країнах Південної Європи, наприклад папуга-монах (*Myiopsitta monachus*). Батьківщина папуг-монахів – Південна Америка (мешкають у Парагваї, Бразилії, Уругваї, на півночі Аргентини). В Європі вони з'явилися близько 130 років тому і сьогодні є звичайним явищем, наприклад, в парках Барселони, де їхні зграї такі ж численні, як і зграї голубів. В фауні України також вказується папуга крамера (*Psittacula krameri*), який спостерігався на півдні і сході країни. Статус перебування в Україні – рідкісний залітний.

Цей папуга, також як і папуга-чернець, акліматизувався в країнах Південної Європи. Однак, його поява в Україні можливо пов'язана з тим, що даний вид часто мешкають в квартирах і окремі особини при неналежному контролі могли опинитися в природних умовах, де їх тривале перебування і розмноження мало ймовірно.

Африканські страуси – 1 вид: африканський страус (*Struthio camelus*). Мешкає у саванах і напівпустелях Африки. Найкрупніший із птахів, його маса сягає 75–100 кг. Не літає, швидко бігає. Скелет крила вкорочений, вилочка редукована, грудина не має кіля. Задня кінцівка має лише два пальці.

Козодоеподібні – понад 120 видів. Населяють ліси, степи, пустелі. Приурочені до тропіків. У помірних широтах мешкає небагато видів. Політ безшумний, маневрений. Їжу – різноманітних комах – ловлять на льоту. В Україні – 1 вид: звичайна дрімлюга (*Caprimulgus europaeus*).

Куроподібні – 300 видів. Поширені на всіх (крім Антарктиди) материках. Населяють усі наземні ландшафти. Практично всі види куроподібних є об'єктами спортивного, а місцями і промислового полювання. Найчисленніша родина ряду – Фазанові (*Phasianidae*). Налічує понад 170 видів. Особливо різноманітні фазанові тропічної зони. В Україні – 8 видів, наприклад сіра куріпка (*Perdix perdix*), перепел (*Coturnix coturnix*), глушець (*Tetrao urogallus*), фазан звичайний (*Phasianus colchicus*). Фазан звичайний – інтродукований вид, поширений в Україні у південних та південно-східних районах, а також на Закарпатській рівнині. У сучасному світі фазан інтродукований людиною, майже, в 50 країнах Європи, Північної Америки та Австралії.

Совоподібні – 248 видів. Населяють усі ландшафти Земної кулі. Селяться також в культурному ландшафті. Нічні хижі птахи. Сиви можуть повертати голову на 270°. М'яке пухнасте пір'я забезпечує безшумний політ. Живляться різноманітною тваринною їжею, під час полювання орієнтуються, головню, на слух, менше – на зір. В Україні – понад 13 видів, наприклад пугач (*Bubo bubo*), сова вухата (*Asio otus*), сич хатній (*Athene noctua*).

Багато птахів потребують охорони. Однак спроби збереження їх видового різноманіття не завжди успішні в зв'язку з різноманітним чинників загрози для птахів. Так, наприклад, антропогенному пресу піддаються птиці під час полювання. Нелегальна продаж, наприклад папуг Африки і Австралії, підриває їх чисельність. Шляхи міграції птахів порушують вітропарки. Птахи гинуть на лініях електропередач. Використання пестицидів, а також звалища побутових і промислових відходів призводять до інтоксикації і загибелі птахів. Щорічно багато птахів, особливо молоді, гинуть при зіткненні з автотранспортом.

Масштабне знищення природних екосистем, утворення постійного агротехнічного пресу разом зі значним обсягом антропогенного забруднення викликають значне скорочення придатних для птахів місць мешкання. Знищення значної площі місць гніздування, розорення гнізд і створення постійного неспокою в часи розмноження й вигодовування змушує птахів покидати сприятливі місцеперебування.

### **18.3 Різноманітність класу Ссавці та проблеми збереження його видового різноманіття.**

Ссавці (Mammalia) – хребетні тварини дуже різноманітних розмірів: від землерийки довжиною тіла 30–35 мм і вагою 1,0–1,7 г (багатозуб карликовий (*Suncus etruscus*)) до синього кита (*Balaenoptera musculus*), довжиною 33 м і вагою до 190 т. За формою тіла ссавці теж різноманітні. До найбільш істотних особливостей ссавців, що визначають їх прогресивний розвиток порівняно з іншими класами, належать такі: максимальне удосконалення головного мозку; наявність на тілі волосяного покриву; живородіння (крім однопрохідних) та вигодовування малят молоком; утворення зовнішнього вуха із зовнішнім слуховим проходом; велика кількість в шкірі сальних і потових залоз, частина яких утворює молочні і пахучі залози; поява плаценти у вищих ссавців. Пристосувальна еволюція та висока організація ссавців обумовили виникнення багатьох екологічних груп звірів: наземних, підземних, напівводних, водних і літаючих.

Клас нараховує близько 6 400 видів. Клас поділяють на 2 пікласи: Першозвірі (Prototheria) та Звірі (Theria).

Підклас Першозвірі, або клоачні – 5 видів. Поширені в Австралії, Тасманії і Новій Гвінеї. Відкладають яйця, висиджуючи їх або доношують у виводковій сумці – шкірному мішку на череві, але дитинчат вигодовують молоком. Ознаки ссавців у клоачних виражені слабкіше, ніж у вищих ссавців. Так, тут примітивніший мозок, менш розвинена рухова система, відсутні соски, низька середня температура тіла (32°C) з сильними коливаннями (від 26 до 35°C), що

свідчить про недостатній розвиток всіх систем, які забезпечують високу постійну температуру тіла). До підкласу належить один ряд – Однопрохідні (Monotremata). До ряду належать 2 родини: Єхиднові (Tachyglossidae) та Качконоси (Ornithorhynchidae).

Родина Єхиднові – 4 види, наприклад коротконоса єхидна (*Tachyglossus aculeatus*). Зустрічаються в Австралії, Новій Гвінеї, Тасманії. Тіло вкрите голками до 6 см завдовжки, морда витягнута, загострена, має дзьоб, укритий роговим чохлом. Довжина тіла до 40 см. Ноги озброєні сильними кігтями. Живляться дрібними тваринами. Самка відкладає 1–2 яйця, які обігриває у шкірястій сумці, що перед яйцекладкою утворюється на її череві.

Родина Качконоси – 1 вид: качконіс (*Ornithorhynchus anatinus*). Зустрічається в Австралії і Тасманії. Напівводна тварина, тіло якої вкрите щільним хутровим покривом, що майже не намокає у воді. Морда закінчується широким, із роговим чохлом, «качиним» дзьобом, яким тварина проціджує воду, намул у пошуках червів, комах та їхніх личинок, ракоподібних, молосків. Ноги з плавальними перетинками між пальцями. Одне – три яйця відкладають у спеціально виритій норі, де і виводяться малята.

Підклас Звірі – близько 6 400 видів. Складається з двох інфракласів – Нижчі звіри, або Сумчасті (Metatheria) і Вищі звіри, або Плацентарні (Placentalia).

Інфраклас Сумчасті – близько 250 видів. Мешкають в Австралії, Тасманії, Новій Гвінеї, Америці. Народжують недорозвинені зародки, які доношують у сумці. На внутрішній стороні сумки розташовані соски, до яких відкриваються протоки молочних залоз. Температура тіла в середньому вища і менш мінлива, ніж у однопрохідних (близько 36°C). Різноманітні за розмірами тіла – від 4 см до 1,6 м, і за екологічною спеціалізацією. Характерними представниками є кенгуру рудий (*Macropus rufus*), коала (*Phascolarctos cinereus*), опосум північноамериканський (*Didelphis virginiana*).

Інфраклас Плацентарні – 6 150 видів. Найбільш високоорганізовані ссавці, пристосовані до різних умов середовища. Завжди є плацента. Температура тіла у дорослих плацентарних висока і стала. Плацентарні представлені близько 20 рядами: Ящуроподібні (Pholidota), Хижі (Carnivora), Парнокопитні (Artiodactyla), Гризуни (Rodentia), Примати (Primates) та інші.

Ящуроподібні – об'єднує 8 видів, наприклад панголін велетенський (*Manis gigantea*). Поширені в Африці (на південь від Сахари) і в Південно-Східній Азії. Тіло зверху вкрите роговими лусками; кінцівки озброєні потужними кігтями. Живляться термітами і мурашками, виловлюючи їх довгим рухливим язиком.

Хижі – понад 280 видів із більше ніж 15 родин: Псові (Canidae), Котові (Felidae), Справжні тюлені (Phocidae), Куницеви (Mustelidae) та інші. Представлений переважно м'ясоїдними, але багато хто з них додатково споживає рослинні корми. В Україні налічується 21 вид.

Родина Псові – 35 видів. Поширені на всіх континентах, окрім Антарктиди. Родина поєднує середньої величини тварини з кінцівками, пристосованими до бігу. Полюють частіше переслідуванням, з чим пов'язаний розвиток органів

нюху. Сюди входять цінні хутрові види, наприклад песець (*Vulpes lagopus*). В Україні – 5 видів, наприклад вовк (*Canis lupus*).

Родина Котові – 36 видів. Поширені на всіх континентах, за винятком Австралії й Антарктиди. Полюють, підстерігаючи здобич і стрімко нападаючи на неї, зрідка переслідують. Характерними представниками є тигр (*Panthera tigris*), леопард (*Panthera pardus*), гепард (*Acinonyx jubatus*). В Україні – 2 види: кіт лісовий (*Felis silvestris*), рись звичайна (*Lynx lynx*).

Родина Справжні тюлені – близько 20 видів. Поширені в морях обох півкуль. Відрізняється тим, що її види не мають зовнішніх вушних раковин. Всі вони відносяться до м'ясоїдних, харчуються рибою, ракоподібними. Довжина самців морських слонів (*Mirounga leonina*, *Mirounga angustirostris*) досягає понад 3 м. Полювання на морських слонів у ХІХ столітті поставило їх на межу зникнення.

Родина Куницеві – близько 70 видів. Поширені по всіх континентах, за винятком Антарктиди. Сюди входять цінні хутрові види такі як соболь (*Martes zibellina*), горностаї (*Mustela erminea*). В Україні – 12 видів, наприклад куниця лісова (*Martes martes*), борсук європейський (*Meles meles*), видра річкова (*Lutra lutra*), візон звичайний, або «американська норка» (*Neovison vison*) – вид, інтродукція якого спричинила найбільші ефекти і хвилювання в галузі охорони природи. Вид ввозили до Європи для кліткового розведення, особливо інтенсивно у другій половині ХХ ст., коли за рахунок втеч почали формуватися природні популяції цього хижака, що суттєво вплинуло на популяції інших аборигенних видів цієї родини.

Парнокопитні – понад 200 видів. Населяють усі материки, за винятком Антарктиди. Великі тварини з довжиною тіла 100 – 280 см. Кінцівки чотирипалі. Третій і четвертий пальці довгі та слугують опорою. Другий і п'ятий пальці значно менші. Кінцеві фаланги пальців мають рогові ратиці (копита). У більшості видів самці рогаті, самиці безрогі або з невеликими рогами. Верхні різці відсутні або недорозвинені. Рослиноїдні. Переважно стадні тварини. Об'єднує родини Свиневі (*Suidae*), Бегемоти (*Hippopotamidae*), Оленеві (*Cervidae*), Бикові (*Bovidae*) та інші. В Україні – 9 видів, наприклад зубр (*Bison bonasus*), свиня дика (*Sus scrofa*). Зубр – колись типовий представник регіональної фауни, знищений в Україні в історичні часи. До початку ХХ ст. зберігся лише на Кавказі та у Біловезькій Пущі, що дозволило розпочати роботи з відновлення його популяцій. Зараз поширення виду залишається точковим.

Гризуни – понад 2 200 видів із більше ніж 30 родин: Мишеві (*Muridae*), Сліпакові (*Spalacidae*), Вивіркові (*Sciuridae*) та інші. Вони поширені по всіх континентах, крім Антарктиди і населяють різноманітні ландшафти. Переважно дрібні й середнього розміру. Малі розміри, здатність швидко розмножуватися, екологічна пластичність дозволяють гризунам легко пристосовуватися до життя у різних умовах довкілля.

Родина Мишеві – близько 700 видів. Населяють усі материки, за винятком Антарктиди. Середніх та дрібних розмірів. Морда видовжена та загострена, вуха великі, очі порівняно великі. Хвіст довгий, не менше трьох чвертей довжини тіла,



вкритий лусками, голий або слабо опушений. В Україні – 7 видів, наприклад миша польова (*Apodemus agrarius*), пацюк сірий (*Rattus norvegicus*).

Родина Сліпаків – 36 видів. Поширені в Старому Світі. Населяють лісостепові, степові, напівпустельні й пустельні райони. Гризуни дрібних розмірів. Довжина тіла – 160–350 мм. Хвіст короткий. Пристосовані до підземного способу життя. Очі сховані під шкірою, а зовнішні вуха мають вигляд малопомітних шкірних валиків. Очні м'язи й очний нерв розвинені слабо або відсутні. Різці використовуються як орган риття. Внутрішні вирости губ ізолюють різці від ротової порожнини і під час копання ґрунт у ротову порожнину не потрапляє. В Україні – 5 видів, наприклад сліпак звичайний (*Spalax microphthalmus*).

Родина Вивіркові – близько 280 видів. Поширені повсюдно, відсутні лише в Австралії, на Мадагаскарі, у Новій Гвінеї та на інших островах Тихого океану. Трапляються у лісовій, лісостеповій, степовій, частково тундровій і деяких гірських зонах. Розміри дрібні та середні, максимальна довжина тіла – до 70 см, маса до 9 кг. Хвіст різної довжини, вкритий волоссям. Задні кінцівки майже вдвічі довші за передні. В Україні – 7 видів, наприклад білка звичайна (*Sciurus vulgaris*), сурок-бабак (*Marmota bobac*).

Примати – більше 400 видів із близько 15 родин: Лемури (Lemuridae), Мартишкові (Cercopithecidae), Гомініди, або Людиноподібні (Hominidae) та інші. Нині поширені в субтропічній і тропічній областях Азії, Африки й Америки, на островах Зондського архіпелагу та на Філіппінах. Ряд відрізняється різноманітністю щодо розмірів і форми тіла зі збереженням багатьох примітивних рис будови, великими розмірами головного мозку, складною поведінкою. Довжина тіла коливається від 10 (дрібні напівмаври) до 180 см у горили (*Gorilla*).

Родина Лемури – 21 вид, наприклад лемур котячий (*Lemur catta*). Населяють Мадагаскар і Коморські острови. Ведуть деревний спосіб життя. Харчуються рослинами, додаючи до раціону дрібних тварин. Деякі види у посушливий сезон впадають у сплячку.

Родина Мартишкові – 123 види. Населяють Африку і Південну Азію. Тварини середніх і великих розмірів (довжина тіла 32 – 110 см), населяють різні ландшафти – джунглі, мангрові зарості, кам'янисті схили тощо. Ведуть наземний (павіани (*Papio*)) або деревно-наземний спосіб життя. Рослиноїдні та всеїдні. Характерними представниками є макака резус (*Macaca mulatta*), колобус ангольський (*Colobus angolensis*), носач звичайний (*Nasalis larvatus*).

Родина Гомініди – 8 видів. Мешканці тропічних лісів: горили (західна горила (*Gorilla gorilla*), східна горила (*Gorilla beringei*)) і шимпанзе (шимпанзе звичайний (*Pan troglodytes*) і шимпанзе карликовий (*Pan paniscus*)) (Африка) ведуть наземно-деревний спосіб життя, орангутани (калімантанський орангутанг (*Pongo pygmaeus*), суматранський орангутанг (*Pongo abelii*), тапанульський орангутанг (*Pongo tapanuliensis*)) (острови Суматра і Калімантан) майже повністю живуть на деревах. Відрізняються складністю будови кори головного мозку.

Лицева частина слабко вкрита волоссям, долоні й підошви ніг голі. До родини Гомініди також належить людина розумна (*Homo sapiens*).

Збереження видового різноманіття ссавців – одне з найбільш складних завдань. Майже в усіх випадках збіднення видового складу ссавців відбувається з таких загальних і глобальних причин: зникнення місць мешкання, залишки місць мешкання не відповідають площі, що здатна забезпечити стійке існування популяції, тотальне забруднення середовища техногенними відходами та пестицидами. При сільськогосподарських роботах посилений тиск на більшість промислових видів здійснюється шляхом як організованого, так і неорганізованого (браконьєрського) полювання, майже тотальним стихійним освоєнням річкових долин, де біорізноманіття збереглося найбільше. Серйозну загрозу для ссавців несе зміна клімату.

Фактично для кожного виду ссавців існує комплекс загроз, що включає не тільки широко поширені, але і приватні чинники. Так наприклад, суматранські орангутанги (*Pongo abelii*) вступають у конфлікти з людьми здебільшого коли харчуються фруктами, що належать громадам вздовж узлісся.

### **Контрольні питання**

1. Дайте коротку характеристику черепахам.
2. Назвіть число видів, що належать до ряду Лускаті.
3. Скільки видів ящірок мешкає в Україні?
4. Де мешкає *Sphenodon punctatus*?
5. Скільки видів птахів входить до складу фауни України?
6. Наведіть приклади куроподібних України.
7. Скільки видів сучасних ссавців описано?
8. Де мешкають сумчасті ссавці?
9. Яка кількість видів відноситься до приматів?
10. Які існують загрози для видового складу ссавців?

## РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Біотехнології в екології : навч. посібник / Горова А. І., Лисицька С. М., Павличенко А. В., Скворцова Т. В. Д. : Національний гірничий університет, 2012. 184 с.
2. Бойко М. Ф. Ботаніка. Систематика несудинних рослин. Київ : Ліра-К, 2016. 250 с.
3. Ботаніка з основами гідроботаніки (водні рослини України) / Якубенко Б. Є. та ін. К. : Фітосоціоцентр, 2011. 535 с.
4. Ботаніка з основами екології : навчальний посібник / Світельський М. М. та ін. ; за заг. ред. М. М. Світельського. Херсон : Олді-плюс, 2019. 540 с.
5. Бригадиренко В. В. Основи систематики комах : навч. посіб. Д. : РВВ ДНУ, 2003. 204 с.
6. Генетика : навч. посіб. / Язловицька Л. С. та ін. Чернівці : Рута, 2021. 147 с.
7. Гістологія. Короткий курс : навчальний посібник / Козак Г. І. ; за ред. Ю. Б. Чайковського. Вінниця : Нова Книга, 2018. 336 с.
8. Долгов О. М. Загальна гістологія з основами ембріології : навчальний посібник. Ч. І. Вінниця : «Віндрук», 2015. 124 с.
9. Зоологія хордових : підручник / Царик Й. В. та ін. Львів : ЛНУ ім. Івана Франка, 2018. 354 с.
10. Зоологія хордових : підручник / Серебряков В. В. та ін. ; за ред. В. В. Серебрякова. Київ : Київський університет, 2020. 654 с.
11. Іншина Н. М. Основи молекулярної біології : навчальний посібник. Суми : Сумський державний університет, 2019. 121 с.
12. Кузьменко Л. П., Власенко Р. П. Еволюційна історія хордових : посібник для самостійної роботи студентів. Ніжин : НДУ ім. М. Гоголя, 2017. 115 с.
13. Кундельчук О. П. Теорія еволюції: Генетичні та екосистемні основи еволюційних процесів. Херсон : ПП Вишемирський В. С., 2018. 474 с.
14. Кучменко О. Б., Марченкова А. І. Молекулярна біологія клітини : навч. посіб. Ніжин: НДУ ім. М. Гоголя, 2021. 135 с.
15. Леонт'єв Д. В., Акулов О. Ю. Загальна мікологія : підручник для вищих навчальних закладів. Х. : Вид. група «Основа», 2007. 228 с.
16. Миколайчук В. Г. Ботаніка. Ч. 1. Миколаїв : МНАУ, 2016. 57 с.
17. Основи молекулярної біології та персональна геноміка фізичних і психічних здібностей людини : навчальний посібник / Гоженко А. та ін.. RSW. Одеса. Бидгощ, 2017. 340 с.
18. Приседський Ю. Г., Лихолат Ю. В. Адаптація рослин до антропогенних чинників (підручник для студентів спеціальностей біологія, екологія та середня освіта вищих навчальних закладів). Вінниця : ТОВ «Нілан-ЛТД», 2017. 98 с.
19. Помогайбо В. М., Петрушов А. В., Власенко Н. О. Основи антропогенезу : підручник для студентів вищих навчальних закладів. Київ : «Академвидав», 2015. 176 с.
20. Столяр О. Молекулярна біологія. Київ : КНТ, 2019. 226 с.

21. Шамрай С. М., Леонтъєв Д. В. Вірусологія : підручник. Харків : Харків. нац. пед. ун-т, 2020. 243 с.
22. Шерман І. М., Пилипенко Ю. В., Шевченко П. Г. Загальна іхтіологія : підруч. К. : Аграрна освіта, 2009. 454 с.
23. Швиденко М. В., Ястреб Т. О. Ботаніка : навч. посіб. / Харків : О. В. Бровін, 2018. 167 с.
24. Юлевич О. І., Ковтун С. І., Гиль М. І. Біотехнологія : навчальний посібник ; за ред. М. І. Гиль. Миколаїв : МДАУ, 2012. 476 с.
25. Richards G. Human Evolution. An Introduction for the Behavioural Sciences. Routledge, 2019. 408 p.
26. Schierwater B., DeSalle R. Invertebrate Zoology: A Tree of Life Approach. 1st Edition. Boca Raton : CRC Press, 2021. 628 p.

### Допоміжна

1. Батрахогерпетологія / укл.: І. А. Ігнатенко. Черкаси : Друкарня «Everest» ПП Пономаренко Р. В., 2010. 175 с.
2. Біоекологія. Термінологічний словник-довідник : навчальний посібник / Поліщук В. В. та ін. Умань : УНУС, 2021. 474 с.
3. Генетика : підручник / Сиволоб А. В. та ін. ; за ред. А. В. Сиволоба. Київ : Видавничо-поліграфічний центр «Київський університет», 2008. 320 с.
4. Гомля Л. М. Еволюційне вчення : навчальний посібник для студентів біологічних спеціальностей вищих навчальних закладів. Полтава : АСМІ, 2011. 136 с.
5. Губський Ю. І. Біологічна хімія : підручник. Київ-Тернопіль : Укрмедкнига, 2000. 508 с.
6. Екологія грибів : монографія / Антоняк Г. Л. та ін. Львів : ЛНУ імені Івана Франка, 2013. 628 с.
7. Зоологія безхребетних : підруч. Кн. 1 / Щербак Г. Й. та ін. Київ : Либідь, 1995. 320 с.
8. Зоологія безхребетних : підруч. Кн. 2 / Щербак Г. Й. та ін. Київ : Либідь, 1996. 320 с.
9. Карпов О. В., Демидов С. В., Кир'яченко С. С. Клітинна та генна інженерія : підручник. Київ : Фітосоціоцентр, 2010. 208 с.
10. Килимник О. М. Зоологія хордових. Одеса : ОДЕКУ, 2009. 97 с.
11. Основи еволюційної теорії : навчальний посібник / уклад.: О. Ю. Галкін, Л. О. Тітова. К.: КПІ імені Ігоря Сікорського, 2018. 121 с.
12. Панюта О. О., Ольхович О. П., Капустян А. В. Анатомія рослин: терміни : навч. посіб. для студ. вищ. навч. закл. Київ : ТОВ «Авега», 2012. 110 с.
13. Писанець Є. Земноводні України (посібник для визначення амфібій України та суміжних країн). Київ : Видавництво Раєвського, 2007. 192 с.
14. Плиска М. М., Пасічник Л. П. Систематика комах : навчальний посібник. Київ, 2015. 165 с.
15. Помогайбо В. М., Помогайбо Т. В. Біологія: навчальний експрес-довідник. Видання друге, доповнене. Полтава : «Оріяна», 2005. 202 с.

16. Практикум з ботаніки / Григора І. М. та ін. Київ, 2004. 285 с.
17. Сверлова Н. В., Гураль Р. І. Визначник наземних молюсків заходу України. Львів, 2005. 218 с.
18. Систематика вищих рослин : лабораторний практикум / Нечитайло В. А. та ін. Київ : Фітосоціоцентр, 2001. 455 с.
19. Словник термінів та визначень із ботаніки (анатомії і морфології рослин) / укл.: Ю. С. Шелюк., Л. П. Ковальчук, В. П. Нехрещенюк. Житомир : Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2020. 40 с.
20. *Mordellistena platypoda*, a new species of tumbling flower beetle from the island of Ischia in Italy (Coleoptera, Mordellidae) / Selnekovič et al. *ZooKeys*. 2023. Vol. 1148. P. 41–63.
21. Zemoglyadchuk A., Buialska N. Description of the larvae of three species of the genus *Mordellistena* (Coleoptera: Mordellidae) with notes on their ecology. *Zootaxa*. 2020. Vol. 4743 (3). P. 371–381.