
Міністерство освіти і науки України
Житомирський державний технологічний університет

З. М. Шелест
В. М. Войцицький
В. А. Гайченко
О. М. Байрак

БІОЛОГІЯ

Затверджено Із згоди Міністерства освіти і науки України
як підручник для студентів вищих
навчальних закладів

КОНДОР



КИЇВ

2007

ББК 28.729
УДК 57+58+59 (075)
А 59

Затверджено Міністерством освіти і науки України
Лист №14/18.2–20 від 08.01.2003 д.

Рецензенти:

М. Й. Долгілевич, член-кореспондент НАН України, доктор біологічних наук, професор Державного агроекологічного університету,

І. Г. Ємельянов, член-кореспондент НАН України, доктор біологічних наук, професор, декан біологічного факультету Міжнародного Соломонова університету,

М. Д. Курський, доктор біологічних наук, професор, головний науковий співробітник Інституту біохімії ім. О. В. Палладіна НАН України

Шелест З. М., Войціцький В. М., Гайченко В. А., Байрак О. М.

А 59 Біологія: Підручник для студентів вищих навчальних закладів. – Київ: «Кондор», 2007. – С.

ISBN 966-351-176-1

У підручнику викладено основні розділи сучасної біології, розкриті молекулярні, клітинні, організменні та популяційні аспекти функціонування живих систем, подано короткий огляд основних груп живих організмів. Підручник включає три частини: “Молекули і клітини”, “Біологія людини”, “Біологічне різноманіття”, містить таблиці і рисунки, словник основних термінів та довідник.

Підручник розрахований для студентів і магістрів вищих навчальних закладів спеціальності „Екологія та охорона навколишнього середовища”.

ISBN 966-351-176-1

ББК 28.729

© З. М. Шелест
В. М. Войціцький
В. А. Гайченко
О. М. Байрак, 2005
© Кондор, 2005

Зміст

Вступ	9
ЧАСТИНА 1. МОЛЕКУЛИ И КЛІТИНИ	12
Розділ 1.1. Рівні організації живих систем та основні екологічні поняття	13
Розділ 1.2. Молекулярний рівень організації живих систем	16
Хімічний склад живої речовини	16
Вода та неорганічні речовини	19
Прості органічні біомолекули	24
Моносахариди, олігосахариди і глікозиди	26
Амінокислоти і пептиди	32
Нуклеотиди	41
Біополімери	45
Ліпіди	45
Полісахариди (поліглікани)	50
Організація білкової молекули	54
Класифікація білків	66
Нуклеїнові кислоти	72
Розділ 1.3. Основні молекулярні механізми життєдіяльності клітин	84
Ферменти і ферментативний каталіз	84
Будова ферментів	85
Властивості ферментів	87
Класифікація ферментів	90
Кінетика ферментативних реакцій	93
Регуляція ферментативної активності	94
Адаптація ферментних систем	98
Основна догма молекулярної біології	99
Механізми самовідтворення і зберігання генетичної інформації	101
Механізм реплікації	102
Геноми прокариотів і еукаріотів та генетичний код	108
Синтез білка	115
Транскрипція	116
Біосинтез білка у цитоплазмі	122
Регуляція експресії генів	125

Розділ 1.4. Основи цитології	130
Загальна характеристика клітин	131
Плазматичні мембрани і мембранний транспорт	134
Сучасні уявлення про будову плазматичної мембрани та їх становлення	136
Хімічний склад мембран	138
Транспортування речовин через мембрани	141
Цитозоль і цитоскелет	146
Будова та функції внутрішніх мембранних структур клітини	148
Ендоплазматичний ретикулум	150
Апарат Гольджі	153
Лізосоми і пероксисоми	156
Перетворення енергії: мітохондрії і хлоропласти	159
Загальна характеристика метаболічних процесів	161
Мітохондрії і хлоропласти	164
Катаболічні перетворення основних поживних речовин	168
Значення фотосинтезу	172
Механізм фотосинтезу	175
Ядро і клітинний цикл	179
Будова клітинного ядра	179
Клітинний цикл	184
Мітоз	187
Мейоз	192
Розділ 1.5. Основи сучасної генетики	195
Класична генетика	195
Основні генетичні поняття	196
Статистичні закономірності успадкування	197
Закони класичної (менделівської) генетики	199
Хромосомна теорія спадковості та її цитологічні основи	202
Цитоплазматична спадковість	203
Генотип і довкілля	204
Мутації та мутагенез	205
Модифікаційна мінливість	210
Генетика статі	212
Генетика людини	215
Успадкування груп крові у людини	216
Методи медичної генетики	217
Медико-генетичне консультування	222

Генетика і еволюція	222
Поняття про популяцію	223
Закон Харді-Вайнберга	224
Елементарні процеси еволюції	227
Генетико-автоматичні процеси	228
Селекція рослин, тварин і мікроорганізмів	231
Класичні методи селекції	231
Сучасні методи селекції: клітинна та генетична інженерія	233
Біотехнологія	238
ЧАСТИНА 2. БІОЛОГІЯ ЛЮДИНИ	243
Розділ 2.1. Основи гістології і ембріології	243
Тканини і системи органів тварин	244
Особливості будови тканин	245
Системи органів	253
Розмноження і індивідуальний розвиток	255
Форми розмноження організмів	255
Основні етапи ембріонального розвитку та зародкові листки	258
Критичні періоди ембріонального розвитку людини та роль навколишнього середовища у тератогенезі	262
Розділ 2.2. Основи анатомії і фізіології людини	266
Кров та кровоносна система	267
Еволюція крові та кровоносної системи	267
Склад і властивості крові	268
Будова кровоносної системи людини	277
Лімфа і лімфатична система	281
Система органів дихання	285
Еволюція типів дихання	285
Будова та функції органів дихання	287
Дихальний акт і вентиляція легенів	289
Регуляція дихання	292
Особливості кровообігу та газообміну плода	293
Опорно-рухова система	295
Загальна характеристика апарату руху і опору	295
Анатомія опорного апарату	296
Анатомія і фізіологія м'язового апарату	303
Основи антропології	306
Зовнішні покриви – шкіра та її похідні	311
Травна система і травлення	313
Будова органів травлення	315

Травні залози	321
Біохімічні механізми процесу травлення	327
Всмоктування у шлунково-кишковому тракті та основні шляхи перетворення поживних речовин	332
Складові частини раціону людини	335
Регуляція процесів травлення	338
Система органів виділення	342
Еволюція систем виділення	343
Анатомічна будова нирки людини	347
Процес сечоутворення	349
Репродуктивна система	352
Нервова система	356
Структурні елементи нервової системи	357
Механізми передачі нервових сигналів	360
Еволюція нервової системи	363
Вегетативна (автономна) та соматична (анімальна) нервові системи	366
Спинний мозок	368
Головний мозок	370
Сенсорні системи	380
Будова ока і зір	381
Будова вуха і слух	385
Вестибулярний апарат	389
Смак, нюх, біль, температурна і тактильна чутливість	390
Ендокринна система	397
Гормони та механізм їх дії	398
Простагландини	402
Ендокринні залози	404
Гомеостаз та імунітет	413
Регуляторні гомеостатичні механізми	414
Запалення та імунний захист	415
Розлади імунної системи	420
Порівняльна анатомія людини і тварин	422
ЧАСТИНА 3. БІОЛОГІЧНЕ РІЗНОМАНІТТЯ	426
Розділ 3.1. Принципи класифікації живих істот	429
Розділ 3.2. Основи мікробіології	434
Неклітинні форми мікроорганізмів	435
Особливості будови і функцій прокариотів	440

Розділ 3.3. Основи мікології	450
Розділ 3.4. Основи ботаніки	461
Анатомічна і морфологічна будова рослин	462
Рослинні тканини	463
Вегетативні органи	467
Метаморфози пагона та кореня	478
Вегетативне розмноження	481
Вплив умов навколишнього середовища на структуру вегетативних органів рослин	482
Квітка – генеративний орган	486
Запліднення, будова насіння і плоду	494
Основні типи плодів	499
Систематика рослин	500
Водорості	501
Лишайники	507
Вищі рослини	511
Спорові рослини	515
Голонасінні	523
Покритонасінні	531
Порівняльна характеристика класів покритонасінних рослин	533
Дводольні або магнолієвидні	533
Однодольні або лілієвидні	540
Походження та еволюція вищих рослин	544
Розділ 3.5. Основи зоології	548
Основні групи тварин	549
Безхребетні тварини	549
Найпростіші	550
Багатоклітинні тварини	557
Нижчі безхребетні	557
Вищі безхребетні – щупальцеві, кільчасті черви, голкошкірі, молюски і членистоногі	566
Тип членистоногі	578
Хордові тварини	597
Нижчі хордові	598
Підтип черепні або хребетні	601
Круглороті або безщелепні	602
Хрящові риби	604
Костисті риби	609
Земноводні або амфібії	614

Плазуни або рептилії	620
Птахи	632
Ссавці або плацентарні	648
Порівняльна морфологія деяких систем і органів хребетних	676
Шкіра та її похідні	676
Зуби та скелет	679
Нервова система	684
Кровоносна система	685
Видільна та статева системи	686
Довідник	689
Словник термінів	714
Список рекомендованої літератури	754

Вступ

Біологія — один з наукових напрямків сучасності, який розвивається найбільшими темпами. Дати визначення біології як науки та її ролі у суспільстві і складно, і, водночас, дуже просто. Біологія — це інтегральна, комплексна наука про живу природу і життя в усіх його проявах.

Об'єктами вивчення біології є як живі організми, так і їх взаємозв'язки між собою та навколишнім середовищем. Сучасна біологія є науковою базою для розвитку медицини, сільського господарства, промисловості тощо. Саме біологічні науки є основою гармонійного поєднання інтересів людини і законів розвитку природи. В епоху науково-технічного прогресу біологія стала прикладною наукою. Вивчення закономірностей взаємодії природи з технікою і технологією, які досліджує екологія, неможливе без знання основних закономірностей розвитку і функціонування живих організмів.

Головним завданням курсу біології є вивчення основних закономірностей унікальної форми існування матерії — живого. Біологія — дисципліна з чіткою внутрішньою логікою. Коли є розуміння певних ключових питань, тоді досить легко засвоїти весь обсяг матеріалу.

Зберігаючи духовні і матеріальні цінності і надбання минулих поколінь, людство постійно просувається вперед. Накопиченням знань і їх аналізом займається наука. У період свого зародження наука була єдиним комплексом. З природознавства, як єдиного цілого, виникла математика, фізика, хімія, географія, геологія і біологія. Це особливо чітко видно у енциклопедичних працях античних та середньовічних мислителів.

Досить багато конкретних відомостей про живих істот є у працях давньогрецького мислителя Арістотеля (384—322 рр. до н.е.).

Він розробив досить детальну теорію розвитку живих істот на підставі думки про потяг природи до змін від простого до складного. У подальшому вчення про розвиток живих істот було продовжене у роботах англійця Ч. Дарвіна (1809–1882). Давньоримський вчений Клавдій Гален (131–200 рр. н.е.) вперше описав будову і функціонування людського тіла. Він залишався непохитним авторитетом у цих питаннях протягом 1300 років. Лише праці таких вчених, як А. Везалій (1514–1564), У. Гарвей (1578–1657) і Дж. Хантер (1728–1793) суттєво змінили уявлення про будову людського тіла. Ці вчені стали основоположниками анатомії і фізіології людини. Давньоримський письменник Пліній Старший (23–79 рр. н.е.) у своїй “Природничій історії” описав значну кількість живих істот. Крім реальних об’єктів у описах Плінія були присутні і химерні фантазії. Перша наукова система класифікації рослин і тварин була розроблена шведським вченим К. Ліннеєм (1707–1778). Саме систематика послугувала розвитку сучасної ботаніки і зоології.

Праці цих та багатьох інших вчених поглиблювали та розширювали пізнання живої природи. На підставі накопичування різних відомостей та завдяки появі нових способів пізнання виникали нові біологічні дисципліни. Після винайдення мікроскопа перед біологами відкрився новий, досі незнаний світ. М. Мальпігі (1628–1694), А. Лівенгук (1632–1723) та інші відкрили перед сучасниками незнаний світ тонкої будови рослинних і тваринних тканин, мікроорганізмів. Ці дослідники стояли біля джерел гістології (науки про тканини), цитології (науки про клітини) і мікробіології (науки про мікроорганізми).

Але найчастіше нові біологічні науки виникали при поєднанні біології з іншими галузями. Так селекція (розділ генетики) виникла на пересіченні конкретних потреб сільського господарства і біології, біохімія – при поєднанні біології і хімії, екологія – як результат досліджень впливу людини на довкілля. Ці процеси продовжуються і тепер. Практично на очах сучасників у 50-ті роки ХХ століття на межі біохімії і генетики зародилася молекулярна біологія. Розширення можливостей фізики і потреби у більш детальному пізнанні живого дали людству біофізику. Застосування до-

сягнень генетики, мікробіології, біохімії сприяли виникненню таких галузей сучасного виробництва як генетична інженерія та біотехнологія. Поєднання екології, ядерної фізики і медицини лежить в основі радіобіології.

Таким чином, сучасна біологія – це величезний комплекс знань і вмінь, який неможливо охопити силами однієї людини. Більшість біологів – спеціалісти у конкретних, вузьких галузях. Але будь-який, навіть дуже вузький спеціаліст біологічного профілю, повинен мати уяву про основні закономірності будови і функціонування живих організмів та їх взаємозв’язки. Навіть більше – у сучасної людини є сили і можливості впливати на навколишнє середовище настільки сильно, що іноді навіть важко уявити всі наслідки цього впливу. Ось чому нині практично у всіх галузях і технологіях з’явилася потреба у біологічних знаннях.

Частина 1

Молекули і клітини

Проблема єдності живої і неживої природи хвилювала філософів і натуралістів здавна. Одним з найважливіших досягнень біології XIX століття була перемога над віталізмом — ідеалістичною течією, яка визнавала наявність особливої “життєвої сили”, або “душі”. Саме нею живі організми, на думку віталістів, відрізнялися від неживої природи. Нищівним ударом для прихильників віталізму був синтез у 1824 році німецьким хіміком Ф. Велером органічної речовини сечовини з неорганічних сполук. У 1842 році росіянин М. Зінін синтезував анілін, а у 1854 році француз П. Бертло одержав з неорганічних компонентів навіть жири. Всі ці досягнення дозволили зробити фундаментальний висновок про єдність живої і неживої природи.

Хімічні процеси, які забезпечують існування клітини, надзвичайно складні. Вони тісно пов'язані між собою у єдину систему забезпечення життєдіяльності. Таким чином, клітина, у відповідності з клітинною теорією, виступає як елементарна структурна і функціональна одиниця живого. Для розуміння суті процесів розвитку, функціонування і екології живих істот будь-якого рівня організації необхідно вивчення закономірностей будови і метаболізму їх клітинних структур.

Розділ 1.1

Рівні організації живих систем та основні екологічні поняття

Аналіз особливостей будови та функціонування всієї сукупності живих організмів дає можливість виділити різні рівні організації живих систем (табл. 1.1). Як видно з таблиці, сучасна біологія — досить складна комплексна наука. Відповідні їй підрозділи тісно пов'язані з певними рівнями організації живих організмів. У таблиці наведено лише деякі конкретні галузі сучасної біології, а поділ їх за об'єктами дослідження — досить умовний.

Найвищими рівнями організації живих систем є біосферний та біогеоценотичний. Вони є головними об'єктами, що детально вивчаються екологією. Варто нагадати основні положення і терміни, які застосовуються не лише у даній галузі, але і у суміжних біологічних дисциплінах.

Наукові положення про роль життя у розвитку планети Земля були науково обґрунтовані видатним вченим, першим Президентом Української Академії наук В. І. Вернадським (1863–1945). У 1926 р. він розробив вчення про біосферу і ноосферу. На думку Вернадського, яку зараз поділяють усі, поряд з літосферою, гідросферою, атмосферою існує і біосфера.

Таблиця 1.1

Рівні організації живих систем

Рівні організації живих систем	Приклади біологічної організації	Галузі біології, які розглядають ці рівні
Біосферний	Біосфера, ноосфера, екосистеми, біоми	Екологія
Біогеоценотичний	Екосистеми, популяції	Екологія, теорія еволюції

(продовження)

Популяційний	Популяції, трофічні ланцюги	Екологія, теорія еволюції, ботаніка, зоологія
Організменний	Окремі особини, угруповання організмів	Ботаніка, зоологія, систематика, фізіологія, генетика
Тканинний	Нервова тканина, кров, ксилема, флоєма	Гістологія, анатомія рослин, ембріологія
Клітинний	Рослинна та тваринна клітини, одноклітинні організми	Цитологія, мікробіологія, вірусологія
Молекулярний	Білки, нуклеїнові кислоти, ліпіди, вітаміни, гормони, неорганічні сполуки	Біохімія, біофізика, молекулярна біологія

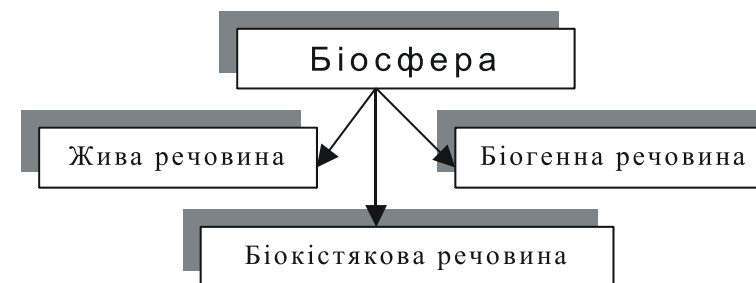


Рис. 1.1. Основні компоненти біосфери

☑ Біосфера – це оболонка земної кулі, в якій існує або існувало життя. У біосфері відбувається перетворення сонячної енергії і нагромадження її в органічній речовині.

Таким чином, біосфера у своїй основі є продуктом взаємодії живої і неживої природи. Міграція і перетворення хімічних елементів на поверхні Землі, у ґрунті, атмосфері і гідросфері відбуваються під дією живої речовини.

☑ Складовими елементарними одиницями біосфери є екосистеми сукупності живих організмів на певній ділянці, які взаємодіють з довкіллям.

Біосфера в цілому, як і окремі екосистеми, включає в себе три основні компоненти (рис. 1.1).

☑ Жива речовина – це сукупність живих організмів, яка визначається поняттям біомаси.

☑ Біогенна речовина – це мінеральні і органічні продукти, створені живою речовиною.

☑ Біокістякова (біокісна) речовина – це речовини, які утворюються внаслідок взаємовідносин живих організмів з неживою природою.

Всі живі організми, які існують на Землі, входять до складу різноманітних екосистем. Займаючи певну екологічну нішу, рослини, тварини, гриби та мікроорганізми, пов'язані між собою трофічними зв'язками, виконують певні екологічні функції. За екологічними функціями живі організми поділяють на:

- продуценти – це живі істоти, здатні перетворювати неорганічні речовини у органічні;
- консументи – це живі організми, які перетворюють одні види органічних речовин у інші;
- редуценти – організми, які розкладають органічну речовину до неорганічної.

Таким чином, живі організми, функціонуючи як біологічні об'єкти, одночасно виконують і певні екологічні функції. Саме жива речовина і є головною рушійною силою перетворення речовини і енергії на Землі. Для того, щоб управляти цими перетвореннями, їх потрібно розуміти. Розуміння екологічних законів неможливе без розуміння тих процесів, які відбуваються у головних активних компонентах екосистеми – живих організмах.

Розділ 1.2

Молекулярний рівень організації живих систем

Вивченням особливостей будови і функціонування хімічних сполук, які входять до складу живих організмів, займається така галузь біології як біохімія.

☑ Біологічна хімія (біохімія) – це наука про хімічний склад живих істот та хімічні процеси, які відбуваються у живих організмах і є основою життєдіяльності.

Ця біологічна наука користується найсучаснішими методами досліджень. Її розвиток в Україні пов'язаний з роботами, які проводяться в науково-дослідних установах та університетах. Наприклад, в Інституті біохімії імені О. В. Палладіна та Інституті молекулярної біології та генетики Національної Академії наук України, Національному університеті імені Тараса Шевченка, Національному аграрному університеті тощо. Значний внесок у розвиток біохімії в Україні зробили такі вчені, як О. В. Палладін, Р. В. Чаговець, М. Ф. Гулий, В. О. Беліцер та інші. Продовжують активно працювати В. К. Лішко, Г. Х. Мацука, М. Є. Кучеренко, П. Г. Костюк, В. П. Комісаренко, Д. О. Мельничук та інші.

Хімічний склад живої речовини

Хімічні елементи, які входять до складу живої речовини, представлені в її окремих компонентах у різних кількостях. Російський вчений О. Виноградов (1957 р.), порівнявши хімічний склад різних живих організмів, розділив хімічні елементи на три групи (табл. 1.2).

В більшості клітин на долю Гідрогену, Оксигену, Карбону та Нітрогену припадає майже 98% загальної маси. Ці елементи, а також, Сульфур і Фосфор, відносяться до основних елементів живих організмів. Їх кількість в об'єктах живої природи значно перевищує таку у земній корі. Якщо порівняти елементарний склад сухої речовини клітини, то на Карбон припадає 50–60% маси, на Нітроген – 8–10%, на Оксиген – 25–30%, а на Гідроген – 3–4%.

Характеристика хімічних елементів, які входять до складу живих організмів

Таблиця 1.2

Група	Вміст, % від живої маси	Хімічні елементи
Макроелементи	10^1 $10^0 - 10^1$ $10^{-1} - 10^0$ $10^{-2} - 10^{-1}$	Оксиген, Гідроген (65–70% і 10%), Карбон, Нітроген, Кальцій, Сульфур, Фосфор, Калій, Силіцій, Магній, Ферум, Натрій, Хлор, Алюміній
Мікроелементи	$10^{-3} - 10^{-2}$	Йод, Арсен, Бор, Флуор, Плюмбум, Титан, Ванадій, Хром, Нікол, Стронцій
Ультраелементи	$10^{-5} - 10^{-4}$ $10^{-6} - 10^{-5}$ $10^{-11} - 10^{-6}$ $10^{-12} - 10^{-11}$	Аргентум, Кобальт, Барій, Технецій, Аурум, Рубідій, Меркурій, Уран, Радій та інші

Найбільш близька за складом до рідин живих організмів морська вода. Вона подібна до них не тільки складом солей, але й їх відносною концентрацією (табл. 1.3). Загальна концентрація солей у рідинах більшості морських тварин така ж, як і в морській воді і становить приблизно 3,4% (це вказує на можливість зародження життя у воді). У наземних тварин і морських хребетних вона нижча – менше 1%. Є відмінності і у співвідношенні окремих солей. Кров людини і інших наземних хребетних – це не просто розведена морська вода. У крові хребетних відносно більше Калію і менше Магнію і Хлору. Тут еволюція пішла далі по шляху пристосування до зміни умов зовнішнього середовища та ускладнення функціонування живих організмів. З появою окремої системи органів виділення цей процес ще більше поглибився. З'явилася диференціація за складом у різних рідин навіть одного організму (наприклад, слина, кров, сеча, шлунковий сік у людини). Потрібно наголосити, що за нормальних умов вміст різних

солей у біологічних рідинах надзвичайно сталий. Всякі значні відхилення від норми можуть призвести до серйозних наслідків, навіть до загибелі організму.

Таблиця 1.3

**Іонний склад морської води та рідин тіла різних тварин
(у % по відношенню до Натрію)**

Об'єкт	Група	K ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻
Морська вода	-	2,74	2,79	13,9	137	7,10
Медуза	Кишквопорожнинні	2,90	2,15	10,2	113	5,15
Морський їжак	Голкошкірі	2,30	2,28	11,2	116	5,71
Водолуб	Комахи	11,1	0,92	16,8	33,6	0,12
Морський чорт	Риби	2,85	1,01	1,61	71,9	-
Жаба	Земноводні	2,40	1,92	1,16	71,4	-
Людина	Ссавці	3,99	1,78	0,66	84,0	1,73

Серед хімічних елементів, які входять до складу живих клітин, лише деякі зустрічаються у вигляді простих іонів (наприклад, Na⁺, K⁺, Mg²⁺, Ca²⁺, Cl⁻), деякі – у вигляді складних іонів (наприклад, HPO₄²⁻, SO₄²⁻, NH₄⁺, OH⁻), але більшість – у формі сполук. Хімічні сполуки, які містяться у живих системах поділяють на:

- неорганічні (найпоширенішою серед яких є вода, крім того, фосфати кальцію у кістках та черепашках тощо);
- прості органічні (моносахариди, олігосахариди, амінокислоти і прості пептиди, нуклеотиди, вітаміни, жирні кислоти, стероїдні гормони тощо);
- макромолекули (білки, полісахариди, нуклеїнові кислоти, ліпіди, складні комплекси).

Вода та неорганічні речовини

Вода – це колиска і основа життя, найпоширеніша сполука у природі. Її вміст у більшості живих організмів перевищує 70%. Крім того, вважається, що саме у воді виникло життя. Вона заповнює всі складові частини кожної живої клітини. Це те середовище, де відбувається транспортування поживних речовин, всі метаболічні реакції і перетворення енергії. Тому всі структури живої клітини та їх функції повинні бути пристосовані до фізичних та хімічних особливостей води.

У хімічному відношенні вода досить стійка, але ця сполука має деякі дуже цікаві властивості. Порівняно з більшістю інших рідин, у води незвично високі температури плавлення і кипіння, а також теплота випаровування (табл. 1.4).

Таблиця 1.4

Фізичні властивості деяких рідин

Рідина	Температура плавлення, °С	Температура кипіння, °С	Теплота випаровування, кал/г
Вода	0	+100	540
Метиловий спирт	-98	+65	263
Етиловий спирт	-117	+78	204
Ацетон	-95	+56	125
Бензол	+6	+80	94
Хлороформ	-63	+61	59

Такі особливості води пов'язані з наявністю водневих зв'язків між сусідніми молекулами. Незважаючи на те, що молекула H₂O загалом електронейтральна, у неї має місце дипольний момент. Її атом Оксигену несе на собі частковий від'ємний заряд, а атом Гідрогену – частковий позитивний заряд.

☑ Перерозподіл позитивного і негативного зарядів у межах однієї електронейтральної молекули створює дипольний момент.

Завдяки такому перерозподілу зарядів дві сусідні молекули H_2O взаємодіють між собою за допомогою водневих зв'язків (рис. 1.2). Таким чином, кожна молекула H_2O може поєднуватися з сусідніми молекулами H_2O .

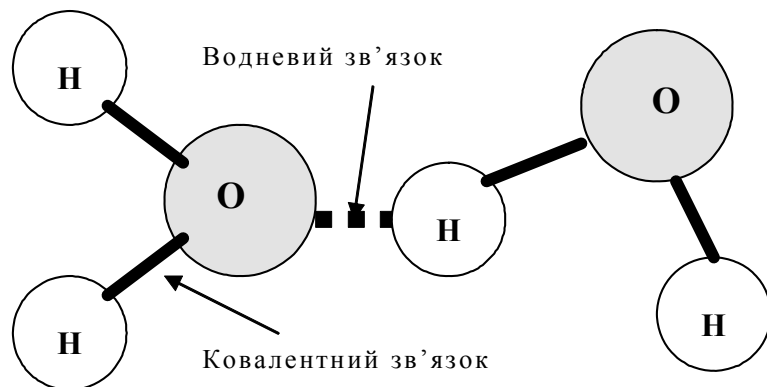


Рис 1.2. Утворення водневого зв'язку між молекулами води

Водневі зв'язки властиві не лише молекулам води. Вони відіграють значну роль у біологічних системах і утворюються між атомами Гідрогену і будь-якими електровід'ємними атомами. Найчастіше це Оксиген і Нітроген.

Завдяки дипольним властивостям воду можна вважати, у певному розумінні, полярною, або біполярною рідиною. Саме біполярність води забезпечує високу розчинність у ній хімічних сполук. А розчинність сприяє проникненню цих сполук у клітини. За властивістю розчинятися у воді хімічні речовини поділяються на:

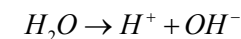
- гідрофільні (“люблять воду”) – це речовини, які розчиняються у воді (солі, вуглеводи, спирти тощо);
- гідрофобні (“бояться води”) – це речовини, які не розчиняються у воді (нафта, бензин тощо).

Крім цього, існує дуже поширений у живих клітинах клас хімічних сполук, які мають подвійну природу. У них є гідрофільна “голівка” і гідрофобний “хвіст”. Такі сполуки мають назву амфіпатичних (наприклад, фосфоліпіди і т.п.). Саме завдя-

ки амфіпатичності сполук, що створюють клітинну оболонку, клітина забезпечує собі певну ізольованість від зовнішнього середовища.

Чергування гідрофільних та гідрофобних ділянок у структурах клітинних мембран (так звані біліпідні структури) регулює проникнення у клітини різних речовин, забезпечує вибірковість цих процесів. Більш детально це питання буде розглядатися у розділі 1.4 “Основи цитології”.

У будь-який момент часу при $t = 25\text{ }^\circ\text{C}$ лише одна з 10 млн. молекул води знаходиться в іонізованому стані. Але іони, які при цьому утворюються, відіграють у біологічних процесах дуже важливу роль. Молекула води має слабку здатність до іонізації:



Для характеристики реакції іонізації використовують поняття константи рівноваги.

☑ Константа рівноваги – це показник, який розраховується як відношення добутку концентрацій іонів до концентрації неіонізованих молекул.

Для води константа рівноваги розраховується як відношення добутку концентрацій іонів водню та гідроксил-іонів до концентрації неіонізованих молекул води:

$$K'_{eq} = \frac{[H^+] \cdot [OH^-]}{[H_2O]}$$

Цей вираз можна дещо спростити. Кількість молекул H_2O у чистій воді при $25\text{ }^\circ\text{C}$ дуже велика і дорівнює у 1л $\approx 55,5\text{ М}$. Концентрація ж іонів H^+ і OH^- дуже низька – $1 \cdot 10^{-7}\text{ М}$, тому попередній вираз матиме вигляд:

$$K'_{eq} = \frac{[H^+] \cdot [OH^-]}{[55,5]}, \text{ або}$$

$$55,5 K'_{eq} = [H^+] \times [OH^-]$$

Кількісне значення $K'_{eq} = 1,8 \cdot 10^{-16}$. Воно було визначене, виходячи з електропровідності води. Підставляємо це значення у формулу (1):

$$(55,5) \times (1,8 \cdot 10^{-16}) = [H^+] \times [OH^-]$$

$$99,9 \times 10^{-16} = [H^+] \times [OH^-]$$

$$1,0 \times 10^{-14} = [H^+] \times [OH^-]$$

Таким чином, добуток концентрацій іонів у хімічно чистій воді, який має назву іонний добуток води (K_w), дорівнює $1,0 \times 10^{-14}$. У чистій воді концентрація обох іонів однакова, тому попередній вираз можна зобразити у вигляді:

$$K_w = [H^+] \times [OH^-] = [H^+]^2 = 10^{-14}$$

З цього виразу можна отримати величину концентрації іонів водню:

$$[H^+] = \sqrt{K_w} = \sqrt{10^{-14}} = 10^{-7} (M)$$

Таким чином, у чистій воді при температурі $25^\circ C$ концентрація іонів водню становить 10^{-7} . Для спрощення цю величину логарифмують і користуються так званою шкалою водневого показника (рН):

$$pH = \log(1/[H^+]) = -\log(10^{-7}) = 7$$

Будь-який розчин, у якому є така кількість іонів водню, має назву нейтрального, тобто, у нейтрального розчину рН 7. Розчини з рН > 7 називаються лужними, а з рН < 7 – кислотними.

☑ У зв'язку з тим, що шкала рН логарифмічна, зміна її на одиницю означає, що концентрація іонів водню змінилася в 10 разів.

Величину рН вимірюють спеціальними приладами – рН-метрами, або індикаторами (спеціальними розчинами чи папером, просякнутими такими розчинами).

Всі біологічні процеси, як ми це побачимо у подальшому, протікають при дуже незначних коливаннях рН. Це, так званий, кислотно-лужний баланс. Порушення нормального, властивого даному біологічному об'єктові, рівня рН викликає значні фізіологічні та біохімічні зміни. Всі знають про наслідки порушення кислотно-лужного балансу у ротовій порожнині, про шкідливу дію лужного мила на шкіру. Але ще трагічнішими вони можуть бути для інших систем організму. Так, наприклад, рН крові людини коливається у межах $7,32 - 7,45$. Зсув рН на $0,1$ одиниці за ці межі викликає серйозні порушення діяльності серця, а суттєвіше відхилення на $0,3$ одиниці може стати небезпечним для жит-

тя. Ось чому важливу медичну інформацію дає визначення рН у крові, адже зниження цього показника може вказувати на захворювання на діабет. Підвищення чи зниження рН шлункового соку свідчить про захворювання на гастрит. На рис. 1.3 наводяться значення рН, характерні для деяких біологічних рідин та продуктів харчування.

1M NaOH →	14	
Відбілювач →	13	
Нашатирий спирт →	12	
	11	
	10	
Питна сода →	9	
Морська вода, білок яйця →	8	Збільшення лужності
Нейтральна область ⇒		↑↑↑↑↑↑↑
Кров людини, сльози →	7	
Нейтральна область ⇒		↓↓↓↓↓↓↓↓
Молоко, сліна →	6	Збільшення кислотності
Кава →	5	
Пиво →	4	
Томатний сік →	4	
Червоне вино →	3	
Оцет →	3	
Лимонний сік →	2	
Шлунковий сік →	1	
1M NaCl →	0	

Рис. 1.3. Величина рН для деяких рідин

У воді, яка входить до складу живих систем, розчиняється певна кількість солей слабких кислот (бікарбонатні, фосфатні тощо) і зв'язаних з ними основ. Такі розчини мають дуже важливу особливість – вони здатні підтримувати постійний рівень рН.

☑ Здатність розчинів підтримувати постійне значення рН має назву буферність, а відповідні розчини називаються буферними розчинами.

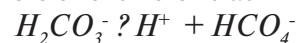
Буферні системи відіграють роль біохімічного бар'єру між живими системами та навколишнім середовищем.

Фосфатна буферна система підтримує рН внутріклітинної рідини і функціонує на основі рівноваги, яку можна зобразити у вигляді рівняння:



Вона максимально ефективна при рН 6,86 і може коригувати відхилення рН у межах від 6,1 до 7,7.

Головною буферною системою плазми крові є бікарбонатна:



Її ефективність проявляється, якщо рН близько 7,4. Існують і інші буферні системи.

Узагальнюючи роль води у життєдіяльності клітин живих організмів, можна виділити основні її функції.

- Вода об'єднує складові частини живих організмів і клітин у одне ціле.
- Вода є універсальним розчинником для біологічних сполук.
- Вода бере участь у визначенні конформації молекул і формуванні структур клітинних мембран.
- Вода є одним з терморегулюючих чинників.
- У воді відбувається транспортування речовин в організмі.
- Вода забезпечує постійність внутрішнього середовища.

Прості органічні біомолекули

До органічних відносяться ті речовини, які у своїй основі мають декілька атомів Карбону. Сполуки з одним атомом Карбону (наприклад, вуглекислий газ) відносять до неорганічних. Другим за поширенням у органічних молекулах є Гідроген, крім того, широко представлений також Оксиген, Нітроген тощо. Особлива роль Карбону зумовлена унікальною здатністю його атомів утворювати одинарні, подвійні та потрійні зв'язки один з одним. Він однаково легко віддає і приймає електрони.

☑ Органічні сполуки можна розглядати як ланцюжки або кільця з атомів Карбону (вуглецевий скелет), до яких приєднані інші групи атомів (функціональні групи) або атоми Гідрогену.

Найважливіші функціональні групи, які зустрічаються у біомолекулах, наведені на рис. 1.4.

Зрозуміло, що навіть прості органічні сполуки більші за розмірами і складніші за будовою, ніж неорганічні молекули.

Структурна формула	Функціональна група	Клас сполук	Приклади
R—OH	гідроксильна	спирти	C ₂ H ₅ —OH етанол
R—C(=O)H	карбонільна	альдегіди	H ₃ C—C(=O)H ацетальдегід
R ₂ C=O	карбонільна	кетони	H ₃ C—C(=O)—CH ₃ ацетон
R—COOH	карбоксильна	карбонові кислоти	H ₃ C—COOH оцтова кислота
R—NH ₂	аміно	аміни	H ₃ C—NH ₂ метиламін
R—OPO ₃ ²⁻	фосфатна	органічні фосфати	H ₂ C(OH)C(OH)C(OH)COP ₃ ²⁻ фосфогліциринова кислота
R—SH	сульфгідрильна	тіоли	C ₂ H ₅ —SH меркаптоетанол

Рис. 1.4. Функціональні групи у органічних молекулах

☑ Здатність до утворення складних композицій з атомів є важливою особливістю біогенної форми знаходження хімічних елементів у природі.

У клітинах зустрічається значна кількість відносно невеликих органічних молекул. Вони виконують роль регуляторів метаболічних процесів, джерела енергії та пластичних речовин тощо. Вони різноманітні за будовою і відносяться до різних класів органічних сполук. Найбільш поширеними є:

- вуглеводи (моносахариди і олігосахариди та їх похідні);
- амінокислоти;
- нуклеотиди (монофосфати і поліфосфати).

Простими ми їх називаємо лише для того, щоб відрізнити від велетенських полімерів, до складу яких ці молекули також часто входять.

Як правило, прості органічні молекули не містять у собі фрагментів, що повторюються у значних кількостях. Здебільшого вони розчинні у воді. Для простих органічних молекул, що входять до складу живих систем, характерна також заданість (і певна обмеженість) у просторовій організації та хімічному складі. Так, наприклад, відомо понад 200 різних амінокислот, але до складу білків входять лише 20 з них. Всі вони є оптичними L-ізомерами (тобто, дзеркально симетричні відносно D-ізомерів).

Моносахариди, олігосахариди і глікозиди

Вуглеводи відіграють у клітинах значну роль. Їх відносять до найпоширеніших в природі органічних сполук. Вуглеводи досить різноманітні за хімічним складом. Вони обов'язково містять Карбон, Оксиген, Гідроген, можуть містити Нітроген, Фосфор, Сульфур тощо. Назва цього класу сполук пов'язана з тим, що у найпоширеніших з них (глюкоза, сахароза, крохмаль) співвідношення між атомами Карбону, Гідрогену і Оксигену складає 1 : 2 : 1, тобто молекула має вигляд:



Розрізняють три основні класи вуглеводів:

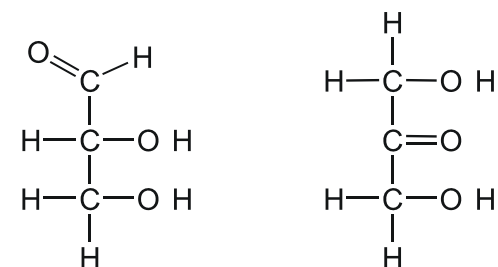
- моносахариди – складаються з однієї молекули, тобто $m = 1$;
- олігосахариди – складаються з коротких ланцюгів, кількість мономерів m від 2 до 12;
- полісахариди (поліглікани) – великі полімерні молекули, кількість мономерів сягає сотень тисяч.

Моносахариди і олігосахариди – це тверді, безколірні кристали, які добре розчиняються у воді. Як правило, їх розчини мають солодкий смак, звідки і походить їх назва – цукри.

☑ Моносахариди – це мономери, при гідролізі яких інші вуглеводи не утворюються.

Основу моносахаридів складає нерозгалужений ланцюжок атомів Карбону, з'єднаних між собою одинарними зв'язками. Один з атомів Карбону з'єднується з атомом Оксигену подвійним зв'язком, утворюючи карбонільну групу. До всіх інших атомів Карбону приєднані гідроксильні групи і Гідроген. У моносахаридів n і 3.

Коли карбонільна група розташована у кінці вуглецевого ланцюжка, то моносахарид є альдегідом, а коли в іншому положенні, то кетонем. Відповідні моносахариди називають альдозами і кетозами. Найпростішими прикладами альдоз є триози гліцеральдегід, а кетоз – дигідроксиацетон (рис. 1.5).



Гліцеральдегід

Дигідроксиацетон

Рис. 1.5. Розташування карбонільних груп у моноцукорів

Моносахариди, вуглецевий скелет яких утворений 4, 5, 6 чи 7 атомами, називають, відповідно, тетрозами, пентозами, гексозами і гептозами. Кожен із них може бути чи альдозою, чи кетозою.

Типові моносахариди мають циклічну структуру, яка утворюється завдяки зв'язку між карбонільною групою і однією з гідроксильних груп. Такі кільця у пентоз, гексоз та більш складних моносахаридів можуть мати у своїй основі 6 чи 5 атомів Кар-

бону. У першому випадку їх називають піранозами, а у другому – фуранозами (рис. 1.6).

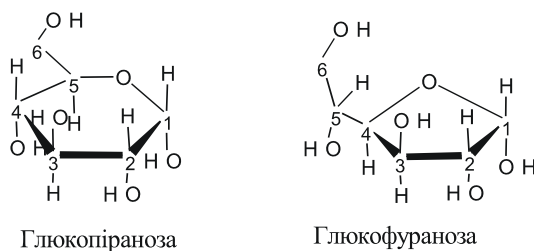


Рис. 1.6. Циклічні форми вуглеводів (цифрами означені атоми Карбону)

Хімічні властивості вуглеводів залежать не тільки від складу молекули, але від особливостей розташування окремих атомів один відносно одного. Це дуже добре ілюструє порівняння таких широко розповсюджених гексоз, як глюкоза, галактоза і фруктоза. Глюкозу називають виноградним, фруктозу – фруктовим, а галактозу – молочним цукром. Хімічний склад цих моносахаридів відповідає формулі $C_6H_{12}O_6$. Але глюкоза і галактоза – це альдопіранози, а фруктоза – кетофураноза. Альдопіранози глюкоза і галактоза різняться орієнтацією атомів Гідрогену і гідроксильної групи навколо четвертого атому Карбону (рис. 1.7).

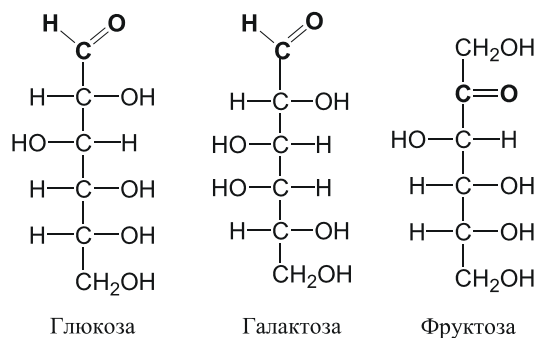


Рис. 1.7. Особливості будови гексоз

Такі, здавалося б незначні, відмінності у просторовій будові призводять до того, що ці сполуки мають не лише різні хімічні властивості, але і відрізняються за своїми біологічними функціями та деякими характеристиками (табл. 1.5). Галактоза практично не зустрічається у природі у вільному стані, а глюкоза та фруктоза відносяться до важливих біомолекул.

Таблиця 1.5

Відносна солодкість деяких вуглеводів і синтетичних речовин (% до солодкості цукру)

Речовина	Група	%
Глюкоза (виноградний цукор)	Моноцукор	74,3
Фруктоза (фруктовий або плодовий цукор)	Те ж	173,3
Галактоза	Те ж	32,1
Сахароза (буряковий цукор)	Дицукор	100,0
Лактоза (молочний цукор)	Те ж	16,0
Крохмаль	Поліцукор	0
Клітковина	Те ж	0
Сахарин	Гетероцикл	40000

Глюкоза – єдиний моносахарид, який міститься у організмі людини і хребетних тварин у значних кількостях. Усі інші вуглеводи, які надходять з їжею, у печінці перетворюються у глюкозу чи її похідні. Вона є абсолютно необхідною складовою частиною крові. Різке зниження концентрації глюкози може викликати судоми і смерть. Крім біологічних рідин ссавців, у вільному стані глюкоза міститься у рослинах, особливо плодах.

Фруктоза входить до складу меду (40–42%), деяких плодів. Крім того, вона зустрічається і у біологічних рідинах ссавців, але не має такого фізіологічного значення, як глюкоза. Фруктоза на 70% солодша за харчовий цукор, а її енергетична цінність у 2 рази менша. Це пояснюється тим, що харчовий цукор (сахароза) – дисахарид, який складається з двох молекул моносахаридів. Ця особливість знайшла застосування у дієтології. Люди, які страждають від ожиріння або інших розладів обміну речовин, можуть використовувати фруктозу як замітник цукру.

Більша частина розчинних вуглеводів, які зустрічаються в природі, — це олігосахариди. Вони займають проміжне місце між моносахаридами і полісахаридами.

☑ Комбінації з двох і більше (до 10 – 12) моносахаридів називають олігосахаридами.

Найпростіший випадок олігосахаридів — це з'єднання двох моносахаридів. Саме у такому вигляді у природі зустрічаються більшість розчинних вуглеводів.

☑ Дисахариди складаються з двох моносахаридів, зв'язаних між собою ковалентним глікозидним зв'язком.

Глікозидні зв'язки легко розриваються кислотами, при цьому утворюються суміші моносахаридів.

Сахароза або буряковий цукор — це та хімічна сполука, яку ми звикли називати просто цукром. Адже білий цукор-пісок містить не менше 99,75 % цієї речовини. Молекула сахарози складається з молекули глюкози і молекули фруктози. У природі сахароза синтезується рослинами. Вона — основний проміжний продукт фотосинтезу. Саме у такому вигляді у багатьох рослин вуглеводи транспортуються з листя у інші органи. Перевага цієї форми переносу вуглеводів може пояснюватися відносною стійкістю сахарози до дії окисних та гідролітичних ферментів. Деякі рослини, такі як цукровий буряк та цукрова тростина, здатні відкладати у своїх тканинах значні кількості цієї речовини. Саме вони є джерелом добування цукру. Наприклад, цукровий буряк був впроваджений у культуру в XVIII–XIX століттях. З того часу, завдяки цілеспрямованій селекції, вміст цукру у коренеплодах вдалося збільшити з 5–7% до 21–22%. Для тварин сахароза є джерелом легкодоступної енергії, але у тваринному організмі ця сполука відсутня. Тварини можуть засвоювати цей вуглевод лише після того, як сахароза під дією ферменту сахарази розпадеться на глюкозу і фруктозу.

Дисахарид лактоза — одна з найважливіших сполук молока. Молоко — це секрет, який виділяють молочні залози ссавців для відгодівлі малят. Залежно від виду, у 1 л молока міститься різна кількість лактози (рис. 1.8). Молекула лактози складається з глюкози і галактози. В шлунково-кишковому тракту лактоза гідролізується під дією ферменту лактази. У немовлят активність цього

ферменту дуже висока, а у дорослих людей — набагато нижча. Здатність до засвоєння молока у дорослих в значній мірі залежить від їх походження. У більшості європейців та деяких африканців вона набагато вища, ніж у представників інших африканських племен, арабів, євреїв, індусів та жителів Середземномор'я. Це генетично обумовлена властивість. Низька активність лактази призводить до того, що незасвоєна лактоза накопичується у кишечнику. Наслідком цього може бути важкий пронос, болі у животі.

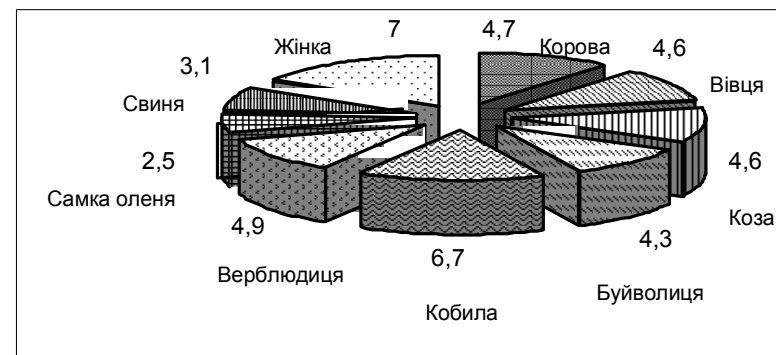


Рис. 1.8. Вміст лактози у молоці самок ссавців різних видів (%)

Крім згаданих дисахаридів, існує ще багато інших видів олігосахаридів. Всі вони мають певне біологічне значення. Так, наприклад, рафіноза складається з фруктози, глюкози і галактози. Це один з найпоширеніших трисахаридів рослинного світу, який відіграє роль основного резервного матеріалу у деяких рослин. Разом з сахарозою він міститься у цукровій тростині і цукровому бурякові. При виробництві цукру рафіноза накопичується у мелясі. Цей трисахарид у значних кількостях міститься у горохові, бобах та інших бобових рослинах. Через відсутність відповідних ферментів, рафіноза проходить по кишково-шлунковому тракту людини без змін. Її розщеплення може проходити лише у товстому кишечнику за допомогою ферментів, які виділяє симбіотична бактерія кишкова паличка. У процесі мікробного розщеплення рафінози виділяється значна кількість газів, головним чи-

ном, водню, вуглекислого газу і метану. Накопичуючись у кишечнику, вони викликають дискомфортний стан, який називають метеоризмом.

У рослинному та тваринному світі помітне місце займають також глікозиди. Вони утворюють великий клас вуглеводневих сполук і значно поширені у природі.

☑ Глікозиди — це хімічні сполуки вуглеводів з неуглеводними компонентами та їх похідні.

Відповідно до прийнятої номенклатури, у назві глікозидів на першому місці вказують назву замісника, потім назву вуглеводного залишку.

Найвідомішим представником цього класу є нуклеозиди, які входять до складу нуклеїнових кислот. З їх будовою ми познайомимось трохи пізніше. Глікозиди гангліозиди та цереброзиди відіграють важливу роль у функціонуванні нервової системи людини і тварин. У вигляді глікозидів глюкуронідів з організму виділяються у сечу токсичні речовини. Добре відомий антибіотик стрептоміцин також відноситься до глікозидів.

Особливо поширені глікозиди у рослин. Це пігменти квітів, алкалоїди, ароматичні речовини, рослинні стимулятори серцевої діяльності тварин тощо. Саме глікозиду піоніну завдячує півонія своїм темно-червоним забарвленням. Специфічний ядучий смак листя картоплі та помідорів викликають алкалоїди салонін і томатын. Приємний запах свіжих булочок та інших кондитерських виробів викликає ванілін, який утворюється у плодах тропічної орхідеї ванілі. Добре відомі серцеві глікозиди, які містяться у деяких лікарських рослинах, наприклад, наперстянці. Ці сполуки здатні стимулювати серцеву діяльність і широко використовуються у медицині.

Амінокислоти і пептиди

Білки — це основний будівельний матеріал, з якого утворені тіла живих істот. Вони належать до хімічних сполук, найрізноманітніших за будовою. Але все розмаїття білків побудоване лише з 20 блоків. Ці блоки мають назву амінокислот. Всі амінокислоти побудовані за однаковим принципом: до одного з атомів Карбону

приєднуються три функціональні групи (аміногрупа, карбоксильна група і радикал) і Гідроген (рис. 1.9).

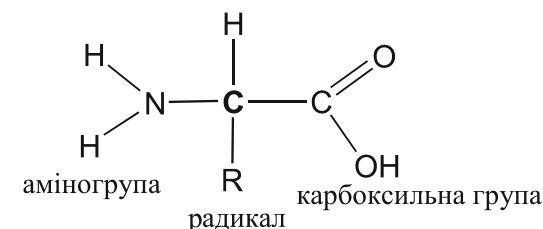


Рис. 1.9. Схема будови амінокислоти

☑ Практично всі білки побудовані з 20 амінокислот, які мають назву стандартних (основних, нормальних).

Крім 20 стандартних амінокислот, окремі білки можуть містити їх похідні. Наприклад, у фібрілярному білку колагені та деяких рослинних білках міститься гідроксипролін та гідроксилізин. Але це виключення з загального правила. Перша стандартна амінокислота — аспарагін — була відкрита у 1806 р., а остання — треонін — у 1938 р. Крім стандартних, у живих організмах зустрічаються ще деякі інші сполуки цього класу, але вони не входять до складу білків.

☑ Ті амінокислоти, які не можуть синтезуватися в організмі тварин, називають незамінними.

Їх тварини повинні отримувати з їжею. Рослини здатні синтезувати усі 20 стандартних амінокислот, але їх кількість може бути різною. Так, наприклад, білки кукурудзи містять мало лізину, але достатню кількість триптофану. Білки бобових — навпаки, багаті на триптофан, але бідні на лізин. Окремо кожна з цих рослин не може бути повноцінною, з точки зору вмісту незамінних кислот, їжею. Але поєднання кукурудзи і бобових здатне забезпечити потребу людини у даних незамінних амінокислотах. Слід розуміти, що незамінні амінокислоти не мають ніяких переваг у побудові чи функціонуванні білків, вони лише є необхідним компонентом їжі для тварин.

Однаковими компонентами всіх амінокислот є карбоксильна і аміногрупа. Радикали — це та частина, за якою амінокислоти відрізняються одна від одної (рис. 1.10). Радикали стандартних амінокислот мають різні властивості. Саме ці особливості покладено як основу однієї з класифікацій амінокислот (табл. 1.6). Амінокислоти з неполярними радикалами відносять до групи гідрофобних, а всі інші — до гідрофільних. Класифікація, наведена у таблиці 1.6, — це лише одна з можливих класифікацій амінокислот, яка відображає властивості радикалів, котрі впливають на будову білків.

Наявність карбоксильної та аміногрупи призводять до того, що амінокислоти мають двоїсту хімічну природу. Карбоксильна група надає їм властивостей кислот, а аміногрупа — лугів.

☑ Хімічні сполуки, які одночасно мають кислотні і лужні властивості, називають амфотерними.

Крім того, завдяки амфотерності, амінокислоти можуть поєднуватися одна з одною у ланцюжки за допомогою зв'язку, який Е. Фішер назвав пептидним (рис. 1.11). Саме через амфотерність розчини амінокислот мають буферні властивості, тобто вони здатні підтримувати постійний рівень рН.

☑ Пептидним називають ковалентний зв'язок, який виникає між аміногрупою однієї амінокислоти і карбоксильною групою іншої амінокислоти.

Сполуки, які при цьому утворюються, називають пептидами. Залежно від кількості залишків амінокислот, які беруть участь у реакції поліконденсації, утворені сполуки називають ди-, три-, тетра- або поліпептидами. Пептид має дві вільні функціональні групи — аміногрупу і карбоксильну групу.

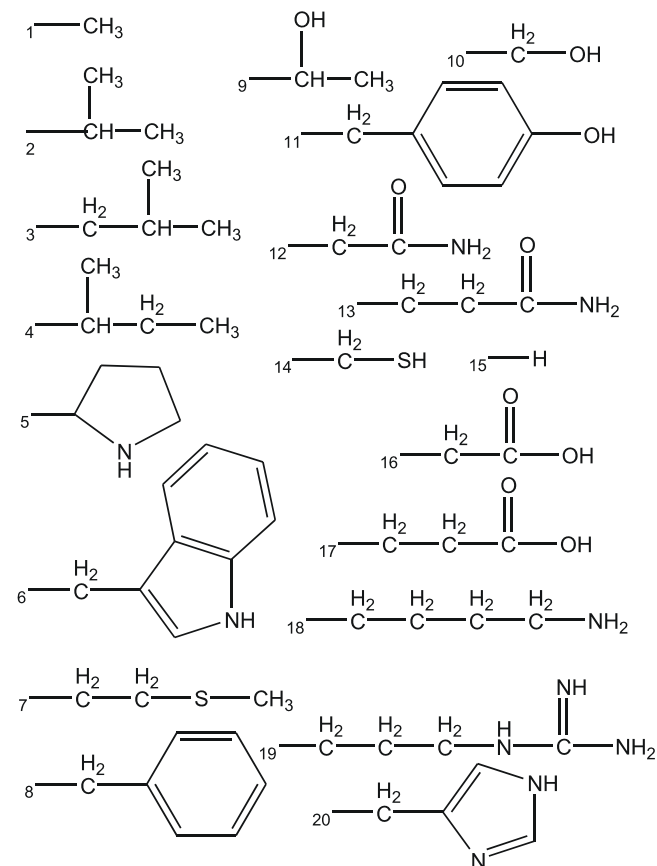


Рис. 1.10. Радикали стандартних амінокислот

- | | |
|-------------------|--------------------------|
| 1 Аланін Ala | 11 Тирозин Tyr |
| 2 Валін Val | 12 Аспарагін Asn |
| 3 Лейцин Leu | 13 Глутамін Gln |
| 4 Ізолейцин Ile | 14 Цистеїн Cys |
| 5 Пролін Pro | 15 Гліцин Gly |
| 6 Триптофан Trp | 16 Аспарагінова к-та Asp |
| 7 Метионін Met | 17 Глутамінова к-та Glu |
| 8 Фенілаланін Phe | 18 Лізин Lys |
| 9 Треонін Thr | 19 Аргінін Arg |
| 10 Серин Ser | 20 Гістидин His |

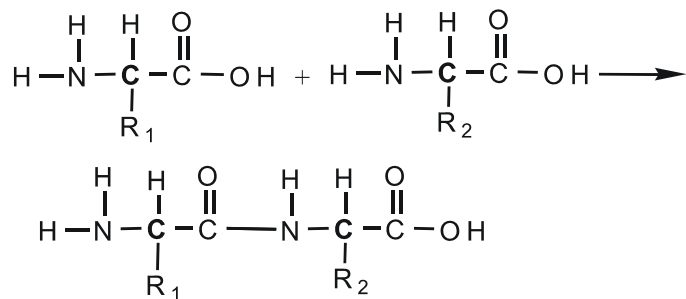


Рис. 1.11. Утворення пептидного зв'язку між двома амінокислотами

Таблиця 1.6

Класифікація стандартних амінокислот відповідно до полярності радикалів при рН 7,0

Групи і їх властивості	Амінокислоти	Властивості радикалів
Неполярні (гідрофобні вуглеводневі радикали)	Аланін*	Вуглецевий скелет різної довжини і розгалуженості
	Валін*	
	Лейцин** _H	
	Ізолейцин**	
	Пролін*	Вуглеводневий ланцюжок, зв'язаний з аміногрупою
	Фенілаланін**	Ароматичне кільце у складі радикалу
	Триптофан**	
Метионін**	Містить сірку	
Полярні незаряджені (функціональні групи здатні утворювати водневі зв'язки, тому краще розчиняються у воді)	Серин*	Мають гідроксильну групу OH
	Треонін**	
	Тирозин*	
	Аспарагін*	Мають амідну групу NH ₂
	Глутамін*	
	Цистеїн*	Має сульфгідрильну групу SH
	Гліцин*	Радикал складається лише з H
Від'ємно заряджені	Аспарагінова кислота*	Додаткова карбоксильна група
	Глутамінова кислота*	

(продовження)

Позитивно заряджені	Лізин**	Додаткова аміногрупа
	Аргінін***	Гуанідинова група з двома залишками NH ₂
	Гістидин***	Імідозольна група (складне кільце, утворене двома залишками NH)

- * – замінні амінокислоти;
- ** – незамінні амінокислоти;
- *** – незамінні тільки для дітей.

☑ Ту кінцеву частину молекули пептиду, на якій розташована аміногрупа, називають N-кінцем молекули, а та частина, де знаходиться вільна карбоксильна група, має назву C-кінця.

Назва пептидів утворюється з назв залишків амінокислот, які входять до їх складу, починаючи з N-кінцевої амінокислоти. Наприклад, трипептид, утворений із залишків гліцину, аланіну і фенілаланіну, називають гліцилаланілфенілаланін (рис. 1.12).

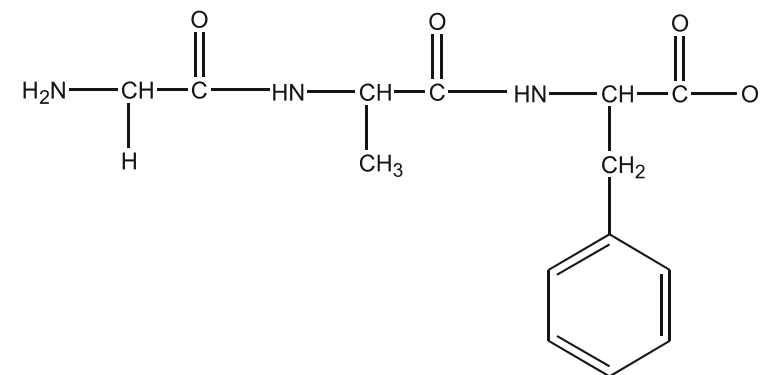


Рис. 1.12. Трипептид гліцилаланілфенілаланін

Здатність утворювати пептидні зв'язки має фундаментальне значення для живих організмів, адже саме завдяки цьому амінокислоти поєднуються одна з одною, утворюючи пептиди і білки.

Для вимірювання маси у біохімії і молекулярній біології використовують одиницю даль тон, названу на честь англійського фізика і хіміка Дж. Дальтона.

☑ 1 дальтон (1 Да) – це одиниця молекулярної маси, яка дорівнює 1/12 маси атому Карбону (ізоп ^{12}C) або $1,67 \cdot 10^{-24}$ грама.

☑ Амінокислотні послідовності з невеликої кількості амінокислотних залишків (масою до 5000 Да) називають пептидами.

Пептиди досить широко представлені у живій природі. Це важливі біологічні сполуки, які виконують різноманітні функції (рис. 1.13).

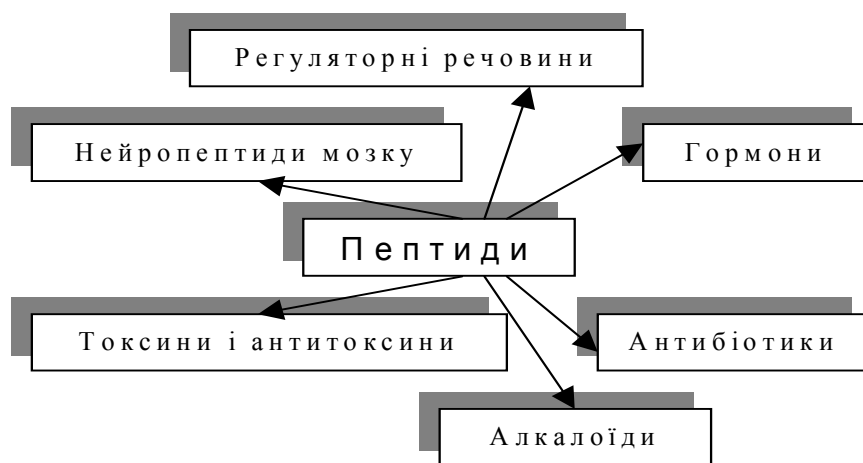


Рис. 1.13. Функції пептидів у біологічних системах

До пептидів відноситься велика група речовин, які називають нейропептидами. Вони виявлені у мозку і здатні впливати на функції центральної нервової системи людини і вищих тварин. Нейромедіатори енкефаліни і ендоморфіни діють на рецептори головного мозку і здатні пригнічувати біль і викликати стан ейфорії. Окситоцин і вазопресин – біологічно активні речовини, які виділяються з нервової тканини. Вони впливають на скорочення непосмугованої мускулатури. Тому окситоцин застосовують для

стимуляції родової діяльності, а вазопресин – для підвищення тиску крові. Адренкортикотропний гормон – пептид, утворений 39 амінокислотними залишками. Він виділяється гіпофізом і відіграє важливу роль у регуляції гормональної діяльності людини. До пептидів відносяться і інші регуляторні гормони гіпофіза і гіпоталамуса.

Крім нервової системи, пептидні речовини виділяються і в інших частинах організму. Тканинні (кінінові) гормони регулюють кров'яний тиск і скорочення непосмугованих м'язів. У 1964 р. був відкритий пептидний гормон кальцитонін, який регулює обмін кальцію. Він виділяється паращитоподібною залозою. Глюкагон – 29-членний пептид, який виділяється підшлунковою залозою і викликає підвищення вмісту глюкози у крові, стимулюючи розщеплення глікогену. Пептидну природу мають гормони шлунково-кишкового тракту (гастрин, секретин тощо).

Багато токсичних речовин – це теж пептиди. Серед них найвідомішими є токсини отруйних грибів (мікотоксини), бджіл та морських безхребетних. Токсини змій та ракоподібних – це сполуки, проміжні між пептидами і білками. Токсини та отрути здавна притягують увагу медицини через широкий спектр використання. Серед мікотоксинів зустрічаються пептиди циклічної будови, у яких кінцева аміногрупа зв'язана з кінцевою карбоксильною групою пептидним зв'язком. Наприклад, отрута блідої поганки. Це надзвичайно токсична речовина. Її вміст у грибах 0,4 мг на 1 г маси, а отруйна для людини доза – лише 5–7 мг. Головний компонент бджолої отрути – пептид мелитин (30–50% висушеної отрути). Він складається з 26 амінокислотних залишків. Головна біологічна дія цього токсину зумовлена здатністю порушувати структуру клітинних мембран. Інший бджолої пептид апамін, який утворений 18 амінокислотними залишками, є одним із найвідоміших у біохімії нейротоксинів.

Пептидні антибіотики – це також циклічні сполуки. Наприклад, граміцидин має широкий спектр дії. Вперше він був виділений у 1942 році радянськими дослідниками Г. Ф. Гаузе і М. Г. Бражни-

ковою. Актиноміцини вперше були виділені у 1940 році З. А. Ваксманом та Г. Вудруффом. Їх дія зумовлена здатністю до створення стійкого комплексу з ДНК. Антибіотик циклоспорин А має виражені імунодепресивні властивості (він пригнічує імунітет). Він широко використовується при трансплантації (пересаджуванні) внутрішніх органів і тканин.

Вчені і дієтологи детально вивчають пептиди, які мають різні смакові і цінні харчові властивості. Їх використовують як харчові добавки. Особливо багато досліджень проведено для пошуку заміників цукру. Вуглеводи, як відомо, не лише солодкі на смак, але і є потужним джерелом енергії для організму. Замінники повинні мати лише солодкий смак. Такі синтетичні речовини як сахарин і цикламат не розщеплюються і не засвоюються в організмі, але їх застосування обмежене можливим канцерогенним та іншими шкідливими ефектами. Ось чому пошуки цукрозамінника продовжуються. У 1965 р. був відкритий солодкий на смак дипептид аспартилфенілаланін. Ця речовина отримала назву аспартам. Вона у 200 разів солодша за цукор. Це тим більш дивно, що складові частини аспартаму зовсім не солодкі. Аспарагінова кислота майже несмачна, а фенілаланін гіркий. У організмі людини цей дипептид розщеплюється на амінокислоти, які включаються у білковий обмін. Аспартам є джерелом незамінної амінокислоти фенілаланіну. Він досить дешевий, адже цю речовину отримують за допомогою мікробного синтезу. Але, як показали результати тривалих досліджень, надлишок цього цукрозамінника може бути шкідливим. Це пов'язано з тим, що фенілаланін відіграє важливу роль у процесах вищої нервової діяльності. До пептидів і білків відносяться також тауматини і монеліни, які одержують з плодів тропічних деяких рослин. Вони у сотні тисяч разів солодші за цукор. Рослини, з яких отримують ці речовини, не плодоносять за межами свого ареалу, тому проводяться спроби їх отримання за допомогою методів генетичної інженерії.

Нуклеотиди

Нуклеотиди – це чи не найважливіша група водорозчинних сполук клітини. Їх значення для живих організмів і життя, як природного феномену, важко переоцінити. Вони є структурними компонентами нуклеїнових кислот, які зберігають та передають генетичну інформацію. Нуклеотиди можна порівняти з буквами абетки, за допомогою яких людство зберігає всі свої знання. Саме речовини, які відносяться до цього класу сполук, відповідають за збереження і передачу енергії.

Вперше нуклеїнові кислоти виділив ще у 1868 р. швейцарський лікар Й. Мішер. Але будова нуклеотидів була з'ясована не так уже і давно – у 1952 р. групою англійських дослідників на чолі з А. Тоддом (табл. 1.7).

Таблиця 1.7

Схема будови нуклеотидів

Нуклеотид						
Нуклеозид						Фосфати
Азотисті основи				Вуглеводи		
Пуринові		Піримідинові			Рибоза	Дезоксирибоза
Аденін	Гуанін	Цитозин	Тимін	Урацил		

За хімічною природою нуклеотиди можна розглядати як фосфорильовані глікозиди. Моносахариди, які утворюють ці нуклеозиди відносять до класу пентофураноз. Дезоксирибоза має на одну групу ОН менше, ніж рибоза, тобто склад молекул, відповідно, $C_5H_9O_4$ і $C_5H_{10}O_5$. Назву нуклеозидів визначають їх хімічним складом. Її починають з назви відповідного вуглеводу, до якого додають назву азотистої основи. Нуклеозиди, які містять рибозу називають рибонуклеозидами. А ті, до складу яких входить дезоксирибоза, називають дезоксирибонуклеозидами. Азотисті основи поділяють на дві групи, залежно від їх будови. Група пуринових основ у своїй структурі має гетероциклічне кільце з чотирма атомами Нітрогену, а група піримідинових – шестичленне кільце з двома атомами Нітрогену (рис. 1.14).

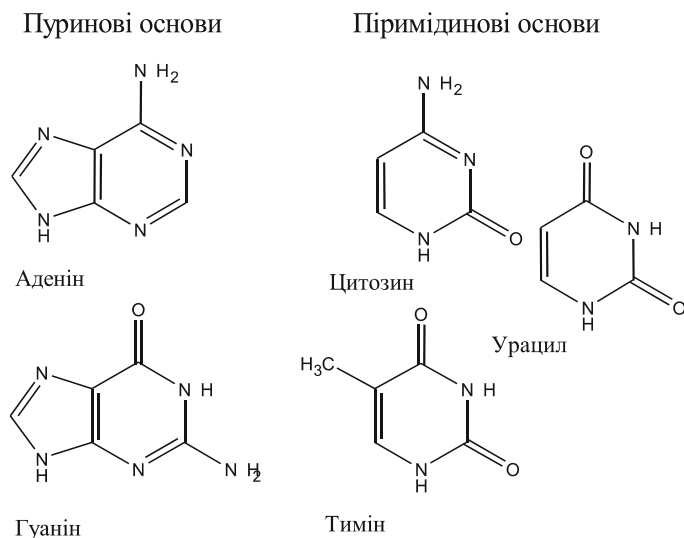


Рис. 1.14. Азотисті основи

Відповідні нуклеозиди мають закінчення „-зин”, або „-дин”. Коли до нуклеозиду приєднується залишок фосфорної кислоти, то така сполука називається нуклеотидом, а її назва закінчується на „-лат”. Наприклад, дезоксиаденозин складається з дезоксирибози і аденіну, а дезоксиаденілат містить також фосфат (рис. 1.15).

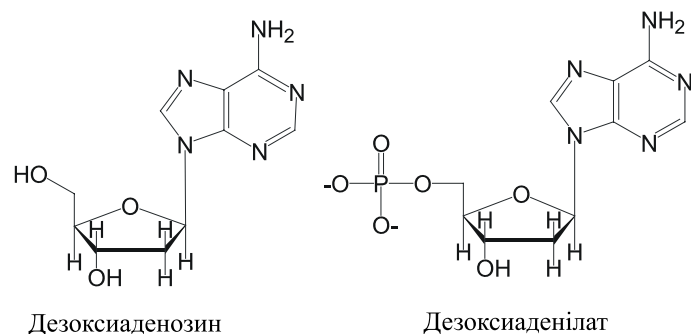


Рис. 1.15. Нуклеозид і нуклеотид

Найважливіша біологічна функція нуклеотидів — здатність до утворення полімерів, які мають назву дезоксирибонуклеїнової (ДНК) і рибонуклеїнової (РНК) кислот. Але у житті клітини важливу роль відіграють не лише величезні молекули ДНК та РНК, а й окремі вільні нуклеотиди.

Чи не найвідомішим нуклеотидом є аденозинтрифосфорна кислота (АТФ). Цей нуклеотид складається з рибози, аденіну і трьох фосфатів (рис. 1.16). АТФ вперше була виявлена в екстрактах м'язових тканин німецьким дослідником К. Ломаном. Майже одночасно, у 1929 р. американські дослідники С. Фіске і Й. Суббароу виділили цю сполуку. Спочатку вважали, що АТФ приймає участь лише у м'язових скороченнях, але потім ця молекула була виявлена і в інших біологічних об'єктах. У 1941 р. Ф. Ліпман висунув гіпотезу, за якою АТФ в клітинах відіграє роль головного і універсального перетворювача енергії. Подальші дослідження підтвердили це блискуче припущення. Крім енергетичної функції, АТФ у клітинах є також універсальним джерелом фосфатних груп, забезпечує транспорт іонів H^+ і деяких інших катіонів через мембрани проти градієнту концентрації тощо.

У випадку приєднання до залишку фосфорної кислоти активних груп (наприклад, вітамінів), утворюються інші більш складні нуклеотиди. Всі вони відіграють значну роль у обміні речовин у клітинах.

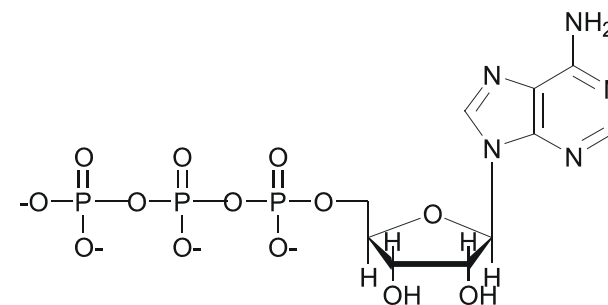
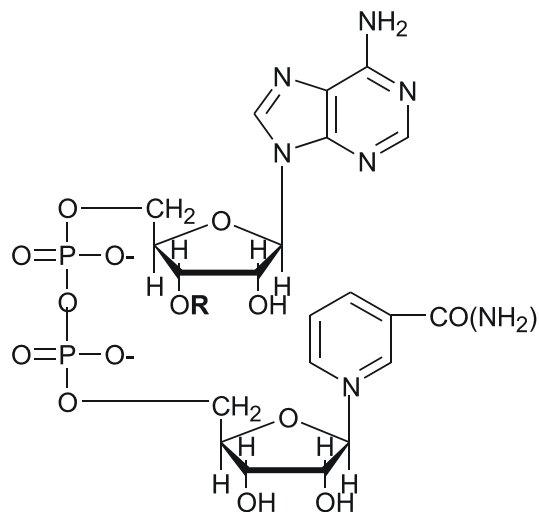


Рис. 1.16. Будова молекули АТФ

Прикладом таких сполук є нікотинамідаденіндинуклеотид та нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат (відповідно, НАД і НАДФ).

Вони, подібно до АТФ, приймають участь у енергетичних процесах. НАД і НАДФ складаються з аденіну, двох молекул рибози, з'єднаних двома фосфатними залишками, і вітаміну В₅ (рис. 1.17). У такому вигляді ці сполуки є активаторами (коферментами) майже 150 біохімічних реакцій, пов'язаних з синтезом енергії та іншими важливими перетвореннями у клітинах як прокариотів, так і еукаріотів. Відкрили НАД і НАДФ німецькі дослідники Р. Кун і О. Варбург.



У НАД R = H, а у НАДФ R = H₂PO₄⁻

Рис. 1.17. Будова НАД і НАДФ

Крім перерахованих, у клітині є й інші енергетичні нуклеотиди. За своєю будовою вони подібні або до АТФ, або до НАДФ. Таким чином, нуклеотиди є універсальними компонентами обміну речовин і перетворення енергії у біологічних об'єктах.

Біополімери

Ми ознайомилися з деякими властивостями окремих простих сполук, які містяться у живій клітині. Вони не лише відіграють важливу роль у функціонуванні живих організмів, але й служать основою для побудови складних біологічних макромолекул — біополімерів. Характерною особливістю хімічної будови клітин і тканин живих організмів є те, що вони складаються, головним чином, з полімерів.

☑ Полімери — це хімічні сполуки, які складаються з фрагментів мономерів.

Мономери можуть бути однаковими за будовою або різними, лінійними або розгалуженими. При поєднанні у ланцюжки змінюється молекулярна маса сполук і їх розміри. Так, проста молекула глюкози має розміри до 1 нм, а створені з багатьох молекул глюкози полімери, крохмаль або целюлоза мають довжину у десятки і сотні нанометрів.

Полімери нагадують намисто. Вони такі ж різноманітні як за складом, так і за формою. У цьому проявляється мистецтво природи, яка будує складні структури шляхом з'єднання невеликих молекул, що легко транспортуються у складні ланцюги і сітки. Хіміки намагаються зрозуміти будову природних полімерів і створити їх імітації. У деяких випадках ці спроби виявилися вдалими. Наш час називають часом полімерів.

Ліпіди

Ліпіди займають проміжне місце між простими біомолекулами і біополімерами. З одного боку це окремі молекули, які не мають чіткого чергування елементів, що повторюються. З іншого — окремі компоненти ліпідів мають довгий скелет, який складається з Карбону і Гідрогену, які повторюються. До біополімерів ліпіди подібні також значними розмірами молекул та здатністю створювати регулярні надмолекулярні комплекси.

☑ Ліпіди — це велика група гідрофобних органічних речовин різних за будовою, хімічним складом та біологічними функціями.

Спільним для ліпідів є те, що вони:

- не розчиняються у воді і полярних розчинниках, але розчиняються у спирті, бензолі й інших неполярних розчинниках;
- містять великі структури у вигляді ланцюгів з атомів Карбону і Гідрогену.

У живих системах ліпіди виконують різноманітні функції, основними з яких є такі:

- структурні і рецепторні компоненти клітинних мембран;
- депо енергії;
- передавачі біологічних сигналів.

Через різноманітність сполук, хімічна класифікація ліпідів досить неоднозначна. За хімічною природою найпоширеніші ліпіди, які зустрічаються у живих організмах, можна поділити на:

- гліцеролові ліпіди (гліцериди);
- негліцеролові ліпіди (сфінгозиди);
- стеролові ліпіди (стериди).

Крім того, за складом молекул виділяють такі біологічно значимі групи:

- прості ліпіди – етери вищих жирних кислот;
- складні ліпіди – у молекулі, крім спиртів і жирних кислот, є залишки мінеральних кислот, азотистих речовин, вуглеводів та деяких інших компонентів;
- похідні ліпідів – до них відносять каротин, окремі жиророзчинні вітаміни, жирні кислоти, вищі спирти тощо.

Важливим компонентом значної кількості ліпідів, що зустрічаються у клітинах, є жирні кислоти.

☑ Жирні кислоти – це довгі вуглеводневі ланцюжки, приєднані до карбоксильної групи спиртів.

Як правило, молекула жирної кислоти складається з парної кількості атомів Карбону (табл. 1.8). Найпоширенішими у природі є 16-ти і 18-ти карбонові скелети. Жирні кислоти у ліпідах можуть бути насиченими і ненасиченими. Насичені жирні кислоти не мають у вуглецевому скелеті подвійних і потрійних зв'язків, а ненасичені їх мають. Ступінь насиченості впливає на фізико-хімічні властивості відповідних ліпідів. Наприклад, тем-

пература плавлення у жирах зростає з підвищенням вмісту ненасичених жирних кислот.

Таблиця 1.8

Найбільш поширені природні жирні кислоти

Структура	Кількість подвійних зв'язків	Позасистемна назва
$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{10}-\text{COOH}$	0	Лауринова
$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{14}-\text{COOH}$	0	Пальмітинова
$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{16}-\text{COOH}$	0	Стеаринова
$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{18}-\text{COOH}$	0	Арахідова
$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_5-\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_7-\text{COOH}$	1	Пальмітоолеїнова
$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_7-\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_7-\text{COOH}$	1	Олеїнова
$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_4-(\text{CH}=\text{CH}-\text{CH}_2)_2(\text{CH}_2)_6-\text{COOH}$	2	Лінолева
$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)-(\text{CH}=\text{CH}-\text{CH}_2)_3(\text{CH}_2)_6-\text{COOH}$	3	Ліноленова
$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_4-(\text{CH}=\text{CH}-\text{CH}_2)_4(\text{CH}_2)_2-\text{COOH}$	4	Арахідонова

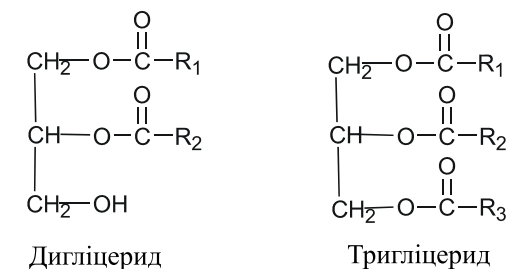
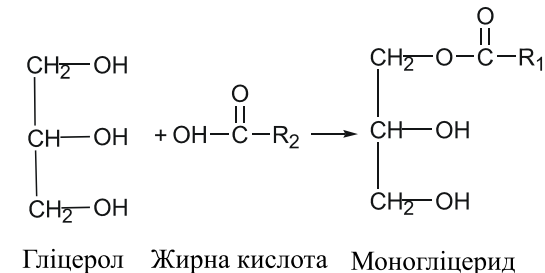


Рис. 1.18. Гліцеролові ліпіди

Гліцеролові ліпіди утворені трьохатомним спиртом гліцеролом (застаріла назва – гліцерин), який з'єднаний з жирними кислотами (рис. 1.18). Трьохатомним даний спирт називають тому, що він містить по одній групі ОН біля кожного з трьох атомів Карбону. Завдяки наявності цих груп він може з'єднуватися з карбоксильною групою кислот.

☑ Зв'язок між гліцеролом та жирними кислотами називають етерним.

☑ Коли до гліцеролу приєднана одна жирна кислота, то сполуку називають моногліцеридом, коли дві – дигліцеридом, а коли три, то, відповідно, – тригліцеридом.

Тригліцериди – це прості ліпіди, які називають нейтральними жирами. У них немає зарядженої частини, вони повністю гідрофобні. У моногліцеридів і дигліцеридів замість однієї з ОН-груп до Карбону може приєднуватися група, яка несе заряд (рис. 1.19). Наприклад, моносахарид, олігосахарид чи фосфат. У такому випадку молекула стає амфіпатичною – у неї є заряджена “голівка” і довгий гідрофобний “хвіст”. Амфіпатичні сполуки мають цікаву і цінну властивість – вони у водних розчинах і на межі “вода – повітря” створюють спеціальні агрегати, які, певною мірою, можна вважати ліпідними полімерами. Такі агрегати називаються міцелами. Молекули ліпідів, намагаючись повернутися до води своїми зарядженими “голівками” можуть створювати:

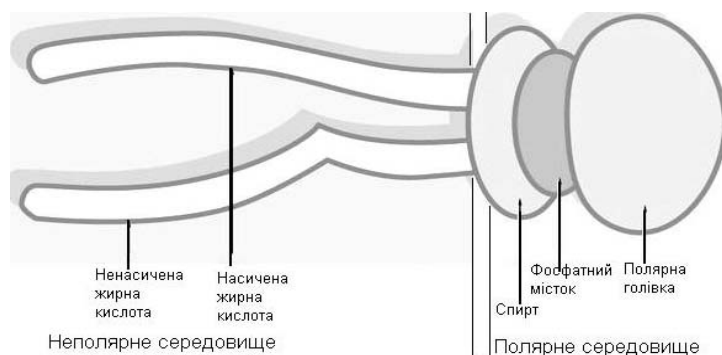


Рис. 1.19. Схема будови амфіпатичного ліпиду

• нормальні міцели – ситуація “багато води і мало ліпідів” (наприклад, ложка олії у склянці води);

• вивернуті міцели – ситуація “мало води і багато ліпідів” (наприклад, ложка води у склянці олії);

• бішари – утворення з подвійного шару ліпідів, у яких гідрофобні частини молекул повернуті одна до одної, а гідрофільні контактують з навколишнім середовищем (наприклад, мильні бульбашки або біологічні мембрани).

Негліцеролові ліпіди у своїй основі мають інші спирти. У біологічних системах, особливо мембранних, найчастіше зустрічаються негліцеролові ліпіди на основі аміноспирту сфінгозину (рис. 1.20). В усіх сфінголіпідів спиртова основа зв'язується з жирними кислотами амідним зв'язком (через групу NH), а один з Гідрогенів групи ОН може замінюватися різними полярними групами.

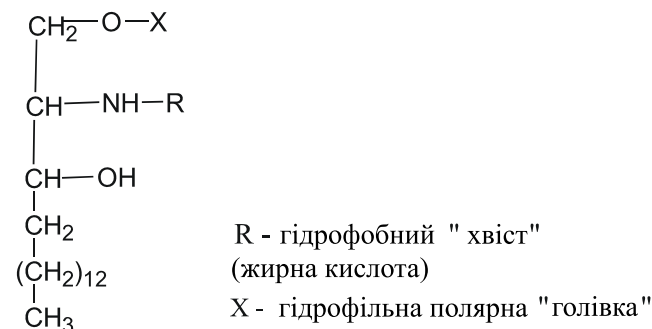


Рис. 1.20. Загальна структура ліпідів на основі сфінгозину

Залежно від природи гідрофільної “голівки”, розрізняють такі класи сфінголіпідів:

- цереброзиди – приєднується моносахарид;
- фосфосфінголіпіди – приєднується фосфат;
- гангліозиди – приєднуються кислі олігосахариди.

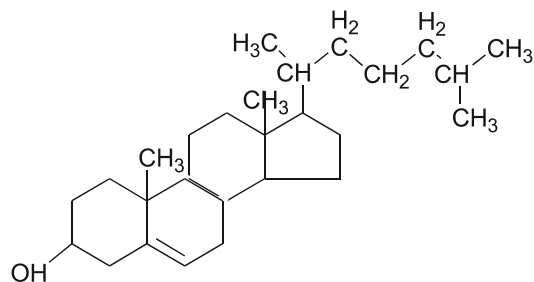


Рис. 1.21. Будова молекули холестеролу

Третя група – це похідні ненасиченого поліциклічного карбогідрату, який складається з декількох зв'язаних кілець. Найпоширеніша у живих системах сполука цього типу – холестерол (рис. 1.21). Це попередник усіх стероїдних гормонів (наприклад, статевих), основний компонент жовчних кислот. Особливо велика роль холестеролу у структурі мембран. Він складає від 40 до 60% усіх ліпідів мембран еритроцитів ссавців.

Полісахариди (поліглікани)

На перший погляд, між крохмалем і деревиною дуже мало спільного. Але і їстівний крохмаль, і неїстівна целюлоза, з якої складається деревина, – це полімери, мономерами яких є глюкоза. У цих полісахаридів між першим атомом Карбону у одній молекулі глюкози та четвертим атомом Карбону у другій утворюється глікозидний зв'язок. У крохмалю це α-зв'язок, а у целюлози – β-зв'язок (рис. 1.22).

На прикладі цих двох полісахаридів можна спостерігати як економно і елегантно з одного і того ж матеріалу (глюкози), лише шляхом повороту хімічного зв'язку можна перетворити поживну речовину у структурний елемент клітини.

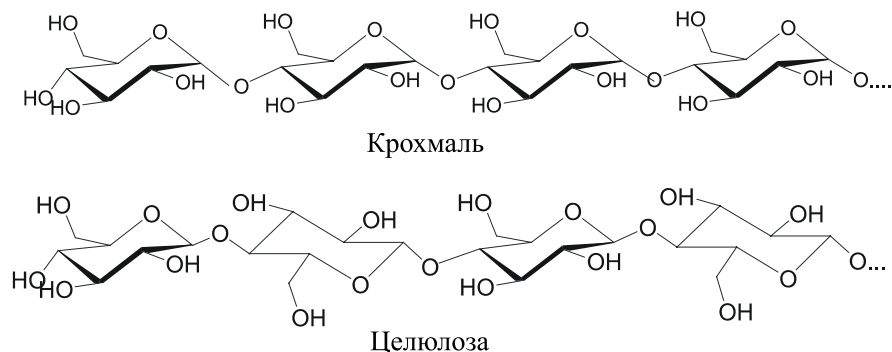


Рис. 1.22. Будова полімерів, мономерами яких є глюкоза

Організм людини легко засвоює крохмаль, розщеплюючи його до глюкози, яка потім окислюється у клітинах, забезпечуючи енергією ріст, рух і мислення. Але у організмі людини і тварин цей полімер не утворюється. Ось чому рослини, які містять крохмаль у значних кількостях, є основними продуктами харчування (табл. 1.9). Крохмаль входить до складу картоплі, зерна хлібних злаків та насіння інших рослин. Він є головним видом зберігання поживних речовин, які зародок рослини використовує на свій розвиток.

Таблиця 1.9

Вміст крохмалю у деяких харчових рослинах

Частина рослини	Вміст крохмалю, %
Зерно рису	62 – 86
Зерно пшениці	57 – 75
Зерно кукурудзи	62 – 70
Бульби картоплі	14 – 24

Крохмаль складається з двох варіантів полімерних ланцюгів:

- лінійного – амілоза;
- розгалуженого – амілопектин.

Співвідношення між амілозою і амілопектином у рослин неоднакове (табл. 1.10). Чим більша частка амілози, тим краще крохмаль оцукрюється (розкладається до моносахаридів).

Таблиця 1.10

Вміст амілози у різних видах крохмалю

Джерело крохмалю	Вміст амілози, %
Рис	17
Пшениця	24
Кукурудза	21
Картопля	22

Крохмаль здатний утворювати водневі зв'язки з молекулами води. У природі молекули крохмалю тісно запаковані у невеликі майже нерозчинні гранули. Коли суспензію крохмалю у воді нагрівають, то вода проникає в гранули. При 65 °С вони повністю розпадаються. У цьому випадку кожна молекула крохмалю оточується молекулами води, а в'язкість розчину значно підвищується. Цю властивість крохмалю використовують при приготуванні киселів та соусів. Через деякий час відбувається обернена реакція – крохмальний клейстер виштовхує воду і кристалізується. Цей процес має назву ретроградації. Прикладом ретроградації є черствіння хліба. В міру з'єднання і кристалізації амілозних ланцюгів і лінійних ділянок амілопектину м'якуш хліба стає жорстким і твердим.

Така вдала знахідка природи, як утворення полімеру з глюкози за допомогою α (1–4)-зв'язків була використана не раз. Глікоген (запасний полісахарид тварин) також утворений за допомогою цих зв'язків. Але, на відміну від амілопектину, його молекули ще більш розгалужені. Він запасється у печінці та м'язах. У випадку нестачі кисню у тканинах глікоген розпадається до молочної кислоти. Це може статися при великих фізичних навантаженнях. Накопичена молочна кислота подразнює більші рецептори і викликає неприємні відчуття. З подібним дискомфортом ми досить часто стикаємося після фізичного перевантаження. Розпад глікогену до молочної кислоти відбувається також після смерті організму. Коли безпосередньо перед забоем тварина спокійна, то глікоген використовується у менших кількостях. У цьому випадку в туші підвищується вміст молочної кислоти, а її слабкий консервувальний ефект збільшує тривалість зберігання м'яса.

Таким чином, крохмаль і глікоген можна розглядати як вирішення проблеми зберігання високорозчинної глюкози. З одного боку, α-зв'язки досить міцні, а з іншого, вони легко розщеплюються відповідними ферментами.

На відміну від крохмалю і глікогену, молекули целюлози (клітковини) – це довгі, плоскі прямі ланцюги, структура яких стабілізована водневими зв'язками. У одному такому жмуткові об'єднується до 60 молекул. Целюлоза утворює клітинну стінку рослинних клітин. Це найбільш поширений у природі полімер (табл. 1.11).

Таблиця 1.11

Вміст целюлози у деяких рослинах

Частина рослини	Вміст целюлози, %
Волоски насінин бавовнику	Понад 90
Деревина хвойних порід	54
Деревина листяних порід	Близько 45
Очерет	42
Хвоя сосни	Близько 30
Стебло кукурудзи	Близько 30
Лушпиння соняшника	34
Пшенична солома	Близько 35
Вівсяна солома	Близько 35

Завдяки незначним відмінностям у хімічній будові целюлоза виявилася дуже стійкою до ферментативного розщеплення. Лише деякі бактерії та гриби мають відповідні комплекси ферментів і здатні розщеплювати цей полісахарид. У хребетних тварин відповідні ферменти відсутні, тому вони не можуть перетравлювати тканини рослин, покриті целюлозною оболонкою. Лише травні хребетні та окремі групи комах мають таку здатність, але розщеплення целюлози в їх організмах відбувається завдяки симбіотичній мікрофлорі, яка населяє їх органи травлення.

Прикладом практично чистої целюлози може бути бавовняне волокно. У деревині целюлоза прошита матрицею лігноцелюлози, яка утворена полісахаридами з ароматичними молекулами. У процесі виготовлення паперу від цих домішок позбуваються, тому

папір — це також практично чиста целюлоза. Сучасна хімічна промисловість має відповідні технології, які дозволили розширити використання цього природного полімеру. Добре нам знайомий целофан — це практично, чиста целюлоза після спеціальної хімічної обробки. Незначні зміни у молекулі глюкози уможливають отримувати ацетилцелюлозу та віскозу. Ці продукти сучасної хімії використовуються для виготовлення ацетатного шовку та віскозної тканини.

Ще одним прикладом полісахаридів, поширених у природі, є хітин. Ця речовина служить матеріалом для зовнішніх скелетів членистоногих, входить до складу клітинних оболонок грибів. Від целюлози хітин відрізняється лише тим, що в кожній ланці глюкози одна група $-OH$ замінена на групу $-NHCOCH_3$ (рис. 1.23). Нітроген та вуглеводи хітину можуть стати значним джерелом поживних речовин. Ось чому деякі новонароджені комах спочатку поїдають залишки хітинових оболонок, а потім вже починають шукати іншу їжу.

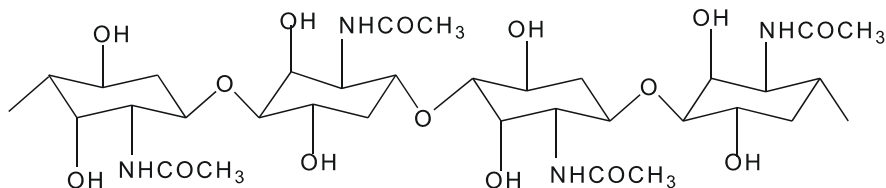


Рис. 1.23. Будова хітину

Природні полісахариди не обмежуються крохмалем, глікогеном, целюлозою та хітином. Це дуже різноманітна група біополімерів, які відіграють важливу роль у функціонуванні живих систем.

Організація білкової молекули

Свою назву білки отримали від всім знайомого білка курячого яйця. Саме він був вперше охарактеризований як хімічна сполука, що належить до цього класу. Серед тваринних білків, крім яєчного, одними з перших почали досліджувати білки крові. Ут-

ворення кров'яного згустку було описане ще основоположником вчення про кровообіг У. Гарвеєм (1578—1657). У 1728 р. Я. Беккарі відмітив подібність клейковини пшениці з речовинами тваринного походження. У 1803 р. англійський хімік та фізик Дж. Дальтон довів, що білки у своєму складі мають Нітроген. А у 1836 р. голландський хімік Г. Мульдер запропонував першу концепцію будови білків. Саме роботи цього вченого сприяли утвердженню важливих філософських поглядів про єдність природи усіх білків та їх фундаментальну роль у живій природі. Наш земляк, випускник Харківського університету О. Я. Данилевський (1838—1923), справедливо вважав, що білки побудовані з амінокислот. Подальші дослідження структури та хімічних властивостей білків призвели в кінці кінців до появи у 1902 р. пептидної теорії лауреата Нобелівської премії, німецького хіміка Е. Фішера. Саме він дав одне з перших хімічних визначень білків.

☑ Білки — це високомолекулярні природні полімери, мономерами яких є амінокислоти, з'єднані між собою пептидними зв'язками.

У кількісному відношенні білки найчисленніші серед макромолекул, з яких складається клітина. Така роль білків знайшла відображення у їх другій назві — протеїни (від латинського слова, що означає “головний”). Білки в середньому становлять 18—21% загальної сирової маси організму людини і тварин та до 45—50% їх сухої маси. Найбільша кількість білків міститься у селезінці, легенях, нирках та м'язах, а найменша — у кістковій тканині. Серед рослинних білків пальма першості належить бобовим і злаковим. У насінні сої 35—45% білка, гороху — 22—34%, пшениці — 9—25%, кукурудзи — близько 10%. Високий вміст білкових речовин у насінні пояснюється тим, що вони необхідні для розвитку зародка. Значно менше білків у вегетативних частинах рослин. Наприклад, трава бобових містить від 2 до 4% цих сполук, а сіно — 9—12%.

Білки мають велику молекулярну масу, а їх розміри становлять 0,001—0,1 мкм, тому у воді білки набрякають і перетворюються у гідрофільні колоїдні розчини (золі), які при певних умовах здатні утворювати осади (гелі). Властивість білкових колоїдів пе-

реходити із золю в гель має важливе значення у побудові різних клітинних структур та у процесах життєдіяльності.

Розчинність білків у воді та інших розчинниках залежить від природи білка та розчинника, значення рН, температури тощо. Важливим чинником розчинності є присутність солей (величина іонної сили розчину). Деякі, нерозчинні у чистій воді, білки стають розчинними при додаванні незначної кількості нейтральних солей.

☑ Процес підвищення розчинності білків при додаванні невеликої кількості нейтральних солей має назву сольового розчинення, або засолювання.

При значному збільшенні концентрації солей розчинність білків різко знижується і вони випадають у осад.

☑ Осадження білків при збільшенні іонної сили розчину називається висолоюванням.

Найчастіше для висолоювання використовують розчини таких солей, як NaCl, KCl, Na₂SO₄, а найбільшу здатність до висолоювання має розчин Cs₂SO₄. Висолоювання використовується для розділення та очищення білків, виділення їх з тканинних екстрактів.

До складу білків входять різні хімічні елементи (табл. 1.12). Крім Карбону, Гідрогену, Оксигену та Нітрогену, у білках було виявлено також Фосфор, Йод, Ферум, Купрум та інші елементи. Найстабільнішим показником елементарного складу білків є вміст Нітрогену. На підставі узагальнення результатів кількісного аналізу одержали коефіцієнт, з допомогою якого можна за концентрацією Нітрогену вирахувати вміст білків у біологічному матеріалі. Цей коефіцієнт дорівнює 6,25.

Таблиця 1.12

Середній вміст основних хімічних елементів у білках

Хімічний елемент	Вміст у білках, %
Карбон	50–55
Гідроген	6,5–7,3
Нітроген	15–17
Оксиген	21–23
Сульфур	0,3–2,5

На прикладі протеїнів видно винахідливість природи. У будь-якому організмі є тисячі різних видів білків, а загальна кількість, за приблизними оцінками, складає біля 10 мільйонів. Але, розглядаючи все розмаїття білків у природі, особливо велике враження справляє те, що всі вони побудовані практично лише з 20 різних амінокислот. Як ви пам'ятаєте, вони носять назву стандартних. Можна вважати, що білки — це дуже великі пептиди. Але між пептидами і білками не тільки кількісна відмінність, адже самі амінокислоти — це не просто зібрані до купи атоми Гідрогену, Оксигену, Карбону і Нітрогену. Між різними функціональними групами амінокислот виникають найрізноманітніші за своєю хімічною природою зв'язки. Це задає білковій молекулі певну форму.

☑ Просторова організація білка або конформація — це такі варіанти розташування у просторі атомів, з яких складається молекула, які можна одержати без порушення ковалентних зв'язків.

Під впливом деяких чинників білок може втрачати конформацію. Це приводить до втрати біологічних властивостей. Такі зміни у молекулах білка називають денатурацією.

☑ Денатурація — це порушення просторової конформаційної організації білкової молекули.

Денатурація характерна для білків і властива низькомолекулярним пептидам. Найбільш типовими її ознаками є:

- зниження гідрофільності і розчинності білків;
- збільшення в'язкості розчинів;
- зменшення молекулярної маси і зміна форми молекули.

Під час денатурації молекула білка переходить у хаотичний стан. Поліпептидні ланцюги спочатку розгортаються, проходячи стадію нитки, а потім знову згортаються, але у цьому випадку їх просторова організація може змінитися.

☑ Відновлення білком після денатурації просторової організації називається ренатурацією або пептизацією.

Залежно від природи денатуруючого агента і тривалості процесу, денатурація може бути:

- зворотною (у цьому випадку білок може повернутися до попереднього стану);

• незворотною (у цьому випадку конформаційні властивості втрачені назавжди).

Денатурацію викликають різні чинники, а саме: зміна рН, температури, хімічні реагенти тощо. З найпростішою температурною незворотною денатурацією ми маємо справу, коли готуємо собі на сніданок варені яйця.

За пропозицією датського біохіміка К. У. Ліндерстрьома-Ланга, в архітектурі білкової молекули прийнято розрізняти чотири рівні організації:

- первинна структура,
- вторинна структура,
- третинна структура,
- четвертинна структура.

У стабілізації кожної структури вирішальна роль належить окремим видам хімічних зв'язків, а решта відіграють допоміжну роль. Головними типами зв'язків, які визначають конформацію білкової молекули є:

- пептидний,
- водневий,
- дисульфідний,
- іонний,
- гідрофобний.

Пептидний зв'язок відноситься до ковалентних, він виникає між карбоксильною і аміногрупою амінокислот.

Водневий зв'язок у молекулах білка найчастіше утворюється при взаємодії атома Гідрогену аміногрупи залишку однієї амінокислоти з атомами Оксигену карбонільної групи залишку іншої амінокислоти. Водневий зв'язок у молекулі білка може бути внутрішньоланцюговим (з'єднує окремі витки однієї спіралі) і міжланцюговим (з'єднує різні поліпептидні ланцюги). Він, на відміну від інших зв'язків, досить слабкий. Енергія цього зв'язку дорівнює 6 кДж, тоді як, наприклад, енергія ковалентного зв'язку між атомами Карбону становить близько 250 кДж. Тому водневий зв'язок легко утворюється і легко руйнується при звичайних умовах.

Дисульфідний ковалентний зв'язок утворюють між собою залишки амінокислоти цистеїну. Він досить міцний і виникає внаслідок

відщеплення атомів Гідрогену від сульфгідрильних груп двох амінокислотних залишків цистеїну. Дисульфідний зв'язок також може бути внутрішньоланцюговим і міжланцюговим.

Іонний зв'язок утворюється при наявності у поліпептидних ланцюгах молекул білків залишків амінокислот, які мають додаткові нітрогенвмісні (лізин, аргінін, гістидин) і карбоксильні групи (аспаргінова та глутамінова кислоти). Вони перебувають переважно в іонізованому стані. Наслідком цього є електростатична взаємодія між ними.

Гідрофобний зв'язок утворюється внаслідок міжмолекулярної взаємодії під дією сил Ван-дер-Ваальса між гідрофобними радикалами амінокислот. Наприклад, аланіну, валіну, лейцину, фенілаланіну тощо.

Скелет білкової молекули утворюють амінокислоти, об'єднані у пептидні ланцюжки.

☑ Послідовність амінокислотних залишків, з'єднаних між собою пептидним зв'язком, називають первинною структурою білків.

Первинна структура білка лінійна. Вона визначає всі інші рівні організації молекули. Це принципово важливий факт, на який потрібно звернути увагу.

Завдяки водневим зв'язкам пептидна лінійка закручується або згинається, створюючи вторинну структуру білків.

☑ Вторинна структура білка — це зміна конформації молекули, яка виникає завдяки водневим зв'язкам між Гідрогеном аміногрупи і Оксигеном карбоксильної групи.

При утворенні вторинної структури виникає просторова впорядкованість двох типів:

- альфа (α)-спіраль;
- бета (β)-складчастість.

Будову вторинної структури білків з'ясували у 1951 р. американські біохіміки Л. Полінг і Р. Корі. α-спіраль має вигляд туго закрученого стрижня. Водневі зв'язки виникають вздовж пептидного ланцюга між Гідрогеном аміногрупи першого і Оксигеном карбоксильної групи четвертого амінокислотного залишку. Радикали у цьому випадку стирчать назовні. β-складки більш витягнуті, вони мають плоску, а не спіральну форму. Водневі зв'язки

виникають не вздовж ланцюга, а між різними ланцюгами або віддаленими ділянками однієї молекули. До деякої міри відмінності між цими двома структурами ми можемо уявити, коли порівняємо шерсть та шовк. Шерсть, в основі будови якої лежить α -спірально-прутка. Окремі шерстинки після розтягування легко повертаються до попереднього стану. β -складчасті лінійні молекули шовку вже “розтягнуті”, ось чому шовк менш еластичний. Плоскі гладенькі молекули легко переміщуються одна відносно одної. Цим пояснюється гнучкість шовкової тканини, її гладенька та тоненька структура.

Великі білкові молекули можуть мати ділянки як одного, так і іншого типу. Так, α -кератин, з якого складається волосся, — це повністю α -спіральний білок. У міоглобіні та гемоглобіні (важливих білках м'язів та крові) вміст α -спіральних ділянок 75%, а у сироватковому альбуміні крові — до 50%. З іншого боку, є білки, які повністю утворені β -складчастими структурами. Наприклад, один з нейротоксинів зміїної отрути, фіброїн шовку. А у ферментах рибонуклеазі та хімотрипсині їх доля, відповідно, 83% та 92%.

Наявність у різноманітних за своїми властивостями білках лише двох принципово різних типів організації має величезне загальнобіологічне значення. Вона свідчить про однаковий початковий принцип організації первинних макромолекул. Усі подальші відмінності і особливості — це наслідок пристосування (адаптації) живих систем до умов зовнішнього середовища. Таким чином, сучасна біологія вважає, що не тільки цілісні організми пристосовуються до зовнішніх умов, але і їх молекулярні компоненти. Крім того, загальні для всіх білків принципи організації вказують на єдність походження всього живого. Це один із важливих біохімічних доказів теорії еволюції.

Якщо вторинна структура білка утворена за рахунок взаємодії між фрагментами пептидного скелета, то наступний рівень організації білкової молекули завдячує радикалам.

☑ Третинна структура — це просторова організація білка, яка утворюється за рахунок хімічних властивостей радикалів амінокислот.

Третинна структура, як правило, виникає автоматично. Часто рушійною силою, що спонукає до її утворення, є гідрофобна взаємодія. При цьому гідрофобні (неполярні) радикали амінокислот, намагаючись уникнути контакту з полярними групами води, орієнтуються всередину молекули, утворюючи так звані “сухі зони”, тимчасом як гідрофільні радикали знаходяться на поверхні молекули. Отже, виникає термодинамічна найвигідніша конформація молекули, яка є досить стабільною, оскільки має мінімальний запас енергії. Важлива роль також дисульфідних зв'язків, які виникають між залишками цистеїну. Завдяки цьому між досить часто віддаленими частинами ланцюга утворюються міцні ковалентні зшивки або містки. Суттєвий внесок у третинну організацію молекули робить також іонний зв'язок, який виникає між протилежно зарядженими радикалами. Важлива роль у виникненні даної структури білка належить також водневим зв'язкам між окремими радикалами амінокислот.

Залежно від того, який вигляд має третинна структура, розрізняють два основні типи білків:

- глобулярні (від латинського слова “глобула”-кулька);
- фібрилярні (“фібрила”-нитка).

Глобулярні білки добре розчиняються у воді, вони можуть легко транспортуватися у клітині. До глобулярних білків відносять гемоглобін крові, альбумін яєчного білка, ферменти.

☑ Фібрилярні білки — це нерозчинні довгі ниткоподібні молекули, їх функції пов'язані саме з їх формою. Це, головним чином, структурні та захисні білки. До фібрилярних білків відносять кератин шерсті та волосся, колаген сухожилків.

Промоделювати третинну організацію білкової молекули можна, якщо уявити низку намиста з різнокольорових намистин, що зібгана у купку чи скручена у жмут, але це досить примітивна і спрощена модель. За сучасними уявленнями, у великих білках поліпептидні ланцюги часто утворюють декілька просторово розділених ділянок, які називають доменами.

☑ Домен — це структурно-функціональна субодиниця, що нагадує окремий блок, подібний до невеликого білка.

Спеціальні фізико-хімічні методи показали, що домени — це реально існуючі структури. Середній розмір одного домену становить 100 — 150 амінокислотних залишків, але зустрічаються і значно більші утворення. Головну роль у формуванні доменних структур відіграють б-спіральні та в-складчасті ділянки поліпептидного ланцюга. За будовою домени поділяють на чотири класи:

- б/б — складаються, головним чином, з б-спіралей;
- в/в — складаються, головним чином, з в-складок;
- б/в — б-спіралі і в-складки чергуються вздовж ланцюга;
- б + в — б-спіралі і в-складки розташовані у різних сегментах молекули.

Слід відмітити, що різниця між вторинною та третинною структурами білків досить умовна, особливо для фібрилярних білків. Наприклад, білок кератин, з якого складається волосся, шкіра, пір'я, роги, — це три а-спіралі, які додатково закручені у суперспіраль. а-спіралі, як ви уже знаєте, фіксовані за рахунок водневих зв'язків, а окремі поліпептидні ланцюги поєднуються між собою за рахунок поперечних дисульфідних зв'язків, які виникають між сірковмісними радикалами цистеїну. Чим більше цієї амінокислоти у кератині, тим більш жорсткий білок утворюється. У твердому панцирі черепахи на долю цієї амінокислоти припадає до 18% амінокислотних залишків. Практична нерозчинність кератину у воді пояснюється тим, що цей білок містить значну кількість гідрофобних амінокислот, таких як фенілаланін, ізолейцин, метіонін і аланін. Але під дією води закручене волосся може розправлятися. Це відбувається тому, що порушуються водневі зв'язки і а-спіралі перетворюються на в-складки. Після висушування зв'язки відновлюються і молекули повертаються до попереднього стану. Коли мокре волосся накрутити на бігуді, то воно певний час, за рахунок новоутворених водневих зв'язків, може тримати задану форму. Жінки добре знають, що це ненадовго. Таку зачіску потрібно постійно відновлювати. Але ще на початку ХХ століття перукарі почали застосовувати справжню біохімічну технологію, яка отримала назву перманенту, або хімічної завивки. Ми добре знаємо, що завите у такий

спосіб волосся довго зберігає хвилястість. Що ж відбувається під час хімічної завивки? Спочатку вологе волосся накручують на бігуді, щоб надати необхідну форму. Потім його змочують відповідними реагентами, які розривають поперечні дисульфідні зв'язки. Потому волосся зволожують і нагрівають. Це призводить до розриву водневих зв'язків та розкручування а-спіралі. Через деякий час відновлювальний розчин змивають, а волосся обробляють окиснювачем для створення нових дисульфідних зв'язків. Після промивання та висушування кератин волосся знову повертається до попередньої конформації. Але тепер воно утворює бажані нам хвилясті пасма.

☑ Первинна, вторинна і третинна структури відображають всі можливі рівні організації одноланцюжкової молекули білка.

Але досить часто природні (нативні) білки складаються з декількох окремих поліпептидних ланцюгів. Просторове розташування цих поліпептидних послідовностей має назву четвертинної структури білка.

☑ Четвертинна структура — це спосіб укладання окремих молекул білка у третинній конформації одна відносно іншої.

Четвертинна структура білка — це складні надмолекулярні комплекси. Вони стабілізуються за рахунок зв'язків, які виникають між субодинамиціями, що контактують.

☑ Четвертинна структура білка, на відміну від третинної, не є обов'язковою конформацією. Вона властива лише білкам, які складаються з окремих поліпептидних ланцюгів.

Для того, щоб проілюструвати особливості третинної і четвертинної організації молекули, розглянемо будову двох білків — міоглобіну та гемоглобіну. Вони виконують функцію перенесення кисню у хребетних. З шкільного курсу біології ви мали б пам'ятати, що аеробний (з киснем) шлях окиснення енергетично більш досконалий, ніж анаеробний (безкисневий). Тому проблема транспортування кисню для організмів має велике значення. Якби всі живі організми користувалися тільки тим киснем, який може проникнути через зовнішню поверхню, то розвиток високоорганізованих багатоклітинних форм життя на Землі був би неможливим. Виникнення спеціальних молекул,

які здатні переносити кисень – важливий етап у еволюції живих організмів.

Міоглобін відповідає за транспортування кисню у скелетних м'язах. Цей білок містить не лише пептидну компоненту, але й не пептидну частину, яку називають гемом.

Гем складається з органічної частини і атома Феруму, який, власне, і переносить кисень. Просторова структура міоглобіну була з'ясована Дж. Кендом у 1957 р. за допомогою методу рентгенструктурного аналізу. Молекула міоглобіну надзвичайно компактна. Це кубик з гранями 4,5; 3,5; 2,5 нм, який містить 153 амінокислотні залишки, з'єднані пептидним зв'язком. Близько 75% основного ланцюга міоглобіну знаходиться в α -спіралі. Якщо міоглобін денатурувати 8М розчином сечовини, то кількість α -спіралізованих ділянок значно зменшується і здатність переносити кисень зникнуть. Після видалення сечовини обидві властивості повністю відновлюються. Це служить доказом того, що складна тримірна структура міоглобіну закладена в самій природі амінокислотної послідовності. Вона визначає як конформацію білка, так і його біологічну активність.

Гемоглобін також складний білок, який містить гем. Просторова структура гемоглобіну була встановлена у 1957 р. М. Перутцом. Цікаво, що ця складна титанічна робота розпочалася ще у 1936 р., коли австрійський студент приїхав у Кембриджський університет для виконання дипломної роботи.

На відміну від міоглобіну, гемоглобін має четвертинну структуру. Він складається з двох пар поліпептидних ланцюгів, кожен з яких взаємодіє з гемом. Окремі поліпептидні ланцюги гемоглобіну подібні до міоглобіну. Виникнення цього білка – новий наступний етап у еволюції транспортних білків. Чотиримірний гемоглобін здатен до переносу не тільки кисню, але і протонів та вуглекислого газу. Його функціональні властивості залежать від наявності в навколишньому середовищі певних молекул. Це означає, що еволюційний перехід від одноланцюгового міоглобіну до чотириланцюгового гемоглобіну привів до появи структури, здатної сприймати інформацію з довкілля.

Таким чином, порівнюючи будову двох споріднених транспортних білків, можна зробити висновок, що для кожного окремого білка характерна власна просторова структура. Вона суворо індивідуальна і генетично визначена. Саме просторова структура білків, або конформація, відіграє провідну роль у виконанні цими молекулами їх біологічних функцій.

☑ Конформаційна інформація задається порядком залишків амінокислот у поліпептидному ланцюзі. Вона визначає певну тривимірну орієнтацію поліпептидного ланцюга і спосіб досягнення цієї орієнтації.

Експерименти з ренатурації показали, що у випадку зворотної денатурації білок залишається біологічно активним. Якщо збереглася цілісність амінокислотної послідовності, то молекула відновлює свою просторову організацію.

☑ При фізіологічних умовах стан білка, який відповідає нативній третинній структурі, є термодинамічно стабільним, тобто енергетично вигідним.

Експерименти свідчать, що інформація, необхідна для згортання білка у нативну конформацію, закладена у його амінокислотній послідовності. Роль амінокислотної послідовності, як первинної і головної інформації про конформацію білка, ілюструє природа такої хвороби, як серпоподібноклітинна анемія. Це важке захворювання вперше було описане американським лікарем Дж. Херриком у 1904 р. До нього звернувся хворий 21-річний студент-негр. Він скаржився на лихоманку і кашель, слабкість, головний біль, приступи важкого серцебиття. З дитинства він часто страждав від наривів на ногах, які важко заживали. При обстеженні не було виявлено ніяких особливих змін в організмі, крім порушень серцевої діяльності та анемії (зниженого вдвічі рівня гемоглобіну у крові). Складалося враження, що серце пацієнта працює під дією потужних стимулюючих препаратів, яких, насправді, хворий не отримував. Лише мікроскопічні дослідження клітин крові виявили, що у цього хворого еритроцити мають незвичну місяцеподібну форму. Вони нагадували серп. Дж. Херрик був вражений такою незвичною хворобою, яка не мала під собою ніяких очевидних причин, крім незвичної форми еритро-

цитів. Після публікації з описом цього випадку були виявлені й інші випадки захворювання на серпоподібноклітинну анемію. Вона досить часто зустрічається у негрів – 4 випадки на 1000 чоловік. Причина цього захворювання була з'ясована лише у 1954 р. В. Інгремом. Він виявив, що серпоподібноклітинна анемія викликана тим, що у двох однакових поліпептидних ланцюгах гемоглобіну хворих замість глутаміну (гідрофільного амінокислотного залишку) знаходиться валін (гідрофобний амінокислотний залишок) (рис. 1.24).

Норма	-Val-	His-	Leu-	Trp-	Pro-	Gln-	Gly-	-Lys-
Хвороба	-Val-	His-	Leu-	Trp-	Pro-	Val-	Gly-	-Lys-

Наявність такої незначної зміни призвела до того, що дефектний гемоглобін не скручується у компактні глобули, а склеюється у довгі стрічки і втрачає здатність нормально переносити кисень. Саме недостатня кількість кисню в організмі і викликає всі ті важкі симптоми, які супроводжують захворювання. Такі захворювання отримали назву молекулярних хвороб. Серпоподібноклітинна анемія – це мутація. Вона виникла як своєрідний захист від іншої смертельної хвороби – малярії. Люди, які є носіями гену цієї анемії більш стійкі до важкої малярії. На цьому прикладі ми з вами побачили, що генетичні порушення – мутації – можуть бути одночасно і корисними і шкідливими. На сьогоднішній день відомо більше 100 мутантних форм гемоглобіну. Таким чином, на прикладі гемоглобіну ми ще раз пересвідчилися у тому, що сама первинна структура несе у собі всі інші рівні організації молекул. Її зміна призводить до появи якісно нових функцій і можливостей.

Класифікація білків

Величезна кількість, різноманітність будови і функцій ускладнюють класифікацію білків. Білки поділяють на групи, використовуючи різноманітні підходи.

До найпростіших способів відноситься класифікація за функціональним принципом. Білки поділяють на групи, на підставі

основних функцій, які вони виконують під час метаболізму (табл. 1.13).

Таблиця 1.13

Класифікація білків за їх функціями

Клас білків	Приклади
Джерело енергії	Клейковина пшениці, міозин м'язів
Ферменти	Трипсин, амілаза, пепсин
Транспортні білки	Гемоглобін, міоглобін, цитохром С
Харчові та запасливі білки	Казеїн, альбумін, феритин
Скорочувальні білки	Актин, міозин, тубулін
Структурні білки	Кератин, фіброїн, колаген, еластин
Захисні білки	Фібриноген, імуноглобуліни
Антибіотики	Неокарциностатин, актиноксантин
Токсини	Ботулічний і дифтерійний токсини
Рецепторні білки	Родопсин, холінорецептори
Регуляторні білки та гормони	Інсулін, гормон росту, гістони

Білки, як і вуглеводи та ліпіди, є важливим джерелом енергії для організму. При розщепленні 1 г білка виділяється 17,6 кДж енергії. За рахунок окиснення білків організм людини одержує 10–15% енергії. Клейковина, що міститься у зерні пшениці, є основним білком муки. Міозин і актин м'язів – головні білки м'яса.

Найбільш різноманітним і спеціалізованим класом білків є ферменти. Ферменти – це білки, які прискорюють хімічні реакції в клітинах, тобто вони є каталізаторами різних біохімічних процесів. Цю групу сполук ми розглядатимемо окремо. Нині відомо близько 2000 різних ферментів. Наприклад, трипсин, амілаза і пепсин – це основні ферменти системи органів травлення.

Транспортні білки переносять у клітинах і організмах різні речовини. Це забезпечує нормальну життєдіяльність будь-яких живих систем. З такими транспортними білками, як міоглобін і гемоглобін, ми ознайомилися вище. Цитохроми переносять електрони у дихальних ланцюгах різноманітних клітин – від прокариотів до еукаріотів.

Харчові та запасливі білки є джерелом поживних речовин і енергії. Наприклад, альбумін курячого яйця є джерелом поживних речовин для розвитку зародка, казеїн молока потрібен для харчування потомства у ссавців. Феритин служить джерелом атомів Феруму, надзвичайно важливих для транспортування кисню.

Деякі білки здатні змінювати форму і скорочуватися. Це такі білки як міозин і актин м'язів. Тубулін відповідає за рух війок і джгутиків у одноклітинних організмів та у спеціалізованих клітинах багатоклітинних систем.

Багато білків утворюють волокна і жорсткі структури. Так, головним компонентом хрящів і сухожилля є білок колаген. Волосся, нігті і пір'я складаються з структурного білка кератину, а шовк і павутина – з фіброїну. Колаген і еластин становлять основу хрящів, які забезпечують опору і рух.

Живі організми здатні захищати своє внутрішнє середовище від сторонніх речовин. Фібриноген і тромбін забезпечують механічний захист. Вони запобігають втраті крові, утворюючи при пошкодженні судин кров'яні згустки. За молекулярний захист внутрішнього середовища організму відповідають імуноглобуліни та інші захисні білки. Вони відіграють головну роль у реалізації системи імунітету, утворюючи антитіла.

Білкову природу мають деякі антибіотики, отрути змій і павуків, бактеріальні токсини.

Деякі білки здатні передавати інформацію від зовнішнього середовища та всередині організму. Білок родопсин відповідає за сприйняття світлового сигналу. Це головна частина фоторецепторів ока. Холінорецептори реагують на нервові сигнали і відіграють важливу роль при передачі нервового імпульсу.

Білки відіграють важливу роль у процесах регуляції обміну речовин. Так, наприклад, гормон інсулін регулює кількість глюкози у крові. Білковий гормон росту регулює важливий процес збільшення розмірів тіла у ссавців. Гістони – це білки, які відіграють ключову роль у структурі ДНК. Вони на молекулярному рівні регулюють передачу і реалізацію спадкової інформації.

Існує також багато білків, які мають такі незвичайні функції, що навіть класифікувати їх важко. Так, у деяких арктичних риб у крові

є білок, який має властивості антифризу – він не дає крові цих тварин замерзати у холодній воді. У одній з африканських рослин є білок, який має надзвичайно солодкий смак. Він у 100 тисяч разів солодший за цукор. У комах у місцях прикріплення крил знаходиться білок резилін, який має майже ідеальну еластичність і відіграє роль своєрідних “шарнірів”, які зменшують тертя.

Принципово відмінний від функціонального підходу – це способи класифікації білків за фізико-хімічними властивостями та хімічним складом. За фізико-хімічними властивостями білки поділяють на вже відомі вам групи:

- глобулярні білки;
- фібрилярні білки.

За хімічними ознаками білки можна поділити на різні групи, але найпоширенішим є поділ на:

- прості – протеїни, до складу яких входять лише залишки амінокислот.
- складні – протеїди, молекули яких крім залишків амінокислот містять ще й інші компоненти.

Протеїни і протеїди, в свою чергу, поділяють на ряд класів, які характеризуються різними фізико-хімічними властивостями та хімічним складом.

До простих білків відносять практично всі фібрилярні білки і частину глобулярних. Протеїни поділяють на такі основні класи:

- протеїноїди;
- альбуміни;
- глобуліни;
- протаміни;
- проламіни;
- глутеліни.

Протеїноїди відносяться до фібрилярних білків, а альбуміни, глобуліни, протаміни, проламіни і глутеліни – до глобулярних.

Протеїноїди входять до складу тваринних тканин і виконують механічні та опорні функції. Вони практично нерозчинні і характеризуються високим вмістом сірковмісних амінокислот (цистеїну і метіоніну). Протеїноїди входять до складу білків волосся, рогів, хрящів, покривних тканин. Усі вони відзначаються високою

міцністю і еластичністю. До протеїноідів належать кератин, фіброїн шовку, колаген, еластин тощо.

Альбуміни — білки, широко розповсюджені у тваринному і рослинному світі. Це гідрофільні сполуки, які добре розчиняються у воді і розчинах солей. Молекули альбумінів мають еліпсоподібну компактну форму. Вони виконують важливу роль у транспорті різних речовин, зокрема гідрофобних. Альбуміни входять до складу цитоплазми клітин та різних рідин організму (наприклад, сироватки крові і лімфи).

Глобуліни також широко розповсюджені у тваринних і рослинних тканинах. Їх багато у зерні злаків, насінні соняшника, льону, бавовнику та бобових. На відміну від альбумінів, глобуліни не розчиняються у концентрованих розчинах нейтральних солей. Цю властивість використовують для їх виділення.

Протаміни — це прості білки з високим вмістом гістидину, лізину і аргініну. Їх розчини мають лужні властивості. Протаміни добре розчиняються у воді і не осаджуються навіть при кип'ятінні.

Проламіни і глутеліни розповсюджені, в основному, у рослинному світі. Проламіни входять до складу насіння злакових культур. Їх компонентний склад є генетичною ознакою сорту. Значна кількість глутелінів міститься в зелених частинах рослин та насінні. До їх складу входить велика кількість глутамінової кислоти і лізину. Ці білки погано розчинні у воді і добре розчинні у розчинах лугів.

☑ Небілкову частину протеїдів (складних білків) називають простетичною групою.

Залежно від хімічної природи простетичної групи, складні білки поділяють на такі основні класи:

- нуклеопротеїди;
- хромопротеїди;
- металопротеїди;
- глікопротеїди;
- фосфопротеїди;
- ліпопротеїди.

Нуклеопротеїди — це складні білки, простетичною групою яких є нуклеїнові кислоти, а білкову частину складають гістони.

Гістони відіграють головну роль у впорядкуванні молекул ДНК у ядрах еукаріотичних клітин. До їх складу входить у середньому 26% аргініну, 8–10% лізину, що зумовлює лужний характер їх розчинів. Гістони належать до надзвичайно консервативних білків. Їх амінокислотний склад подібний навіть у зовсім різних організмів. Так, наприклад, пептидні послідовності у гістоні Н4 корови і гороху відрізняються лише двома амінокислотними залишками. Така еволюційна стабільність свідчить про повну відповідність між будовою молекул і їх функціями. Молекулярна маса нуклеопротеїдів коливається від кількох десятків тисяч до мільйонів дальтон. Їх розчини мають високу в'язкість. З цими білками пов'язані основні процеси у живих організмів: ріст, розвиток, розмноження, передача і реалізація спадкової інформації.

Хромопротеїди і металопротеїди у складі простетичної групи містять метал. У хромопротеїдів вона забарвлена, а метал включений у складну органічну конструкцію. До цього класу білків відносяться міоглобін і гемоглобін, хлорофіл тощо. У металопротеїдів, на відміну від хромопротеїдів, метали простетичної групи з'єднуються з білком безпосередньо. До складу простетичної групи хромопротеїдів і металопротеїдів може входити Ферум, Купрум, Кобальт, Цинк тощо.

Глікопротеїди поділяють на власне глікопротеїди, протеоглікани і мукопротеїди. У складі простетичної групи вони містять залишки вуглеводів та їх похідних. Ця група білків досить різноманітна. Вуглеводна компонента глікопротеїдів — олігосахариди. Протеоглікани — це відносно короткі пептиди, приєднані до полісахаридів. Вуглеводи мукопротеїдів містить Нітроген. Всі білки цих класів відіграють значну роль у структурі і функціях клітин. Наприклад, глікопротеїди мембран відповідають за розпізнавання клітин. Протеоглікани створюють структурний скелет хрящів. Мукопротеїди — основа в'язкої частини слини і слизу. Всі імуноглобуліни людини містять вуглеводи.

Фосфопротеїди — це етери фосфорної кислоти. Фосфати приєднуються до гідроксильних груп серину, треоніну і тирозину. До фосфопротеїдів належить велика кількість білків організму, які виконують важливі функції. Вони входять до складу тканин, які є по-

живним середовищем для ембріонів і молодих організмів. Наприклад, до фосфопротеїдів відносяться білки яйця, казеїн молока.

Ліпопротеїди — це білки, до складу простетичної групи яких входять ліпіди та їх похідні (тригліцериди, фосфатиди, холестерин тощо). Ліпопротеїди досить розповсюджені в тканинах рослин і тварин як складова частина цитоплазми і клітинних структура. Вони є основою біологічних мембран і різних органів клітини.

Нуклеїнові кислоти

До полінуклеїнових кислот відносяться дезоксирибонуклеїнова (ДНК) і рибонуклеїнові (РНК) кислоти. Це найважливіші біополімери, які відіграють головну роль у зберіганні, передачі і реалізації генетичної інформації у живих клітинах.

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 (1844 — 1895), 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. Кьосель (1853 — 1927) 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. Завдяки дослідженням будови і функціонування цих полімерів у середині XX століття виникла нова біологічна наука — молекулярна біологія. Саме з нею пов’язані найвизначніші досягнення біології другої половини XX століття.

Полінуклеїнові кислоти належать до складних гетерополімерів, мономерами яких є нуклеотиди. Мономери не лише відрізняються між собою, але і кожен мономер має складну будову.

☑ Первинна структура нуклеїнових кислот — це ланцюг з нуклеотидів, які зв’язані ковалентним 5' - 3' - фосфодіефірним зв’язком.

Номенклатура полімеру залежить від порядку атомів Карбону у моносахариді. Азотисті основи приєднані до першого атому Кар-

бону ковалентним глікозидним зв’язком. У побудові первинної структури нуклеїнових кислот вони участі не приймають. Фосфат з одного боку з’єднує п’ятий, а з другого — третій атом Карбону у моносахариді (рис. 1.25).

При аналізі первинної структури полінуклеїнових кислот напрошується певна аналогія з первинною структурою білка. Як і білки, полімерні ланцюжки нуклеїнових кислот мають різні за будовою кінці — 5', який закінчується фосфатною групою, і 3', який закінчується гідроксильною групою. Вони називаються, відповідно, 5' — кінець і 3' — кінець.

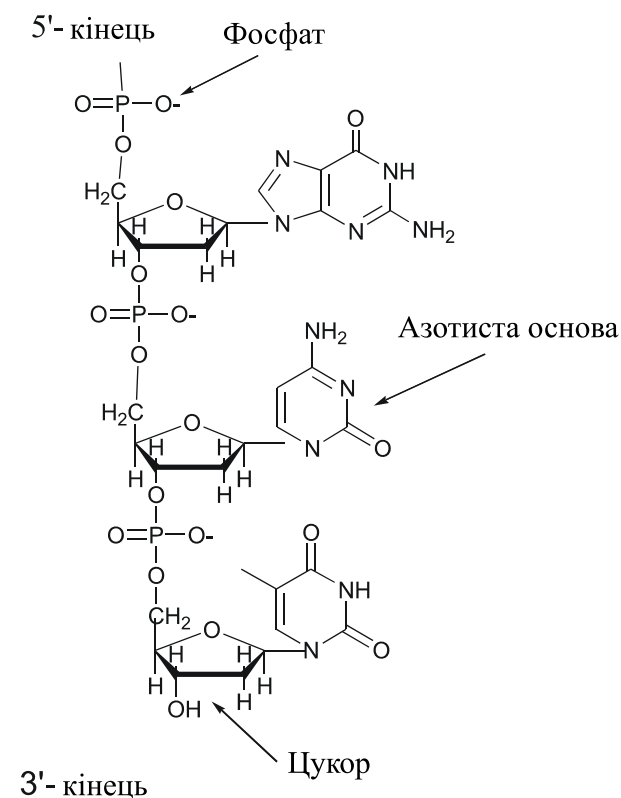
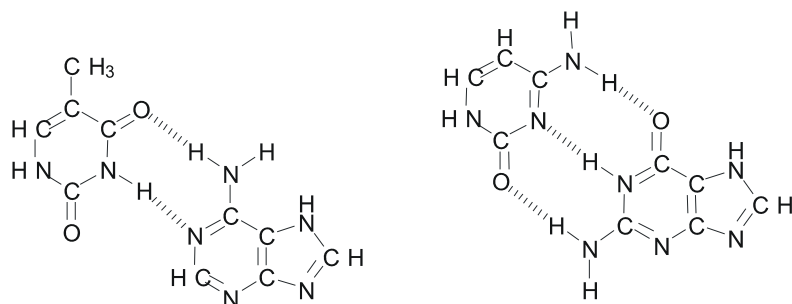


Рис. 1.25. Будова нуклеотидного полімера

Значний вклад у розшифрування будови нуклеїнових кислот вніс американський біохімік Е. Чаргафф, який народився у 1905 році у м. Чернівці. Аналізуючи у 50-х рр. ХХ століття склад нуклеїнових кислот різної природи, Е. Чаргафф вивів що:

☑ Співвідношення суми аденінів з тимінами до суми гуанінів з цитозинами однакове у ДНК з різних клітин.

Ця закономірність відома під назвою правила Чаргаффа. Вона лежить у основі побудови вторинної структури нуклеїнових кислот. Вторинна структура створюється завдяки специфічним водневим зв'язкам, як виникають між азотистими основами (рис. 1.26).



Пара тимін –аденін

Пара цитозин –гуанін

— Ковалентний зв'язок

.....

Водневий зв'язок

Рис. 1.26. Комплементарність азотистих основ

У зв'язку з тим, що між тиміном (урацилом) виникають два водневі зв'язки, а між цитозином і гуаніном – три, співвідношення між цими парами основ завжди стало.

☑ Пари азотистих основ, між якими виникають водневі зв'язки, називають комплементарними (відповідними), а закономірність їх утворення – принципом комплементарності (відповідності).

Таким чином, у випадку, коли виникає вторинна структура нуклеїнових кислот, навпроти тиміну (урацилу) завжди знаходиться аденін, а навпроти цитозину – гуанін.

☑ Вторинна структура нуклеїнових кислот утворена завдяки водневим зв'язкам, які виникають між комплементарними азотистими основами.

Сама по собі вторинна структура нуклеїнових кислот нестійка, але вона відіграє значну роль у просторовій організації макромолекул. На відміну від білків, третинна структура яких відрізняється значною різноманітністю, третинна структура полінуклеїнових кислот жорстко визначена. Вона залежить від типу полінуклеїнової кислоти і її функцій. А. Кьоссель виявив, що, залежно від природи моносахариду, нуклеїнові кислоти поділяються на два типи:

- рибонуклеїнові (РНК), у складі нуклеотидів яких знаходиться рибоза;
- дезоксирибонуклеїнові (ДНК), у складі нуклеотидів яких знаходиться дезоксирибоза.

У побудові цих полімерів існує декілька принципових відмінностей (табл. 1.14):

Таблиця 1.14

Порівняння ДНК і РНК

Параметри	ДНК	РНК
Первинна структура	Дезоксирибоза, тимін	Рибоза, урацил
Вторинна структура	Двониткова	Однониткова
Третинна структура	Подвійна спіраль	Залежить від функції
Молекулярна маса	Дуже велика	Середня і мала

На рівні первинної структури полінуклеїнові кислоти відрізняються не лише видом моносахариду (рибоза чи дезоксирибоза), але і типом азотистих основ. Аденін, гуанін і цитозин входять до складу нуклеотидів як ДНК, так і РНК, але тимін зустрічається лише у ДНК, а урацил – тільки у РНК.

Розміри нуклеїнових кислот залежать від їх типу і функції. Їх визначають трьома різними способами:

- через молекулярну масу (у дальтонах);
- через кількість нуклеотидів (для РНК – у нуклеотидах, а для ДНК – у парах нуклеотидів);
- через константу седиментації (у свебергах, $1 S = 10^{-13}$ сек.).

Константа (коефіцієнт) седиментації біологічних макромолекул визначається за допомогою високошвидкісного центрифугування (ультрацентрифугування). Залежно від маси і просторової організації макромолекули осаджуються у центрифужних пробірках з різною швидкістю. Константу седиментації біологічних макромолекул виражають у одиницях, названих на честь шведського дослідника Т. Свеберга. Це величина постійна для даного виду макромолекул.

Рибонуклеїнові кислоти у клітині виконують функції, пов'язані з копіюванням і реалізацією генетичної інформації. На частку РНК у організмі хребетних припадає 5–10% від загальної маси нуклеїнових кислот. Найпоширенішими видами РНК є:

- інформаційна або матрична (мРНК) – включає фрагмент генетичної інформації і транспортує її до місця синтезу білка (у еукаріотів – з ядра у цитоплазму), бере участь у біосинтезі білка;
- рибосомальна (рРНК) – входить до складу рибосом;
- транспортна (тРНК) – відповідає за розпізнавання і транспорт амінокислот у біосинтезі білка на рибосомах.

Вміст РНК у клітині і співвідношення між її окремими видами залежить від інтенсивності поділу клітини і швидкості біосинтезу білка. У клітин з високою метаболічною активністю він вищий, ніж у клітин, які не мають таких властивостей (табл. 1.15). Але коли клітини активно функціонують, то співвідношення між різними видами РНК визначається їх роллю у метаболічних процесах і приблизно становить:

- мРНК – 2–5%;
- рРНК – 80–85%;
- тРНК – 14–16%.

Таблиця 1.15

Характеристика РНК у *E. coli* (кишкової палички)

Вид РНК	Вміст у клітині, %	Молекулярна маса, кДа	Число нуклеотидів	Константа седиментації, S
Рибосомальна	80	1200; 550; 360	3700, 1700, 120	23, 16, 5
Транспортна	15	250	75	4
Матрична	5	250–10000	75–3000	4–26

Молекула РНК, за винятком деяких вірусів, одноланцюгова. Незважаючи на це, вона здатна набувати у просторі певної стабільної форми, яка пов'язана з її функціональною активністю. Через одноланцюговість нуклеотидний склад РНК не підкоряється правилу комплементарності. Але деякі ділянки містять комплементарні послідовності, які здатні до взаємодії. Між ними виникають водневі зв'язки, які приводять до утворення “шпильок” (рис. 1.27).

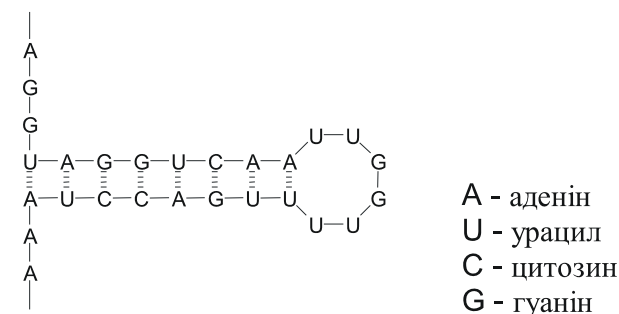


Рис. 1.27. Схема утворення “шпильки” на ланцюзі молекули РНК

☑ “Шпильки” – це петлі, які утворюються на одноланцюговій молекулі РНК між сусідніми комплементарними ділянками нуклеотидної послідовності.

Утворення “шпильок” має велике значення у стабілізації просторової структури РНК. Частка подвоєних ділянок у різних видів РНК змінюється у широких межах, становлячи, у середньому, 50%.

Серед полімерних рибонуклеїнових кислот найхарактернішу просторову структуру має тРНК. Ця сполука відповідає за доставку і розпізнавання амінокислотних залишків у процесі біосинтезу білка. У 1965 році Р. Холлі встановив первинну структуру однієї з тРНК і запропонував модель її вторинної структури. Вона отримала назву “листок конюшини” (рис. 1.28).

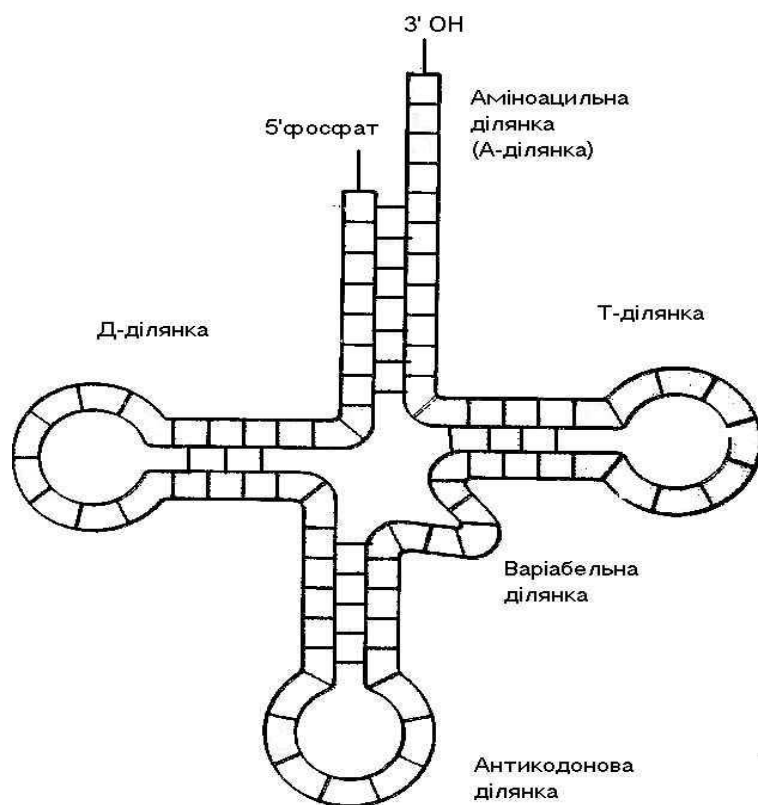


Рис. 1.28. Структура “листка конюшини” тРНК

На сьогодні визначено будову більше 100 тРНК, але всі вони виявилися досить подібними. У структурі тРНК одноланцюгові

ділянки чергуються дволанцюговими, стабілізованими водневими зв’язками між комплементарними азотистими основами. До 3’-кінцевої ділянки через групу ОН приєднується амінокислота, тому цю гілку називають аміноацильною ділянкою (А-ділянкою). Протилежна до неї гілка несе у собі антикодон, який, відповідно до генетичного коду, визначає тип тРНК. Це антикодонова ділянка. Т-ділянка названа по типовому тиміновому нуклеотиду. Д-ділянка містить два (ди-) модифікованих урацилових нуклеотиди. Невеличка варіабельна ділянка характеризується надзвичайно нестійким складом. Більш детально про функціональну активність тРНК ми поговоримо тоді, коли будемо розглядати процес біосинтезу білка.

Модель типу “листок конюшини” прояснила багато властивостей тРНК, але гідродинамічні характеристики молекули свідчили про те, що вона упакована більш компактно. За допомогою методів рентген-структурного аналізу американські дослідники під керівництвом А. Річа і англійські під керівництвом лауреата Нобелівської премії А. Клуґа встановили третинну структуру тРНК. Виявилось, що у просторі “листок конюшини” згинається, нагадуючи латинську літеру L.

Серед різноманітних рибонуклеїнових полімерів, конформаційна організація тРНК досліджена найкраще. Але вчені вважають, що загальні закономірності, знайдені у будові цієї молекули, реалізуються і в інших одноланцюгових полінуклеотидах.

Матрична (інформаційна) РНК – це комплементарні копії фрагментів ДНК, які відповідають працюючим у даний момент генам. Ці лінійні молекули надзвичайно гетерогенні. Вони мають різну молекулярну масу і довжину. У одній еукаріотичній клітині одночасно може знаходитися більше 10^4 різних молекул мРНК.

Рибосомальні РНК – основний компонент рибосом. Вони становлять доб 5 % їх маси. Це нуклеопротеїди, які здатні до самозбирання. Розміри РНК, які входять до складу рибосом, фіксовані і специфічні для прокариотів і еукаріотів. У прокариотичних клітинах міститься три види рРНК, а у еукаріотичних – чотири.

Більш детально про будову мРНК та рРНК ми поговоримо тоді, коли будемо знайомитися з процесом біосинтезу білка.

Нуклеїнові кислоти, виділені у 1868 р., були, власне ДНК. Незважаючи на те, що Ф. Мішер та інші дослідники не лише виділили ці сполуки, але і вивчали їх основні властивості, ковалентна будова і просторова структура ДНК залишалася невідомою аж до середини ХХ століття. Е. Чаргафф дослідив нуклеотидний склад ДНК, виділених з різних організмів (табл. 1.16). Він виявив не лише принцип комплементарності, але і ряд інших закономірностей:

- Всі препарати ДНК, виділені з різних клітин одного і того ж багатоклітинного організму, мають однаковий нуклеотидний склад.

- Нуклеотидний склад ДНК у різних видів різний.

- Нуклеотидний склад ДНК у даного виду постійний незалежно від віку та умов середовища.

- Кількість аденінових основ будь-якої ДНК дорівнює кількості тимінових (аденін = тимін), а кількість гуанінових основ – кількості цитозинових (гуанін = цитозин).

- Сума пуринових основ (аденін + гуанін) дорівнює сумі піримідинових (цитозин + тимін).

Таблиця 1.16

Співвідношення азотистих основ у ДНК різних видів

Організм	Нуклеотидний склад, %				Співвідношення		
	А	Г	С	Т	А/Т	Г/С	Пурин./піримід.
Людина	30,9	19,9	19,8	29,4	1,05	1,00	1,04
Вівця	29,3	21,4	21,0	28,3	1,03	1,02	1,03
Курка	28,8	20,5	21,5	29,3	1,02	0,95	0,97
Черепаша	29,7	22,0	21,3	27,9	1,05	1,03	1,05
Лосось	29,7	20,8	20,4	29,1	1,02	1,02	1,02
Пшениця	27,3	22,7	22,8	27,1	1,01	1,00	1,00
Дріжджі	31,3	18,7	17,1	32,9	0,95	1,09	1,00
E. coli	24,7	26,0	25,7	23,6	1,04	1,01	1,03

Ці кількісні співвідношення, підтверджені багатьма дослідниками, відіграли значну роль у встановленні структурної органі-

зації молекули ДНК. Крім того, у зв'язку з високою в'язкістю розчинів, у кінці 40-х рр. ХХ століття було висунуте припущення, що ДНК – це не компактні клубки, а жорсткі довгі палички. При нагріванні розчинів в'язкість істотно змінюється. Це вказує на те, що стабілізація тримірної структури пов'язана з водневими, а не ковалентними зв'язками. У 1950–1953 рр. Р. Франклін та М. Уїлкінс отримали рентгеноструктурні дані про конформацію пуринових та піримідинових основ та нуклеотидів у молекулі ДНК, що переконливо свідчило про спіральну структуру з періодичністю вздовж осі.

Проаналізувавши результати досліджень різних авторів та власні дані, американець Дж. Уотсон (н. 1928 р.) і англієць Ф. Крік (н. 1916 р.) у 1953 р. запропонували модель тримірної структури ДНК. Це повідомлення молодих дослідників (Ф. Кріку було 35 років, а Дж. Уотсону – лише 25 років) було опубліковане у журналі “Nature”. Воно відіграло принципово важливу роль у розвитку молекулярної біології та генетики. У 1962 р. Дж. Уотсон і Ф. Крік разом з М. Уїлкінсом були нагороджені за цю роботу Нобелівською премією у галузі фізіології і медицини.

Характерні особливості просторової організації молекули ДНК (“подвійної спіралі”) такі (рис. 1.29):

- Пуринові та піримідинові основи розташовані всередині спіралі й з'єднані між собою водневими зв'язками відповідно принципу комплементарності.

- Залишки фосфату і дезоксирибози з'єднані ковалентними зв'язками і знаходяться назовні від осі спіралі.

- Площина азотистих основ майже перпендикулярна осі спіралі й ланцюгу з фосфатів і цукру.

- Діаметр спіралі 2,0 нм. Відстань між сусідніми основами вздовж осі – 0,34 нм. Таким чином, на один виток спіралі припадає 10 нуклеотидів, що відповідає 3,4 нм.

- Два полінуклеотидні ланцюги утримуються разом завдяки водневим зв'язкам між азотистими основами відповідно до принципу комплементарності.

- Послідовність нуклеотидів у одному ланцюзі не має ніяких обмежень.

• Відповідно до принципу комплементарності, ланцюги ДНК направлені у протилежну сторону (антипаралельні).

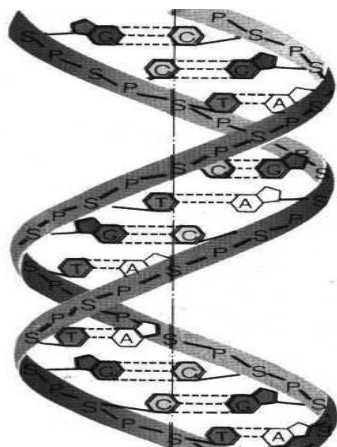


Рис. 1.29. Модель просторової організації ДНК Дж. Уотсона і Ф. Кріка

На сьогодні накопичена значна інформація про конформаційний стан ДНК. Здебільшого молекула знаходиться у вигляді “подвійної спіралі”, описаної Дж. Уотсоном і Ф. Кріком.

Третинна структура ДНК представлена двома полідезоксиробонуклеїновими ланцюгами, утвореними ковалентно зв’язаними фосфатами і дезоксирибозою. Ланцюги з’єднані один з одним за допомогою водневих зв’язків між комплементарними азотистими основами і утворюють спіраль навколо спільної осі.

За моделлю Уотсона-Кріка вчені не тільки роз’яснили багато фізичних та хімічних властивостей ДНК, але й висловили припущення про можливі механізми точного самоподвоєння ДНК. Модель узгоджувалася зі всіма відомими даними за нею пояснювався спосіб точного самовідтворення спадкової інформації.

Молекула ДНК – місце збереження у клітині спадкової інформації. Це дволанцюговий лінійний полімер. Вона надзвичайно дов-

га. Якщо витягнути у одну лінію всі ДНК, які містяться у організмі людини, ми отримаємо нитку, яка у 100 разів більша, ніж відстань від Землі до Сонця. 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. Надзвичайно великі розміри подвійної спіралі ДНК не дають можливість їй вільно розташовуватися у клітині. Тому для цієї молекули характерне також специфічне упакування за допомогою білків. Детальніше це питання ми обговоримо при розгляді будови клітини.

Розділ 1.3

Основні молекулярні механізми життєдіяльності клітин

Однією з найважливіших властивостей біогенної форми знаходження хімічних елементів на Землі є те, що швидкість взаємоперетворень у живих системах набагато перевищує швидкість хімічних реакцій, які відбуваються у неживій природі. Вона забезпечується ферментативним каталізом. Його механізм характеризується вибірковістю і специфічністю. Іншою важливою характеристикою живої речовини є здатність до самовідтворення, яке забезпечується механізмом самоподвоєння (реплікація) ДНК. Це складний ферментативний процес, який уможливорює точно відтворити всю спадкову інформацію без втрат і викривлень. Реалізується генетична інформація через біосинтез білка. Всі процеси, пов'язані з ростом і функціонуванням живих систем, — це конкретні ферментативні реакції. Тому для їх виконання досить мати інформацію про відповідні ферменти. Саме біосинтез білків-ферментів і забезпечує протікання всіх життєвих процесів у живих системах. Таким чином, до основних біологічних молекулярних механізмів життєдіяльності клітин можна віднести:

- ферментативний каталіз;
- реплікацію і репарацію ДНК;
- біосинтез білка.

Ферменти і ферментативний каталіз

Ферментативні процеси відомі здавна. Народи багатьох країн володіли мистецтвом приготування хліба, вина, оцту, сиру. У основі всіх цих технологій є хімічні реакції, які відбуваються за участю катализаторів, які виділяють живі організми. Саме завдяки давно відомим процесам і з'явилися терміни “фермент” (від лат. fermentatio — бродіння) і “ензим” (від грецьк. ενθημη — у дріжджах).

☑ Ферменти або ензими — це специфічні і високоефективні катализатори хімічних реакцій, які виділяються живими організмами і мають білкову природу.

Вчених здавна цікавили як механізми ферментативних процесів, так і природа самих ферментів. Один з основоположників сучасної хімії, шведський вчений Й. Берцеліус у 1837 р. показав, що ферменти — це катализатори, які виробляються живими клітинами. Спроби виділити ферменти у чистому вигляді і з'ясувати їх хімічну природу робили багато вчених. Але те, що всі ферменти є білками, було остаточно доведено на початку 30-х років ХХ століття. Вперше це зробив у 1926 р. американський біохімік Дж. Самнер. Він виділив у кристалічному вигляді фермент уреазу і доказав, що вона є білком. У 1930 р. американець Дж. Нортроп одержав кристалічний пепсин, трипсин і хімотрипсин. Саме завдяки цим роботам було остаточно встановлено білкову природу ферментів. У наш час активно, базуючись на властивостях ферментів прискорювати біохімічні процеси, розвивається ціла промислова галузь — біотехнологія.

☑ Біотехнологія — це свідоме виробництво необхідних людині продуктів і матеріалів за допомогою біологічних об'єктів і процесів.

В біотехнології використовуються різноманітні керовані ферментативні реакції. Біотехнологічні процеси протікають як за участю живих організмів, так і за допомогою очищених ферментних систем. Сучасний етап розвитку людської техногенної культури не випадково називають “ерою біотехнології”. Саме з керованими біологічними процесами пов'язують надії на прогрес цивілізації.

Будова ферментів

Ферменти — найважливіший клас білків, універсальний за своїми біологічними функціями.

☑ Вивченням ферментів займається розділ біохімії, який називається ензимологія.

Метаболічна активність ферментів залежить від цілісності структурної організації цих білків і умов зовнішнього середовища.

Під дією ферментів швидкість біохімічних реакцій може зростати у мільйони і мільярди разів порівняно зі швидкістю цієї реакції у відсутності біологічного каталізатора. Наприклад, фермент уреаз прискорює розщеплення сечовини у 10^{14} разів.

☑ Речовина, яка перетворюється у процесі ферментативної реакції, має назву субстрату, а речовина, що утворюється у процесі такої реакції, називається продуктом.

Кожен фермент (Φ) може взаємодіяти лише зі своїми, притаманними йому субстратами (C), утворюючи фермент-субстратний комплекс (ΦC), який потім розпадається на фермент і продукт (Π) реакції:



Реальне існування фермент-субстратного комплексу було доведено різними методами. Наприклад, деякі комплекси нуклеїнових кислот і їх полімераз були виявлені безпосередньо за допомогою електронної мікроскопії і рентгенструктурного аналізу. Іншим доказом реальності фермент-субстратного комплексу є те, що при його утворенні часто змінюються фізичні властивості ферменту (наприклад, розчинність або термостабільність).

Вважається, що будь-який фермент має одне або декілька специфічних місць, у яких протікають ферментативні реакції. Це утворення називають активним центром ферменту.

☑ Активний центр ферменту — це особлива ділянка молекули білка, де може зв'язуватися субстрат з утворенням фермент-субстратного комплексу.

☑ Амінокислоти, які приймають участь в утворенні активного центру, називаються каталітичною групою.

Активний центр — найважливіша частина будь-якої молекули ферменту. Він має ряд характерних особливостей:

- На активний центр (каталітичну групу) припадає відносно мала частина загального обсягу ферменту.

Більша частина амінокислотних залишків ферменту не контактує з субстратом. Наприклад, у лізоцимі зі 129 амінокислотних залишків лише 5 формують активний центр. Така кількісна невідповідність залишається загадкою для вчених.

- Активний центр — тривимірне утворення.

Амінокислотні залишки, які утворюють каталітичну групу просторово зближені, але у лінійній послідовності білка (первинній структурі) вони можуть розташовуватися далеко один від одного. Наприклад, активний центр лізоциму сформований 35, 52, 62, 63 і 101-м амінокислотними залишками.

- Субстрати відносно слабо зв'язані з ферментами.

Переважно формування фермент-субстратного комплексу відбувається за рахунок таких типів взаємодії, як водневі зв'язки, сольові містки і гідрофобні сили, та щільної упаковки атомів. Зазвичай, вільна енергія, необхідна для утворення фермент-субстратного комплексу, знаходиться у межах від 12563 до 50251 Дж/моль (для порівняння: сила ковалентних зв'язків — від 209380 до 460637 Дж/моль). Утворення ковалентних зв'язків між ферментом і субстратом буває як виключення, наприклад, у серинових протеаз.

- Активний центр має форму вузького заглиблення або щілини.

У ферментів з дослідженою структурою активний центр представляє собою заглиблення, у яке не надходить вода. Винятком є ті ферменти, які каталізують реакції за участю води. У такому заглибленні присутні амінокислотні залишки з полярними радикалами. У активному центрі створюються мікроумови, необхідні для каталізу.

Властивості ферментів

Ферменти властиві лише живим системам. Вони мають ряд особливостей, які відрізняють їх від неорганічних каталізаторів. На протікання ферментативних реакцій впливають різноманітні чинники, серед яких потрібно відмітити як найважливіші такі:

- специфічність або вибірковість;
- концентрація субстрату і продукту;
- значення рН середовища, у якому протікає реакція;
- температура;
- зміни у амінокислотній послідовності ферменту.

На відміну від каталізаторів небілкової природи, ферменти прискорюють лише певні реакції. Це явище називають специфічність або вибірковість дії.

☑ Під специфічністю ферменту розуміють його здатність відрізнити свій природний субстрат від подібних молекул.

Така вибірковість дії ферменту обумовлена особливістю фермент-субстратних взаємодій. Е. Фішер ще в 90-х рр. XIX ст. запропонував теорію, за якою взаємодія ферменту та субстрату відбувається за принципом “ключ – замок”. До кожного ферменту (замка) підходить лише свій субстрат (ключ). Як показали дослідження, ця теорія дещо спрощує реальність. У сучасній ензимології загальноприйнята теорія “індукованої відповідності”, яку запропонував у 1959 р. Д. Кошланд. Вона багато у чому нагадує теорію “ключ – замок”. Головна різниця полягає у тому, що, згідно теорії “індукованої відповідності”, самі по собі фермент і субстрат можуть не мати відповідності. Її поява викликається утворенням самого фермент-субстратного комплексу. Зв’язування ферментом правильного субстрату викликає (індукує) у білку невеликі конформаційні зміни. Внаслідок цих змін каталітичні групи ферментів орієнтуються таким чином, що стає можливим перетворення субстрату у продукт. Молекула субстрату знаходиться у активному центрі в такому напруженому стані, що її зв’язки стають більш вразливими і на їх розрив потрібно значно менше енергії, ніж при звичайних умовах.

Кількість субстрату і продукту регулює протікання ферментативної реакції. При надлишку субстрату реакція направлена у бік отримання продукту і навпаки. Вплив концентрації речовин-учасників на швидкість ферментативних перетворень має велике загальнобіологічне значення.

Кожен фермент має оптимальні для своєї дії інтервали рН (табл. 1.17). Головним чином, найбільш активні ферменти при нормальних, фізіологічних значеннях рН. Але є винятки, прикладом яких можуть бути пепсин і трипсин.

Ферменти, як і всі білки, чутливі до дії температури. Звичайно більшість ферментів максимально активні при температурі тіла. У фізіологічному інтервалі температур (приблизно від 20 до 40 °С) швидкість ферментативних реакцій, як і інших хімічних процесів, зростає (у середньому подвоюється на кожні 10 °С). Сучасні засоби для прання містять біологічні добавки. Це мікробні ферменти, які отримують методами біотехнології. Ось чому, користуючись

пральними порошками з біодобавками, білизну потрібно замочувати у теплій, а не у холодній чи гарячій воді. Здебільшого, ферменти втрачають активність при нагріванні вище 50 °С. Але є і винятки. Так, у гарячих джерелах, де температура наближається до температури кипіння води, мешкають ціанобактерії, ферменти яких надзвичайно термостійкі. Але більшість білкових каталізаторів незворотно денатурують при надлишковому нагріванні. При низьких температурах інактивація ферментів, як правило, зворотня.

Таблиця 1.17

Оптимальні значення рН для деяких ферментів

Фермент	рН	Функції
Пепсин	1,5–2,5	Розщеплює білки у шлунку
Трипсин	7,5–8,5	Розщеплює білки у тонкому кишечнику
Амілаза	6,8–7,0	Розщеплює вуглеводи у ротовій порожнині
Каталаза	6,8–7,0	Розщеплює перексид водню
Уреаза	7,0–7,2	Розщеплює сечовину

Деякі зміни амінокислотної будови ферменту також можуть вплинути на його активність. Наприклад, смаглявий колір шкіри зумовлюють пігменти, які утворюються з амінокислоти тирозину. Дефект цієї системи перетворення може викликати у людини важку хворобу – альбінізм. У хворих не виробляється темний пігмент. Їх волосся, шкіра і, навіть, райдужка ока безбарвні. Покрови хворих на альбінізм не здатні захищати від негативного впливу ультрафіолетового випромінювання. Добре всім відомі сіамські коти – це також наслідок генетичної зміни ферментів, які виробляють пігменти. Вони більш активні при низьких температурах, ось чому у цих тварин розвивається таке специфічне забарвлення. Більш “прохолодні” частини тіла (вуха, кінчики лап і морди) темніші, ніж більш “гарячі”.

Ферменти, виділені з різних живих організмів, відрізняються між собою за амінокислотним складом, навіть коли вони каталізують одну і ту ж реакцію.

☑ Ферменти однакової біохімічної активності, які мають відмінності у первинній структурі, називають ізoferментами.

Порівняння відмінностей будови ізоферментів використовують при дослідженнях еволюційного розвитку та у систематиці живих організмів. Різні форми ферментів зустрічаються також у різних представників одного виду. Для означення групи ізоферментів у межах одного виду використовують також термін „множинні форми ферментів”.

Класифікація ферментів

В міру відкриття та опису ферментативних реакцій, дослідники вводили різні найменування для окремих ферментів. Для деяких традиційно збереглися власні нетипові назви – трипсин, хімотрипсин тощо. Все це призводило до певної плутанини, а вона була небажаною. Перша спроба вирішити проблеми номенклатури у ензимології була зроблена у 1898 р. Тоді було запропоновано утворювати назву ферменту від назви субстрату з додаванням закінчення “-аза”. Наприклад, амілаза – це фермент, який розщеплює амілозу, рибонуклеаза – рибонуклеїнову кислоту. Але, як показав досвід, це не було вирішенням проблеми номенклатури. На сьогодні охарактеризовано декілька тисяч ферментів. Більше тисячі отримано у чистому вигляді. Потрібна була якась єдина система. Ось чому у 1955 р. у Брюсселі була створена міжнародна Комісія по ферментах. Одним з її завдань було розроблення системи класифікації ферментів. Результатом роботи стала класифікація, затверджена у 1961 р. Генеральною асамблеєю Міжнародної біохімічної спілки. Відповідно до цієї системи ферменти поділені на 6 класів (табл. 1.18).

Таблиця 1.18

Класи ферментів

Клас	Назва класу	Тип реакцій, які каталізуються
1	Оксидоредуктази	Окиснювально-відновлювальні
2	Трансферази	Перенесення функціональних груп
3	Гідролази	Гідролізу
4	Ліази	Відщеплення груп негідролітичним шляхом
5	Ізомерази	Ізомеризації
6	Лігази	Синтезу за рахунок АТФ

У межах класу ферменти поділяють на підкласи і підпідкласи. Кожний розряд має свій номер, таким чином складається чотиризначний шифр ферменту. Ця система досить проста і зручна і знайшла загальне визнання.

Ферменти – це досить різні за розмірами білки. Їх молекулярна маса коливається від 10000 до 1000000 Да. Вони можуть бути побудовані з одного або декількох поліпептидних ланцюгів. Наприклад, лізоцим білка курячого яйця утворений одним поліпептидним ланцюгом, а хімотрипсин підшлункової залози людини – трьома ланцюгами. Тобто, лізоцим має первинну, вторинну і третинну структуру, а хімотрипсин – ще і четвертинну. Крім того, як і будь-які білки, ферменти, залежно від хімічного складу, поділяють на дві групи:

- прості ферменти;
- складні ферменти.

До складу простих ферментів входять лише білкові елементи, тобто при їх гідролізі (розщепленні) отримують лише суміш амінокислот. Наприклад, рибонуклеаза підшлункової залози, яка каталізує розщеплення рибонуклеїнової кислоти тощо.

Для каталітичної активності складних ферментів необхідно, щоб з основною білковою компонентою молекули взаємодіяла додаткова небілкова частина.

☑ Білкову частину складних ферментів називають апоферментом, а небілкову – кофактором.

Якщо зв'язок між апоферментом і кофактором міцний і постійний, то тоді кофактор називають простетичною групою. Роль кофактора можуть виконувати:

- неорганічні іони;
- складні органічні сполуки, які називають коферментом.

Неорганічні іони відіграють велику роль у активації ферментів, тому у їжі людини має бути близько 15 хімічних елементів (табл. 1.19). Практично всі вони впливають на роботу ферментів, тому мікроелементи є незамінною частиною раціону людини і тварин (дивись підрозділ „Травна система і травлення”). Недостатність мікроелементів зустрічається відносно рідко, тому що вони містяться у більшості продуктів харчування та питній воді. Більш

типосим є збіднення раціону на ці важливі компоненти, яке здатне викликати серйозні розлади здоров'я. Таке збіднення може бути пов'язаним не стільки з низькими концентраціями, скільки з недоступністю для організму. Харчову цінність мають лише ті мікроелементи, які присутні у продуктах харчування у вигляді солей чи інших розчинних хімічних сполук.

Таблиця 1.19

Добова потреба людини у деяких хімічних елементах

Елемент	Потреба, грам	Елемент	Потреба, грам
Калій	1–2	Кальцій	0,8
Магній	0,3	Ферум	0,012
Фосфор	1,5	Манган	0,0003
Купрум	0,001	Йод	0,00003

Всі відомі коферменти – це вітаміни. Саме роль вітамінів у активації ферментів робить їх незамінною складовою частиною раціону людини і тварин. Вітамінами називають низькомолекулярні біологічні регулятори різної хімічної природи. Вони необхідні для нормальної життєдіяльності людини і тварин і повинні поступати з їжею або за рахунок симбіотичної мікрофлори, адже вони не синтезуються в організмі. У окремих випадках біосинтез вітамінів може протікати в організмі людини, але обов'язковою умовою при цьому є дія певних факторів навколишнього середовища. Так, наприклад, для синтезу вітаміну D необхідне ультрафіолетове випромінювання. Синтез вітаміну А можливий з каротину, який має надходити з раціону. Недостача вітамінів викликає гіповітаміноз, повна відсутність – авітаміноз, а надлишок – гіпервітаміноз. Відомо близько 30 вітамінів та вітаміноподібних речовин. Взаємозалежно від фізико-хімічних властивостей вони поділяють на:

- водорозчинні (вітаміни групи В, вітаміни Н, С, Р);
- жиророзчинні (вітаміни груп А, D, вітаміни Е, К).

При відсутності кофакторів ферменти втрачають свою біологічну активність. Багато ферментів активуються як коферментом, так і мобільними неорганічними іонами.

Кінетика ферментативних реакцій

Кількісні особливості протікання ферментативних реакцій – це дуже важливе питання. Його вивчає особливий розділ ензимології – ферментативна кінетика.

☑ Ферментативна кінетика – це розділ ензимології, який досліджує швидкість ферментативних реакцій і вплив на неї різноманітних чинників.

Особливо велике значення кінетичні дослідження мають у біотехнології, адже оптимізація того чи іншого біотехнологічного процесу неможлива без детального вивчення його кінетики.

Двоступеневий принцип роботи ферментів був математично описаний американськими біохіміками Л. Міхаелісом і М. Ментен у 1913 р. Він отримав назву кінетики Міхаеліса-Ментен. Відповідно до цієї теорії, швидкість реакції пов'язана з концентрацією субстрату таким рівнянням:

$$v = V_{\max} \frac{[S]}{[S] + K_M}$$

де V_{\max} – максимальна швидкість реакції, яка досягається у тому випадку, коли всі молекули ферменту зв'язані з субстратом;

$[S]$ – концентрація субстрату;

K_M – константа Міхаеліса.

У цій формулі дві сталі – V_{\max} і K_M . Максимальна швидкість реакції (V_{\max}) відповідає стану насичення. У цьому випадку весь фермент насичений субстратом. Константа Міхаеліса (K_M) чисельно дорівнює концентрації субстрату, при якій швидкість реакції складає половину від максимальної. Це міра спорідненості даного субстрату з ферментом, яка відображає міцність зв'язування субстрату з активним центром. Графічно залежність швидкості ферментативної реакції від концентрації субстрату зображено на рис. 1.30.

Відповідно до кінетики Міхаеліса-Ментен, швидкість каталізу залежить від концентрації субстрату гіперболічно.

☑ При незмінній концентрації ферменту і малих значеннях концентрації субстрату швидкість реакції майже прямо пропорційна концентрації субстрату. При високих концентраціях субстрату швидкість реакції майже не залежить від концентрації субстрату.

Рівняння Міхаеліса-Ментен описує кінетику відносно простих ферментативних реакцій. У випадку більш складного механізму каталізу виникають інші залежності.

Активність препаратів ферментів звичайно виражають у міжнародних одиницях активності.

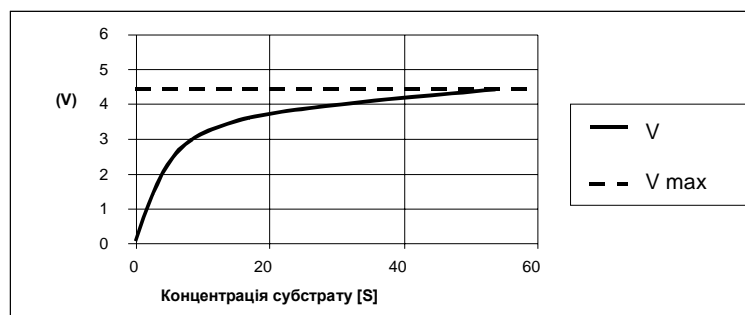


Рис. 1.30. Залежність швидкості ферментативної реакції від концентрації ферменту

☑ Активність у одну міжнародну одиницю має така кількість ферменту, яка каталізує перетворення 1 мкмоль субстрату у продукт за 1 хвилину у стандартних (оптимальних) умовах.

☑ Питома активність — це кількість одиниць активності на 1 мг білку препарату ферменту.

Питома активність виражає ступінь очистки ферменту. Вона максимальна у препаратах без домішок.

Регуляція ферментативної активності

Всі метаболічні реакції ферментативні, тому основним способом контролю над обміном речовин у клітині є регуляція ферментативної активності. Вона має велике значення у житті клітини і відбувається за допомогою складних механізмів, основними з яких є:

- наявність інгібіторів;
- наявність активаторів;
- від'ємний зворотний зв'язок;

- явище алостеризму;
- регуляція за типом “включено — виключено”.

При наявності деяких речовин швидкість ферментативних реакцій можна змінити, або зовсім зупинити. Такі речовини називають інгібіторами, а процес — інгібуванням.

☑ Інгібітор — це молекула, яка, при зв'язуванні з ферментом, блокує певну стадію ферментативної реакції.

Існує декілька типів інгібіторів, які відрізняються механізмом інгібування (рис. 1.31). Вони можуть бути:

- незворотними;
- зворотними.

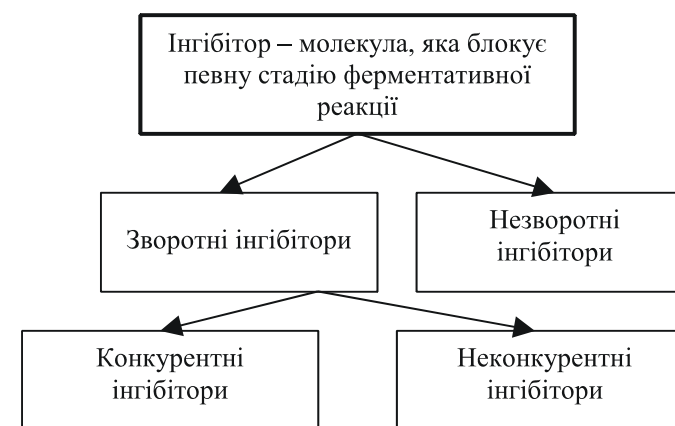


Рис. 1.31. Типи інгібіторів

Крім того, зворотні інгібітори поділяють на дві групи:

- конкурентні інгібітори;
- неконкурентні інгібітори.

☑ Незворотний інгібітор так змінює конформацію ферменту, що він частково або повністю втрачає свою активність.

Хімічні модифікації зачіпають функціонально важливі частини молекули. Як правило, незворотне інгібування — це наслідок утворення ковалентного зв'язку між інгібітором і одним з амінокислотних залишків, що входять до активного центру. У випадку

зворотного інгібування після видалення інгібітору реакція повністю відновлюється.

☑ Конкурентний інгібітор — це молекула, яка настільки схожа з субстратом, що фермент не розрізняє їх.

Конкурентний інгібітор конкурує з молекулами субстрату за місце у активному центрі ферменту. Такий інгібітор збільшує K_M , але не впливає на V_{max} . Інгібітор фактично розбавляє субстрат, зменшуючи концентрацію останнього. Внаслідок цього зменшується концентрація молекул фермент-субстратного комплексу. Це приводить до зменшення швидкості реакції.

☑ Неконкурентний інгібітор — це молекула, яка зв'язується не з активним центром, а з будь-якою іншою частиною ферменту.

Ці інгібітори, як правило, не нагадують субстрат. Неконкурентний інгібітор не впливає на K_M , але знижує V_{max} . Зв'язування інгібітору з ферментом не заважає утворенню фермент-субстратного комплексу, але перешкоджає перетворенню субстрату в продукт. Тобто воно знижує швидкість, з якою фермент перетворює субстрат у продукт. У випадку, коли інгібітор зв'язується не з ферментом, а лише з фермент-субстратним комплексом, його називають безконкурентним.

☑ Активаторами називають речовини, зв'язування яких з ферментом прискорює протікання реакції.

Коли активатор впливає на спорідненість ферменту з субстратом, то за своїми кінетичними параметрами цей випадок регуляції подібний до конкурентного інгібування, але має зворотній знак. Якщо ж активатор не впливає на зв'язування ферменту з субстратом, то кінетика ферментативного процесу подібна до неконкурентного інгібування.

☑ Інгібування за типом від'ємного зворотного зв'язку характерне для ферментних систем, в яких субстрат, перетворюючись у продукт, проходить декілька послідовних стадій.

Кожна реакція такого каскаду каталізується своїм ферментом. Наявність продукту у певній концентрації блокує одну з більш ранніх стадій у ланцюгу реакцій. Такий продукт може бути структурно схожим на субстрат (як конкурентний інгібітор), або

зв'язуватися з якоюсь іншою частиною ферменту, блокуючи його роботу (як неконкурентний інгібітор). При відсутності продукту або при його недостатній концентрації система реакцій знову включається.

Ферменти, які мають лише один активний центр, як правило, функціонують відповідно до кінетики Міхаеліса—Ментен. Робота алостеричних ферментів не підкорюється кінетиці Міхаеліса—Ментен. У алостеричних ферментів залежність між швидкістю реакції та концентрацією субстрату має не гіперболічний, а сигмоїдний характер.

☑ Алостеричні ферменти, крім активного центру, мають ще алостеричний центр, з яким з'єднується модифікатор.

Алостеричні ферменти проявляють ферментативну активність лише після того, як з алостеричним центром з'єднається особливий ефектор (модифікатор). Модифікатор може бути або інгібітором, або активатором. Виникнення алостеричних ферментів слід розглядати як один з важливих етапів еволюції — появу саморегулюючих систем. Алостеричні ферменти звичайно входять у мультиферментні (багато ферментні) комплекси і відіграють значну роль у регуляції метаболізму. Тому їх ще називають регуляторними ферментами.

Крім алостеричного регулювання можливий інший тип регуляції — за принципом “включено — виключено”. У цьому випадку неактивна форма ферменту за допомогою певної хімічної модифікації стає активною.

☑ Зимоген — це неактивна форма ферменту, яка активується після відщеплення від нього певної групи або після зміни умов середовища.

Зимогени працюють за принципом “включено — виключено”. Звичайно така форма регуляції властива ферментам шлунково-кишкового тракту. Інший випадок регуляції за принципом “включено — виключено” — це існування ферменту в клітині у малоактивному стані. Він стає активним після приєднання до нього фосфатної групи під дією іншого ферменту. Ферменти які “включають” інші ферменти шляхом їх фосфорилування, називають кіназами.

Адаптація ферментних систем

У біохімічному розумінні організм людини — це складний поліферментний комплекс. Кожний окремий фермент синтезується у клітині, виконує певну кількість перетворень субстрату у продукт і розпадається.

☑ Всі ферментні системи живого організму пристосовані до його метаболічних потреб. Це пристосування називають адаптацією ферментних систем.

☑ Ферменти, кількість яких у клітині змінюється залежно від фізіологічних потреб, називають індукованими. Ферменти, рівень яких у клітині постійний, називають конституційними.

Вчені чітко встановили, що синтез і розпад ферментів в організмі знаходяться у стані динамічної рівноваги. Наприклад, у дорослої людини процеси синтезу і розпаду ферментів мають однакову швидкість.

Для кожного ферменту характерна своя швидкість розпаду. “Тривалість життя” ферменту можна оцінити за допомогою кількості його оборотів.

☑ Кількість оборотів ферменту — це кількість молекул субстрату, які перетворюються у продукт за одиницю часу при повному насиченні ферменту субстратом.

Кількість оборотів для різних ферментів може значно відрізнятися (табл. 1.20). Вона математично пов’язана з максимальною швидкістю реакції і міцністю фермент-субстратного комплексу. Для більшості ферментів при використанні фізіологічних субстратів знаходиться у межах 10^4 перетворень у секунду.

Таблиця 1.20

Максимальне число оборотів деяких ферментів (у розрахунку на 1 секунду)

Фермент	Число оборотів	Фермент	Число оборотів
Карбоангідраза	600000	Хімотрипсин	100
Ацетилхолінестераза	25000	ДНК-полімераза I	15
Пеніциліназа	2000	Триптофансинтегаза	2
Лактатдегідрогеназа	1000	Лізоцим	0,5

На підставі того, що регулювати роботу ферментативних систем можна перешкоджаючи або стимулюючи синтез ферменту, розрізняють два класи речовин — репресори і індуктори.

☑ Репресор — це речовина, яка вибірково перешкоджає синтезу певного ферменту.

☑ Індуктор (депресор) — це речовина, яка вибірково прискорює синтез певного ферменту.

Було доведено, що у деяких ферментативних системах у ролі репресора виступає продукт реакції. Це попереджає надлишкове споживання енергії, субстрату та інших речовин. У ролі індуктора може виступати субстрат. Це забезпечує пристосування послідовності метаболічних реакцій до кількості метаболітів. У більшості випадків повна зупинка синтезу ферменту привела б до зниження концентрації його молекул в організмі на 50% через декілька днів.

☑ Вважається, що швидкість синтезу ферменту може змінюватися від нуля до максимуму, а швидкість його розпаду стала.

Отже, будь-яка речовина, яка впливає на швидкість синтезу ферменту, суттєво вплине на регуляцію обміну речовин. Саме такий механізм лежить в основі гормональної та інших гуморальних типів регуляції метаболізму. Швидкість та тип синтезу того чи іншого ферменту регулюється через генетичні механізми.

Основна догма молекулярної біології

Збереження, самовідтворення, розповсюдження та реалізації генетичної інформації — це найголовніші функції, які забезпечують життя клітини. Кожній з означених функцій відповідає певний процес, який має конкретний механізм і який відбувається у конкретному місці клітини.

☑ Біологічна наука, яка досліджує механізми збереження, самовідтворення, розповсюдження та реалізації генетичної інформації у живих системах називається молекулярною біологією.

Незважаючи на те, що це одна з наймолодших біологічних дисциплін, вона найбільш інтенсивно розвивається. Проблеми які ставить і вирішує молекулярна біологія не лише розкривають найглибші і найважливіші таємниці життя, але і є базою для розвитку біотехнології та генної інженерії.

☑ Генетична (генна) інженерія – це комплекс технологічних прийомів, який уможлиблює створювати генетичні структури, здатні самовідтворюватися у клітинах, змінювати генетичну інформацію живих істот і отримувати штучні біологічні системи, які поєднують властивості різних груп живих організмів.

Основна догма молекулярної біології описує напрямок потоку генетичної інформації і взаємозв'язок основних генетичних механізмів (рис. 1.32).

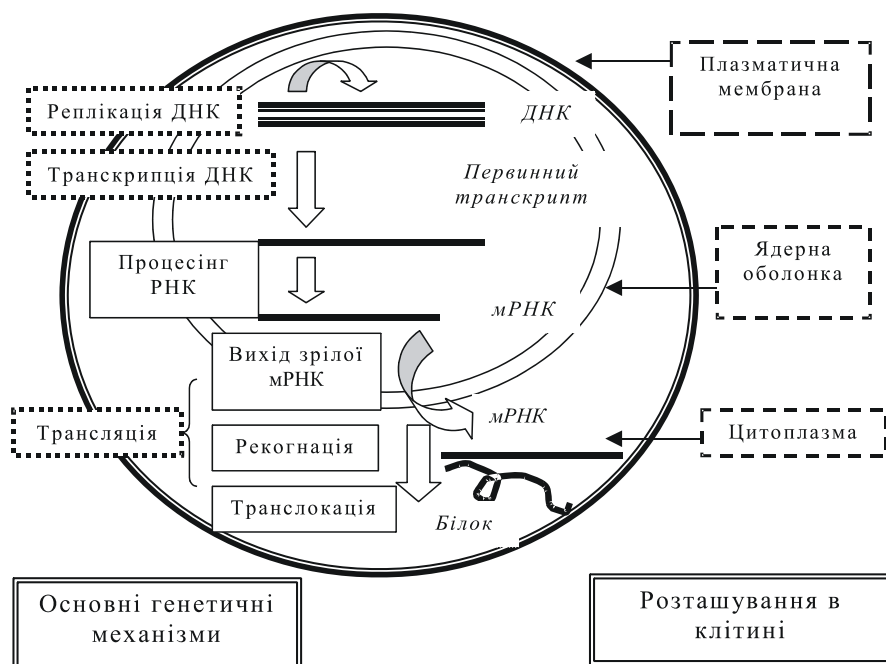


Рис. 1.32. Основна догма молекулярної біології (на прикладі еукаріотичної клітини)

До основних механізмів, які забезпечують збереження і реалізацію генетичної інформації, відносяться реплікація, транскрипція і трансляція.

☑ Реплікація ДНК – процес самовідтворення (само подвоєння) молекули ДНК за принципом компліментарності.

☑ Транскрипція – процес переписування частини генетичної інформації з ДНК на мРНК, який протікає за принципом компліментарності.

☑ Трансляція – це процес переведення генетичної інформації з полінуклеотидної послідовності у пептидну послідовність, який відбувається у відповідності з генетичним кодом за участю тРНК і рибосом.

Всі генетичні механізми знаходяться у тісному взаємозв'язку як між собою, так і з клітинними структурами та клітинним циклом. Це складні ферментативні реакції, на виконання яких використовується енергія.

Кожна біологічна наука має свій “улюблений” об’єкт. На ньому як на моделі встановлені головні закономірності та найважливіші механізми. Наприклад, особливості регуляції процесів травлення вивчалися на собаках, кількісні закономірності успадкування зовнішніх ознак встановлені на горохові, а мутагенез досліджувався на плодівих мушках дрозофілах. Особливості та подробиці генетичних процесів традиційно досліджувалися на клітинах прокаріотичного організму кишкової палички (*Escherichia coli*). Саме у цієї бактерії реплікація, транскрипція і трансляція найбільш детально досліджені. Ось чому ми будемо описувати ці процеси, головним чином, на прикладі *E. coli*. Звичайно у еукаріотів і вірусів існують відмінності. Вони пов’язані з особливостями будови, з відмінностями у генетичних структурах тощо. Але загальні закономірності генетичних механізмів спільні для всіх живих організмів. У випадку, коли встановлені суттєві відмінності між прокаріотами і еукаріотами, про них будемо говорити окремо.

Механізми самовідтворення і зберігання генетичної інформації

Розвиток природничих наук на початку ХХ ст. надав можливість об’єднати результати досліджень біології, фізики та хімії. Вчені з’ясували основні кількісні закономірності успадкування ознак, але їх носії залишалися невідомими. Саме у цей період ви-

никла і почала розвиватися ідея про молекулярні механізми зберігання, передачі та реалізації спадкової інформації. Природа гена зацікавила не лише біологів, але і, здавалося б, далеких від біології фізиків. Видатний вчений ХХ ст. Н. Бор, який сформулював квантову теорію атома, одним з перших звернув увагу на роль нових фізичних підходів для аналізу глибоких механізмів біологічних явищ: “Питання полягає, таким чином, у тому, що чи не випускаються при аналізі природних явищ деякі особливості, дуже важливі для розуміння життя на основі фізичного досвіду”. У 1935 р. учень Бора М. Дельбрюк висунув ідею про те, що молекули, які зберігають генетичну інформацію, підкорюються загальним фізико-хімічним законам. А видатний фізик-теоретик ХХ ст. Е. Шредингер навіть написав з цього приводу книгу, яку назвав “Що таке життя?”.

Таким чином, у першій половині ХХ ст. теза про молекулярний фізико-хімічний характер зберігання, передачі і реалізації генетичної інформації не викликала сумніву. Залишалося лише доказово визначити матеріального носія спадкових ознак. Практично відразу після відкриття молекули ДНК, вона була висунута на цю роль. Перші прямі докази функції ДНК у клітинах отримали у 1943 р. американські дослідники О. Евері, К. Мак-Леод і М. Мак-Карті. Вони виявили, що ДНК, вилучена з хвороботворного штаму стафілокока і включена у нехвороботворний, передає останньому здатність викликати захворювання. Пізніші досліді Д. Херші і М. Чейз, виконані з використанням радіоактивних міток, однозначно підтвердили, що саме ДНК – носій спадкової інформації. Ці вчені використовували як об’єкт вірус, який складався з ДНК, вкритої білковою оболонкою. У одній серії дослідів радіоактивна мітка ^{32}P , включена у ДНК, уможлилювала прослідкувати за її поведінкою у клітині-господарі. У другій серії радіоактивна мітка ^{35}S відмічала білок. Результати показали, що у геном клітини-господаря вбудовується ДНК, яка і відповідає за синтез вірусів.

Таким чином, як ранні, так і пізніші експериментальні дані дозволили впевнено стверджувати, що матеріальним молекулярним носієм спадковості у живих системах є молекула дезоксирибонуклеїнової кислоти.

Механізм реплікації

Модель Уотсона-Кріка не лише пояснювала всі відомі властивості молекули ДНК, але й відповідала на питання про можливий механізм відтворення спадкової інформації. Ось лише деякі уривки із знаменитої статті цих авторів: “Коли задається певний порядок основ у одному ланцюзі, то можна написати точну послідовність основ у другому ланцюзі, оскільки спарювання специфічне. Таким чином, кожний ланцюг комплементарний іншому, і саме ця властивість підказує, яким чином може подвоюватися молекула дезоксирибонуклеїнової кислоти... В нашій моделі ДНК є, по суті, пара матриць, кожна з яких комплементарна іншій. Ми припускаємо, що перед подвоєнням водневі зв’язки розкручуються і розходяться. Потім кожен ланцюг використовується як матриця для утворення нового комплементарного ланцюга...”

Геніальне припущення про механізм реплікації, зроблене Дж. Уотсоном і Ф. Кріком, підтвердили у 1958 р. американські дослідники М. Месельсон і Ф. Сталь. Вони вирощували *E. coli* у середовищі, де єдиним джерелом азоту був важкий радіоактивний ізотоп ^{15}N . Потім бактерію швидко переносили на середовище з легким стабільним ізотопом ^{14}N . Розподіл легкого і важкого ізотопу у нащадків *E. coli* показав, що у кожній новій молекулі ДНК один ланцюг материнський, а другий – новосинтезований (рис. 1.33).

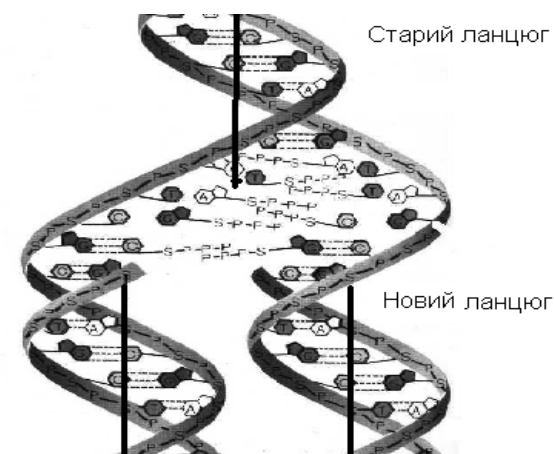


Рис. 1.33. Непівконсервативний механізм реплікації ДНК

☑ Спосіб подвоєння ДНК, при якому до материнського ланцюга добудовується дочірній ланцюг, називають реплікацією за напівконсервативним типом.

Ініціація (початок) синтезу нового ланцюга у невеликих геномах прокаріотів відбувається у чітко визначеній точці. Її називають точкою початку реплікації. Весь процес у бактерій відбувається досить швидко. У *E. coli* швидкість складає 1700 пар основ за 1 секунду. Таким чином, весь геном самоподвоюється за 40 хвилин. У гігантських ДНК еукаріотів швидкість реплікації значно менша. Вона становить приблизно 50 пар основ у 1 секунду. Але процес розпочинається відразу у декількох точках, тому він відбувається навіть швидше, ніж у прокаріотів. Так, наприклад, ДНК плодової мушки дрозофіли, яка складається з $65 \cdot 10^6$ пар основ, реплікується за декілька хвилин.

У точці реплікації подвійна спіраль ДНК розплітається і утворює петлю, до якої прикріплюються різні білки (рис. 1.34).



Рис. 1.34. Будова реплікативної вилки

☑ Реплікативна вилка – це розплетена частина молекули ДНК, де, під дією спеціальних ферментів, відбувається самоподвоєння ланцюгів.

Структура реплікативної вилки і механізм реплікації найдетальніше досліджений у *E. coli*. Вважається, що реплікація у еукаріотів протікає аналогічно.

Водневі зв'язки між комплементарними азотистими основами у паралельних ланцюгах розрізаються за допомогою ферменту гелікази (від англ. helix – спіраль). На розрив водневого зв'язку витрачається енергія близько двох молекул АТФ. Для того, щоб полінуклеотидні ланцюги не з'єдналися знов, до них приєднуються спеціальні ДНК-зв'язуючі білки.

Розплітання подвійної спіралі відбувається дуже швидко. Для того, щоб реплікативна вилка могла рухатися зі швидкістю 500 нуклеотидів у секунду, материнська спіраль має крутитися зі швидкістю 50 обертів в секунду. Так обертається вал двигуна автомобіля, що їде зі швидкістю 100 км/год. Зрозуміло, що це створює крутильний момент, який механічно заважає розплітання спіралі. Багато хто стикався з таким явищем, намагаючись розділити скручені нитки. Спеціальний фермент гіраза (від англ. gyration – крутіння), який знаходиться перед вилкою, запобігає заплутуванню розплетених ланцюгів.

Синтез нового ланцюга відбувається за допомогою ферментного комплексу ДНК-полімерази. Він синтезує новий полінуклеотидний ланцюг, комплементарний материнському. Для розуміння механізму реплікації важливо пригадати про різнонаправленість і антипаралельність полінуклеотидних ланцюгів, кожен з яких має 5' і 3' кінці.

☑ ДНК-полімераза може синтезувати ланцюг лише у напрямку від 5'-кінця до 3'-кінця, приєднуючи новий нуклеотид, шляхом гідролізу кінцевої групи ОН.

Такий напрямок задається тим, що субстратом для синтезу полінуклеотидного ланцюга є 5'-дезоксирибонуклеозидтрифосфати. Така будова “будівельних блоків” енергетично більш вигідна, адже для подовження полімера потрібно лише гідролізувати групу ОН. Протилежний напрямок вимагав би відщеплення фос-

фату, що набагато важче. Така властивість ДНК-полімерази приводить до того, що нові дочірні ланцюги ДНК синтезуються за різними механізмами.

☑ Ланцюг ДНК, який синтезується у напрямку 5г–3г, називають провідним, а ланцюг, який має напрямок 3г–5г, називають відстаючим.

Прямою матрицею для синтезу дочірнього полінуклеотидного ланцюга може бути лише один з материнських ланцюгів – провідний ланцюг, який має напрямок 3г- 5г. ДНК-полімераза, рухаючись вздовж материнського ланцюга у напрямку руху реплікативної вилки, добуває комплементарну послідовність.

На антипаралельній матриці синтез нового ланцюга відбувається значно складніше. Синтез нового полінуклеотидного ланцюга починається з утворення невеликого (10–60 нуклеотидів) фрагменту РНК, який називається затравкою або праймером (від англ. *primer* – початковий, первинний). Утворення праймера каталізує особлива РНК-полімераза, яка називають праймазою. Для роботи праймази не потрібна кінцева група ОН. Цей фермент здатний працювати з “нуля”. За утворену кінцеву групу ОН вже може зачепитися ДНК-полімераза, яка починає добудовувати новий ланцюг. Вона рухається по відстаючому ланцюгу у напрямку, протилежному рухові реплікативної вилки. Тобто новий відстаючий ланцюг має напрямок подовження такий же, як і провідний (від 5г до 3г-кінця). Зрозуміло, що відстаючий ланцюг не може синтезуватися безперервно, адже реплікативна вилка розшивається поступово

☑ Полінуклеотидні відрізки, якими синтезується відстаючий ланцюг, називають фрагментами Оказакі.

Довжина фрагментів Оказакі у прокариотів близько 1000 нуклеотидів, а у еукаріотів – 100–200 нуклеотидів. Після утворення фрагментів Оказакі, РНК-праймер вирізається, а фрагменти дезоксиполінуклеотидних ланцюжків зшиваються за допомогою ферменту лігази (від англ. *ligature* – зв’язування, з’єднання).

☑ Відстаючий ланцюг синтезується фрагментами у напрямку від 5г до 3г-кінця, а подовжується в цілому у напрямку від 3г до 5г-кінця.

Таким чином, реплікація ДНК – це складний ферментативний процес, у якому беруть участь різноманітні білки (табл. 1.21). Він забезпечує відтворення генетичної інформації у двох копіях, які переходять від материнської до двох дочірніх клітин.

Таблиця 1.21

Характеристика білків реплікації у *E. coli*

Білок	Функція	Маса, кДа
Геліказа	Фермент, який розплітає подвійну спіраль	65
ДНК-зв’язуючий білок	Стабілізує одноланцюгові ділянки ДНК	74
Гіраза	Фермент, який перешкоджає створенню крутильного моменту	400
Праймаза	Фермент, який синтезує РНК-затравки	60
Лігаза	З’єднує одниткові розриви у ДНК	74
ДНК-полімераза I	Фермент, який видаляє праймер	109
ДНК-полімераза III	Фермент, який синтезує новий полінуклеотидний ланцюг ДНК	300

Дослідженнями встановлено, що кількість помилок (приєднання некомплементарного нуклеотиду) при реплікації надзвичайно мала. У *E. coli* вона не перевищує 1 помилку на 10^9 – 10^{10} нуклеотидів, тобто на 10000 клітин, які поділилися, зустрічається лише одне невірне спарювання. Така висока точність забезпечується спеціальними механізмами репарації.

☑ Репарація ДНК – це виправлення пошкоджень ДНК, які зумовлені дією різних хімічних і фізичних чинників. Вона контролюється спеціальною репараційною ферментною системою.

Виявилося, що ферментний комплекс ДНК-полімерази не лише каталізує приєднання нового нуклеотиду, але і контролює правильність спарювання. У випадку неправильного приєднання, ДНК-полімераза здатна повернутися і вирізати помилковий нуклеотид.

☑ Ферментативну активність, при якій вирізається уже приєднаний до ланцюга нуклеотид, називають ендонуклеазною активністю.

Завдяки ендонуклеазній активності ДНК-полімерази точність реплікації підвищується у 10^4 разів. Взагалі, реплікація надзвичайно точний процес. Вона набагато точніша, ніж транскрипція і трансляція. Це має великий біологічний зміст, адже таким чином забезпечується стабільність генетичного матеріалу протягом великої кількості поколінь. Це сприяє збереженню виду і забезпечує його життєздатність.

Геноми прокариотів і еукариотів та генетичний код

У клітині ДНК разом з білком формують хромосому. Кількість хромосом, а відповідно і ДНК, у різних живих організмів неоднакова (табл. 1.22).

Таблиця 1.22

Нормальна кількість хромосом у різних видів

Живий організм	Хромосоми	Вид	Хромосоми
Бактерія	1	Гідра	30
Ціанобактерія	1	Лисиця	34
Дрозофіла	8	Кішка	38
Конюшина	14	Миша	40
Горох	14	Пацюк	42
Бджола	16	Кріль	44
Кукурудза	20	Людина	46
Жаба	26	Курка	78

☑ Сукупність усіх молекул ДНК однієї клітини даного організму, які несуть набір спадкових ознак (генів) називають геномом.

Молекули ДНК надзвичайно довгі. Наприклад, у вірусу, який називають бактеріофагом л, фізична довжина молекули, яка містить 48000 пар основ, становить приблизно 17,2 мм. Довжина геному *E. coli* – 4 млн. пар основ, що відповідає 1,4 мм. Це, в свою чергу, у тисячу разів перевищує розміри самої прокариотичної клітини. Ще більшу довжину мають ДНК, які містяться у клітинах еукариотів. Так, наприклад, сумарна фізична довжина всіх 46 ДНК будь-якої клітини людини приблизно 2 м. Діаметр еритроциту (клітини крові)

становить лише $7 \cdot 10^{-6}$ м. Враховуючи те, що у тілі людини приблизно 10^{13} клітин, сумарна довжина людського геному приблизно $2 \cdot 10^{13}$ м або $2 \cdot 10^{10}$ км. Це на п'ять порядків більше, ніж окружність земної кулі і на два порядки більше, ніж відстань від Землі до Сонця. Зрозуміло, що такі довжелезні молекули, які, до того ж, регулярно самоподвоюються, не можуть просто так вільно розташовуватися у клітині. Геноми, як прокариотичних, так і еукариотичних клітин, мають певні рівні впорядкування. Організація геномів прокариотів і еукариотів має ряд принципових відмінностей, які тісно пов'язані з загальними відмінностями у будові цих типів клітин.

У прокариотів одна хромосома. Їх молекула ДНК замкнена сама на себе. Вона має форму кільця. Таке кільце може закручуватися у суперспіраль навколо молекул білків.

☑ Важливою ознакою прокариотичного геному є те, що між білками і ДНК у прокариотів відсутній хімічний зв'язок.

У еукариотів диплоїдна кількість хромосом є важливою видовою ознакою, але спосіб впорядкування ДНК для всіх типів клітин однаковий. У хромосомах молекули ДНК закручені навколо спеціальних білків – гістонів. Гістони містять багато амінокислотних залишків, радикали яких несуть позитивний заряд (лізин і аргінін). Завдяки цьому, між ДНК і гістонами існує тісний хімічний зв'язок, тому їх розглядають як нуклеопротейд. Гістони поділяють на п'ять типів (табл. 1.23). Подвійна спіраль ДНК обертається навколо 8 молекул гістонів (два набори з чотирьох молекул різного типу). Ці гістонові ядра називають кораами. На проміжних (лінкерних) ділянках ДНК знаходиться одна молекула гістону п'ятого типу.

Таблиця 1.23

Характеристика гістонів

Гістони	Молекулярна маса, Да	Лізин, %	Аргінін, %
H 1	21000	29	1,5
H 2 А	14500	11	9,5
H 2 В	13700	16	6,5
H 3	15300	10	13,5
H 4	11300	11	14,0

☑ Елементарну одиницю впорядкованості ДНК еукаріотів, яка складається з фрагменту подвійної спіралі, що оточує кор, та лінкерної ділянки з відповідним гістоном, називають нуклеосомою.

Нуклеосоми, у свою чергу, утворюють ряд петель, які формують хроматин.

☑ Хроматин – це форма, у якій знаходиться молекула ДНК еукаріотичних клітин між двома поділами у інтерфазі.

Для того, що побачити хроматин у ядрі клітини під мікроскопом його фарбують спеціальними барвниками. Залежно від того, наскільки інтенсивно він поглинає барвник, розрізняють хроматин двох типів:

- еухроматин (слабке поглинання барвника);
- гетерохроматин (сильне поглинання барвника).

Рівень поглинання барвника пов'язаний з рівнем спіралізації (компактності) ДНК. Як ми побачимо далі, вона залежить від метаболічної активності клітини.

☑ На момент поділу клітини хроматин максимально спіралізується і утворює компакту паличкоподібну структуру, яку називають хромосомою.

Таким чином, на відміну від прокаріотів, еукаріотичний геном має декілька рівнів організації (рис. 1.35). Це відповідає як більшій довжині ДНК, так і більшій кількості цих молекул.

Молекули ДНК – це довгі полімерні ланцюги, вздовж яких розташовані певні азотисті основи. Послідовність нуклеотидів вздовж одного ланцюга не регламентується. Це означає, що вона може бути будь-якою. Те, що є зв'язок між генами і білками (ферментами) виявили ще у 10-ті роки ХХ ст., коли навіть не знали природи матеріального носія спадкових ознак. У 30-х роках Дж. Бідл і Е. Татум, не вдаючись у розшифрування молекулярної природи спадковості, висунули теорію “один ген – один фермент”. Таким чином був виявлений зв'язок між ознаками і білками-ферментами. Після того, як вчені встановили, що саме ДНК зберігає генетичну інформацію, виникло питання про зміст цієї інформації і механізм її реалізації.

Різноманітність нуклеотидної послідовності вздовж молекули ДНК свідчить про те, що саме вона несе інформацію про амінокислотну послідовність у білках. Але розміри молекули ДНК не дозволяють їй переміщатися з ядра у цитоплазму, де відбувається синтез

білка. Ф. Крік у 1958 р. зробив припущення, що молекула РНК відіграє роль проміжного передавача інформації про білки-ферменти. Її розміри значно менші і вона виходить з ядра до місця біосинтезу. У 1961 р. Ф. Жакобом і Ж. Мано чітко визначили, що посередником між місцем зберігання спадкової інформації (ДНК) і її реалізацією у процесі біосинтезу білка є матрична або інформаційна РНК.

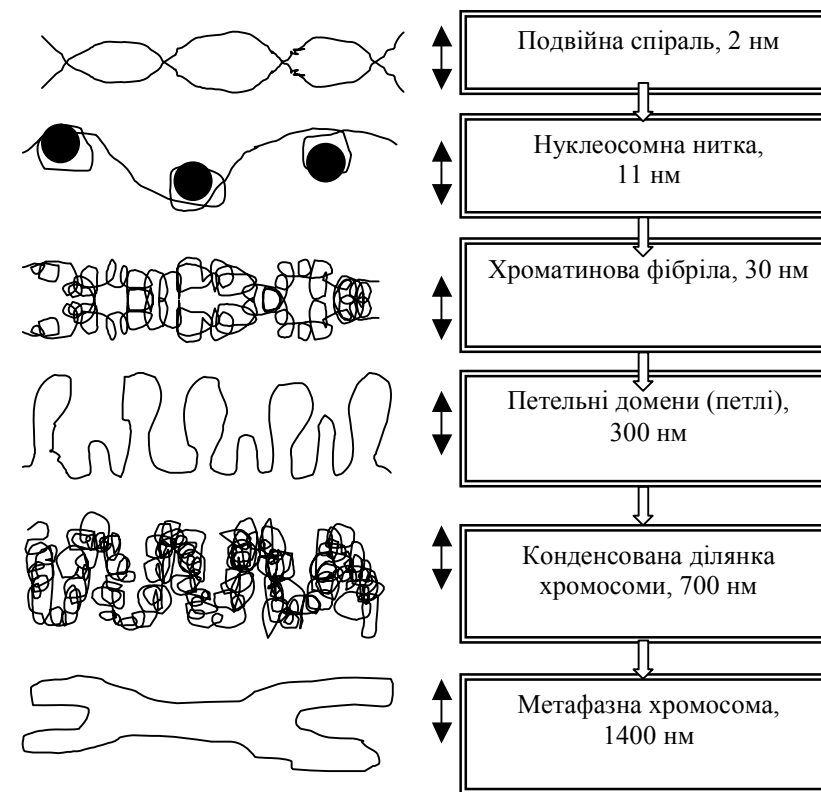


Рис. 1.35. Схема організації генетичного апарату еукаріотів

☑ Молекула ДНК несе спадкову інформацію, а також служить матрицею для синтезу мРНК, рРНК і тРНК.

Дослідження Ф. Кріка, С. Бреннера та інших встановили, що генетична інформація виражається через триплетний код.

☑ Триплет – це послідовність трьох нуклеотидів, яка відповідає одному амінокислотному залишкові. Триплет на мРНК називають кодоном.

Відомо, що полінуклеїнові кислоти утворені нуклеотидами чотирьох типів. Ця кількість нуклеотидів дає можливість створити 64 різних триплети. Цього виявляється більш ніж досить для кодування 20 стандартних амінокислот.

☑ Генетичний код – це набір триплетів, які відповідають стандартним амінокислотам.

Першу спробу розшифрувати генетичний код зробили у 1961 році М. Ніренберг і Г. Маттеї. Вони виявили, що триплет з трьох урацилів на мРНК відповідає амінокислоті фенілаланіну. Нині генетичний код повністю розшифрований (табл. 1.24).

Таблиця 1.24

Генетичний код

Перша основа (5')	Друга основа				Третя основа (3')
	U	C	A	G	
Урацил (U)	Phe	Ser	Tyr	Cys	U
	Phe	Ser	Tyr	Cys	C
	Leu	Ser	–	–	A
	Leu	Ser	–	Trp	G
Цитозин (C)	Leu	Pro	His	Arg	U
	Leu	Pro	His	Arg	C
	Leu	Pro	Gln	Arg	A
	Leu	Pro	Gln	Arg	G
Аденін (A)	Ile	Thr	Asn	Ser	U
	Ile	Thr	Asn	Ser	C
	Ile	Thr	Lys	Arg	A
	Met	Thr	Lys	Arg	G
Гуанін (G)	Val	Ala	Asp	Gly	U
	Val	Ala	Asp	Gly	C
	Val	Ala	Glu	Gly	A
	Val	Ala	Glu	Gly	G

Після досліджень, проведених з клітинами різних груп живих організмів, неклітинними формами (вірусами) та позаядерною (мітохондріальною і хлоропластною) ДНК вчені виділили такі властивості генетичного коду:

- код триплетний;
- код не перекривається (лінійний);
- код вироджений;
- код універсальний.

Перша властивість, як ми вже визначили, полягає у тому, що одній амінокислоті відповідає триплет з трьох нуклеотидів.

Лінійність коду означає, що триплети розташовані вздовж мРНК чи ДНК підряд.

☑ Між окремими триплетами немає розривів. Початок інформації називається рамкою зчитування.

Тобто, всі “триплетні слова” написані без проміжків. Уявити це можна на такому прикладі: “генетичнийкоднеперекривається”. Винятками з цього правила є деякі вірусні геноми.

Виродженість коду пов'язана з тим, що число триплетів більш ніж у три рази перевищує кількість амінокислот.

☑ Кожен триплет відповідає одній амінокислоті, але амінокислота може кодуватися більш ніж одним триплетом.

Лише триптофан і метіонін кодуються одним триплетом, а іншим вісімнадцяти амінокислотам відповідає по декілька триплетів.

Серед триплетів є такі, які не несуть інформації про амінокислоту, а відповідають закінченню інформаційної одиниці.

☑ Триплети, які є сигналами закінчення одиниці генетичної інформації на мРНК називають стоп-кодонами або сигналами термінації.

Універсальність генетичного коду означає, що всі живі організми використовують однаковий шифр. Це справді вражаюча властивість. Але при відносно недавніх дослідженнях (1981 р.) виявили, що нуклеотидна послідовність у ДНК деяких мітохондрій людини і дріжджів є виключенням з цього правила.

На молекулі ДНК за допомогою триплетного коду зашифрована інформація про поліпептидні ланцюги, які утворюють всі білки-ферменти даної клітини. Звичайно, гіпотеза “один ген –

один фермент” зазнала певних уточнень. Вчені встановили, що складні білки з четвертинною структурою кодуються декількома генами. Крім того, молекула ДНК містить також інформацію про нуклеотидну послідовність різних видів РНК.

☑ Ген — це ділянка ДНК, яка несе інформацію про один поліпептидний ланцюг або про одну РНК.

У одній хромосомі знаходиться велика кількість генів. Так, вважають, що у єдиній хромосомі *E. coli* міститься від 3000 до 5000 генів. Розрахунки показують, що, у середньому, один ген прокариотів має довжину близько 1050 пар нуклеотидів, що відповідає приблизно 0,36 мкм. Розшифровка генетичного коду — це надзвичайно складне, але важливе питання, адже сучасні генні технології дозволяють визначати і вирізати конкретні ділянки ДНК. На початку 90-х років ХХ століття було розпочато грандіозну міжнародну програму „Геном людини”. Внаслідок копійної роботи до 2003 року було розшифровано нуклеотидну послідовність всіх двадцяти трьох ДНК людини. Картовано близько 40 тисяч кодуючи послідовностей. Це величезне досягнення міжнародної наукової спільноти.

☑ Процес реалізації генетичної інформації на рівні конкретних біологічних процесів називають експресією генів.

У прокариотів гени розташовані лінійно. Вся нуклеотидна послідовність — це неперервна інформація про пептидні ланцюги і РНК. Одна новосинтезована мРНК може містити інформацію про декілька пептидних послідовностей (генів), про тРНК чи рРНК.

У еукаріотів гени мають більш складну перервну будову. Вони складаються з двох видів нуклеотидних послідовностей, розташованих лінійно. Послідовність нуклеотидів, що несе інформацію про амінокислоти, може перериватися вставками нуклеотидів, які не несуть такої інформації.

☑ Ділянки нуклеотидної послідовності, які несуть генетичну інформацію, називають екзонами (expressed regions), ділянки, які не несуть інформації називають інтронами (intervening sequence).

Таким чином, гени еукаріотів — це мозаїка з екзонів і інтронів. Перервна будова генів у еукаріотів біла відкрита у 1977 р. Наприклад, ген *b*-ланцюга гемоглобіну має два інтрони (по 120 і 550 пар основ) і три екзони (по 240, 500 і 250 пар основ). Ген альбуміну курячого яйця має вісім екзонів, розділених сімома довгими інтронами.

☑ Всі гени ссавців та птахів, з відомою нині будовою, містять інтрони.

Винятком з цього правила є лише гени, які кодують гістони — білки, навколо яких закручується молекула ДНК. Щодо функцій інтронів у геномі, то існують дві версії:

- екзони відповідають первісним білкам, які повторилися у ході еволюції сучасних білків. Ця гіпотеза співпадає з загальноприйнятою теорією про доменну організацію білків;

- інтрони відіграють певну роль у регуляції експресії (вираження) генів у еукаріотів.

Цілком можливо, що обидві ці гіпотези відповідають дійсності. Адже в організації та функціонуванні геномів ще багато нез'ясованого.

Синтез білка

На долю білків припадає більше половини сухої маси клітини, тому їх синтез відіграє головну роль у підтримці клітинних структур і їх функцій, у рості і спеціалізації клітин. Процес біосинтезу білків у еукаріотів розпочинається в ядрі, продовжується і закінчується у цитоплазмі (рис. 1.36).

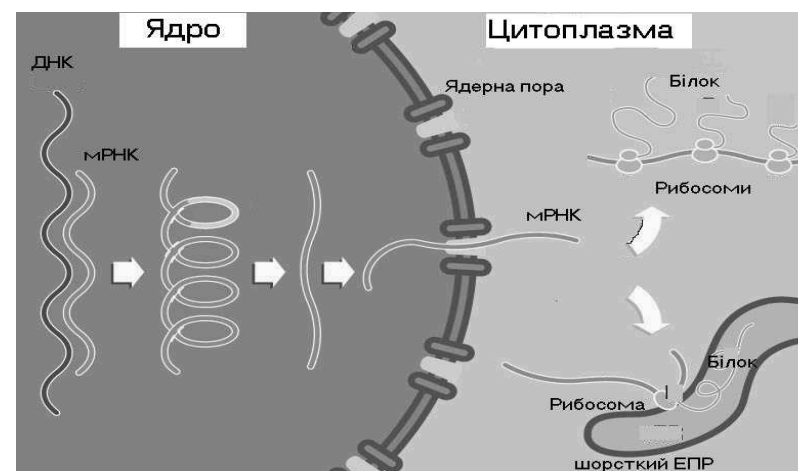


Рис. 1.36. Загальна схема синтезу білка у клітині

Він включає такі етапи:

- транскрипція – перенесення генетичної інформації з ДНК на мРНК;
- трансляція – перетворення триплетного нуклеотидного коду в амінокислотну послідовність.

Важливим для нормального функціонування клітини є також питання регуляції експресії генів. Відповідь на нього дасть змогу зрозуміти послідовність і механізм функціонування клітини як єдиного цілого.

Транскрипція

Вся генетична інформація еукаріотичної клітини, закодована у молекулі ДНК, знаходиться у ядрі. ДНК занадто велика, щоб проникати через ядерні пори, тому посередником між ядром і цитоплазмою виступає спеціальна РНК, яку називають матричною або інформаційною. Її назва англійською мовою ще більш промовиста – messenger, що перекладається як “посланець”.

☑ Транскрипція ДНК – це синтез мРНК, комплементарної одному з ланцюгів ДНК, який каталізується ферментом РНК-полімераза.

Зчитування генетичної інформації відбувається внаслідок розплітання лише невеликого фрагменту подвійної спіралі (приблизно один виток подвійної спіралі). До ділянки ДНК комплементарно добувається мРНК. Таким чином, певний час існує подвійна спіраль ДНК – РНК. Але вона менш стабільна, ніж спіраль ДНК – ДНК, і швидко розпадається. Одноланцюгова РНК вивільняється, а структура подвійної спіралі ДНК відновлюється.

Молекули мРНК замість тиміну містять урацил. Така заміна не випадкова. Виявляється, що біосинтез тиміну енергетично набагато дорожчий, ніж урацилу. Але природа змушена була йти на такі витрати у ДНК, тому що цитозин може спонтанно перетворитися в урацил. Для молекул РНК стабільність і точність менш важлива, адже вони працюють і існують у клітині значно менше часу.

Напрямок зчитування інформації при транскрипції такий же, як і при реплікації.

☑ Молекула мРНК синтезується у напрямку 5г → 3г, а зчитування інформації з ДНК має напрямок 3г → 5г.

Головним ферментом транскрипції є ДНК-залежна РНК-полімераза. У прокариотів це один фермент, а в еукаріотів – комплекс з трьох ферментів. Цей фермент каталізує синтез РНК.

☑ Молекулу, синтезовану РНК-полімеразою на матриці ДНК називають первинним транскриптом, а суміш таких молекул – гетерогенною ядерною РНК (гяРНК).

☑ Молекулу, яка служить матрицею для синтезу білка, називають зрілою мРНК.

РНК-полімераза – це складний фермент з четвертинною структурою. Він має декілька субодиниць: дві а, одну b, одну bг і одну s. Молекулярна маса ферменту – 500 кДа. Для нормальної роботи РНК-полімерази необхідні такі чинники:

- матриця;
- активовані попередники;
- двовалентні іони.

Ефективною матрицею для РНК-полімерази є ДНК. До неї фермент добуває комплементарну копію. Активованими попередниками виступають 5г-рибонуклеозидтрифосфати. Для транскрипції необхідні чотири трифосфати – АТФ, ТТФ, УТФ, ГТФ. Фермент РНК-полімераза активний лише у присутності двовалентних іонів Mg²⁺ і Mn²⁺.

Перераховані чинники свідчать про те, що за своїми характеристиками РНК-полімераза подібна до ДНК-полімерази. Але між цими двома ферментами є суттєві відмінності:

- РНК-полімераза не потребує затравки.

Вона може починати синтез з нового ланцюга, для ДНК-полімерази необхідна наявність ланцюга з вільною ОН – групою у 3’ положенні.

- ДНК-матриця при транскрипції зберігається повністю.

При реплікації зберігається лише один “старий” ланцюг, тобто процес реплікації має напівконсервативний характер.

- РНК-полімераза не має ендонуклеазної активності.

ДНК-полімераза перевіряє правильність синтезу нового ланцюга і вирізає неправильні помилкові нуклеотиди. РНК-

полімераза не перевіряє правильність синтезу ланцюга, тому ймовірність помилок при транскрипції становить одну помилку на 10^5 нуклеотидів, що у 10000 разів більше, ніж при реплікації.

Процес транскрипції досить складний. Він проходить у декілька етапів:

- ініціація – приєднання РНК-полімерази до початку ділянки ДНК, з якої йде зчитування інформації.
- елонгація – побудова ланцюга мРНК.
- термінація – закінчення синтезу і вивільнення первинного транскрипту.
- процесинг – зміни, які відбуваються з новосинтезованою молекулою мРНК (первинним транскриптом) перед тим, як вона почне брати участь у біосинтезі білка.

Кожен з етапів транскрипції зв'язаний з відповідними ділянками ДНК. Та частина ДНК, яка бере участь у транскрипції, складається з окремих обов'язкових фрагментів (рис. 1.37).

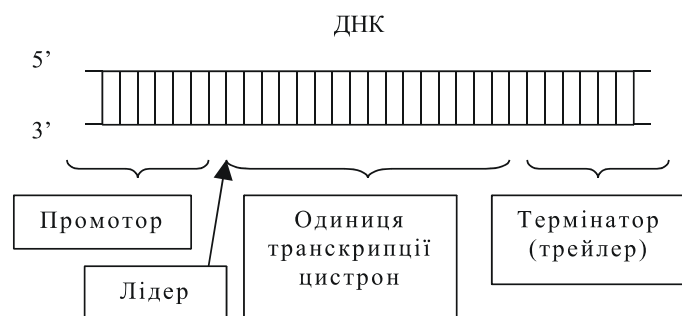


Рис. 1.37. Будова частини ДНК, яка транскрибується

☑ Промотор – це ділянка ДНК, яку розпізнає РНК-полімераза.

Промотор розташований безпосередньо перед ділянкою, з якої починається транскрипція. Він має розмір близько 40 пар основ. Промоторні ділянки у різних організмів подібні за будовою. Дослідження властивостей промоторів *E. coli* показало, що полімераза

розпізнає на молекулі ДНК дві нуклеотидні послідовності з 6 нуклеотидів, які розділені приблизно 25 нуклеотидами.

☑ Лідер – це фрагмент ДНК, з якого безпосередньо розпочинається синтез мРНК.

Встановлено, що синтез мРНК розпочинається з аденозинтрифосфату або з гуанозинтрифосфату (АТФ чи ГТФ). Таким чином, новоутворена мРНК буде мати трифосфатну групу на 5г-кінці і групу ОН на 3г-кінці.

☑ Цистрон (одиниця транскрипції) – це вся ділянка ДНК, за допомогою якої синтезується мРНК.

Основною характеристикою транскрипції є те, що процес зчитування генетичної інформації з молекули ДНК відбувається лише з одного (будь-якого) ланцюга подвійної спіралі. Антипаралельна ділянка ланцюга, як відомо на сьогодні, генетичної інформації не несе. Вважають, що його функція – підтримання цілісності ділянки ДНК.

☑ Термінатор (трейлер) – це ділянка ДНК, на якій розташований сигнал, що вказує на закінчення транскрипції.

Термінатор складається з гуанін-цитозин та аденін-тимін збагачених ділянок. Ці ділянки вздовж одного ланцюга дзеркально симетричні і можуть бути замкнені самі на себе, створюючи “шпильку” (рис. 1.38). “Шпилька” заважає рухові ферменту і призводить до зупинки транскрипції.

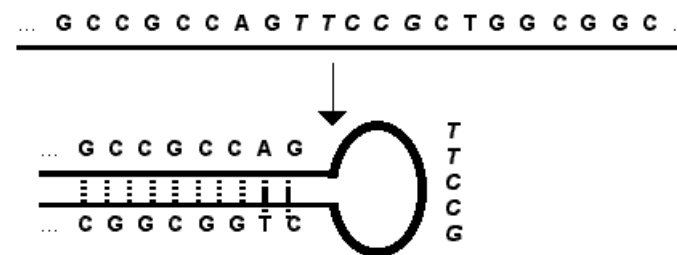


Рис. 1.38. Схема, яка ілюструє утворення “шпильки” на термінаторі

☑ Перетворення первинного транскрипту у зрілу мРНК називають процесингом або дозріванням.

Цей етап транскрипції значно відрізняється у прокаріотів і еукаріотів. Відмінності пов'язані з особливостями будови геному.

Первинний транскрипт у прокаріотів може включати інформацію про декілька сусідніх, а не лише про один поліпептидний ланцюг, а також про рРНК. Тому процесинг у них включає розрізування первинного транскрипту на складові частини (у випадку, коли такі є). Коли первинний транскрипт складається з інформації лише про один поліпептидний ланцюг, то процес біосинтезу може розпочатися ще до закінчення транскрипції.

У геномі еукаріотів інформаційні ділянки (екзони) чергуються з неінформаційними (інтронами), тому інформація про окремий поліпептид має значно більшу фізичну довжину. Звичайно первинний транскрипт містить екзони і інтрони, які відносяться до одного поліпептидного ланцюга. Процесинг в еукаріотів протікає значно складніше і включає:

- сплайсинг;
- модифікацію 5г-кінця;
- модифікацію 3г-кінця.

☑ Сплайсинг – це процес вирізання інтронів і зшивання екзонів.

Зріла мРНК, на відміну від первинного транскрипту, не містить інтронів. Сплайсинг відбувається за рахунок специфічного механізму, в якому беруть участь особливі малі ядерні РНК (мяРНК) (рис. 1.39).

☑ Малі ядерні РНК (мяРНК) – це короткі ланцюги, довжиною приблизно 100 нуклеотидів, комплементарні кінцям інтронів.

Модифікація 5г-кінця мРНК – це приєднання до нього особливого метильованого гуанінового нуклеотиду, який називають “кепом” (від англ. кер – “шапка”) або “ковпачком”. “Ковпачок” є в усіх відомих еукаріотичних мРНК (рис. 1.40). Метильований гуанозин не лише має додаткову метильну групу (СН₃), але і приєднується до полінуклеотидного ланцюга “іншим боком” за допомогою трифосфатного зв'язку.

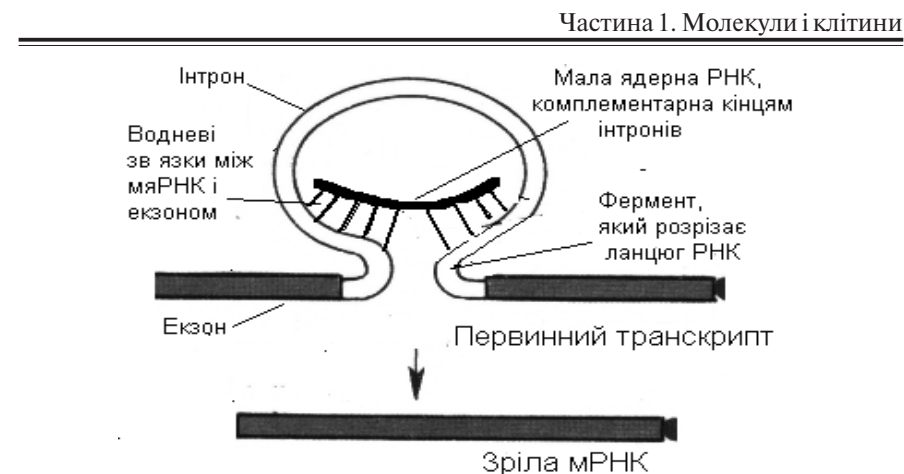


Рис. 1.39. Сплайсинг мРНК

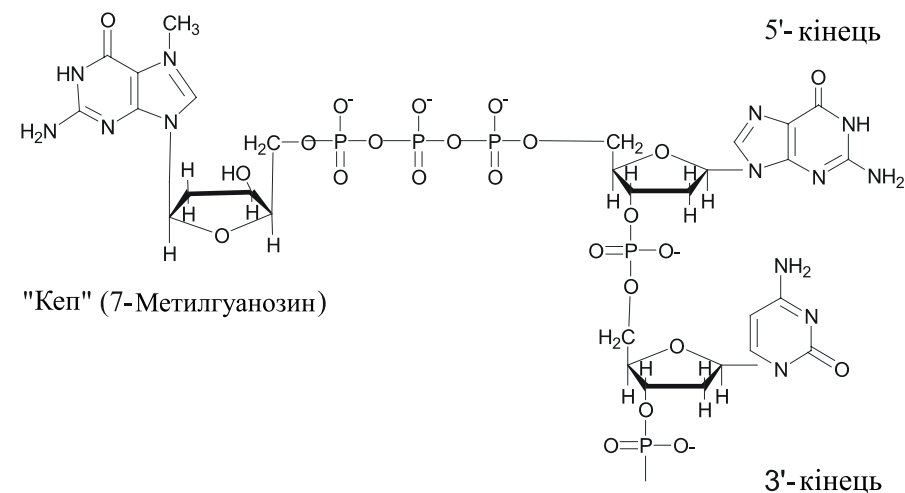


Рис. 1.40. Модифікація 5г-кінця мРНК у еукаріотів

Модифікація 3г-кінця полягає у приєднанні до нього послідовності з 150 до 200 аденінових нуклеотидів. Це поліаденіновий “хвіст”, який є у більшості еукаріотів. Він синтезується без матриці, окремо за допомогою особливого ферменту поліаденілатполімерази. Субстратом для цієї реакції є молекули АТФ.

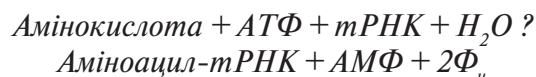
Вчені вважають, що такий складний процесинг в еукаріотичних клітинах відіграє велику роль у регуляції експресії генів і формуванні складного багатоклітинного організму. Крім відмінностей у будові та у процесингу, молекули мРНК прокариотів і еукаріотів суттєво відрізняються тривалістю життя. У прокариотів вона становить не більше декількох хвилин, а у еукаріотів — десятки хвилин і години. А у деяких випадках — тижні й місяці.

Біосинтез білка у цитоплазмі

Біосинтез білка — складний процес, який регулюється великою кількістю ферментів. Він потребує енергії та участі іонів-активаторів. Ми розглянемо лише деякі ключові моменти. Процес біосинтезу білка умовно можна поділити на такі етапи:

- Вихід зрілої мРНК з ядра у цитоплазму.
 - Активація амінокислот.
 - Утворення ініціюючого комплексу за участю мРНК і рибосоми та ініціація поліпептидного ланцюга.
 - Елонгація — побудова поліпептидної послідовності.
 - Термінація — закінчення синтезу поліпептидного ланцюга у вигляді первинної структури.
 - Процесинг — утворення вторинної і третинної структур білка.
- ☑ Активація амінокислот — це приєднання карбоксильної групи амінокислоти до 3'-кінця відповідної тРНК.

Амінокислота приєднується до такої тРНК, антикодон якої комплементарний генетичному коду. Цей процес проходить з використанням енергії. Сумарна реакція активації:



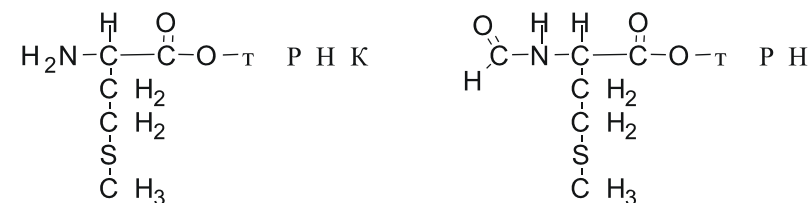
Цю реакцію каталізує група ферментів — аміноацилсинтетази. Для кожної амінокислоти є свій фермент. Сполуку, яка утворюється, називають за назвою відповідної амінокислоти з закінченням —ил (-іл). Наприклад, комплекс між амінокислотою ме-

тіоніном і метіоніновою тРНК називають метіоніл-тРНК, комплекс між лізином і лізиновою тРНК — лізил-тРНК тощо.

Ініціюючий комплекс — це система, яка забезпечує початок синтезу білка. У еукаріотів він утворюється у цитоплазмі або на поверхні шорсткого ендоплазматичного ретикулу, шляхом з'єднання у єдину систему мРНК, рибосоми і аміноацил-тРНК. У прокариотів утворення ініціюючого комплексу проходить лише у цитоплазмі.

☑ Ініціюючий комплекс складається зі стартової аміноацил-тРНК, рибосоми і зрілої мРНК.

Перша (стартова) аміноацил-тРНК, з якої починається утворення пептидного ланцюга, приєднується до стартового кодону мРНК. Як у прокариотів, так і у еукаріотів стартовий кодон однаковий — AUG. Таблиця генетичного коду (табл. 1.24) показує, що такий кодон відповідає амінокислоті метіоніну. Але метіоніл-тРНК стартова аміноацил-тРНК лише у еукаріотів. У прокариотів стартовою аміноацил-тРНК є особлива формілметіоніл-тРНК. Вона утворена нестандартною амінокислотою — формілметіоніном (рис. 1.41).



Метіоніл-тРНК

Формілметіоніл-тРНК

Рис. 1.41. Стартові аміноацил-тРНК

Рибосоми — це клітинні структури, які утворені з двох субодиниць (великої та малої). Вони не мають оболонки і складаються з рРНК і білка. Рибосоми прокариотів і еукаріотів близькі за будовою (рис. 1.42). Кожна з них має дві спеціальні ділянки, які називають Р-ділянка (пептидилна) і А-ділянка (аміноацильна).

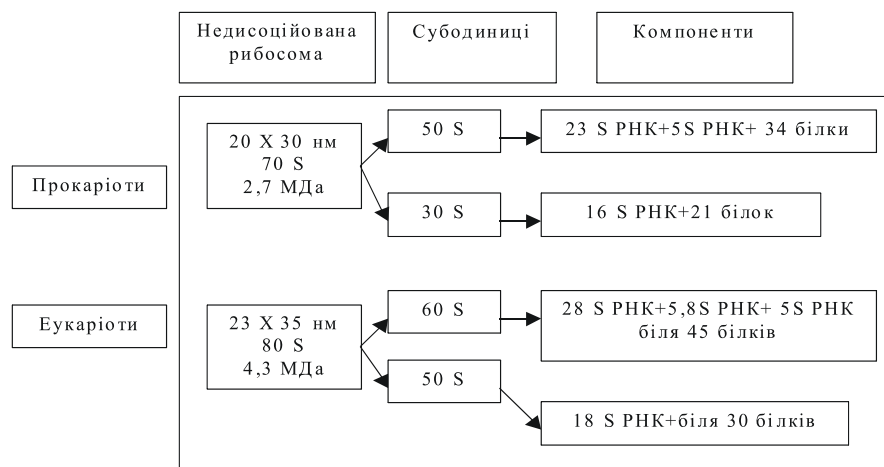


Рис. 1.42. Будова рибосом прокаріотів та еукаріотів

Розглянемо формування ініціюючого комплексу на прикладі прокаріотичної клітини. Воно поділяється на ряд послідовних дій:

- Спочатку формілмет-тРНК до Р-ділянки малої субодиниці рибосоми.
- Далі до Р-ділянки малої субодиниці рибосоми приєднується ініціююча частина мРНК, яка розташована на 5г-кінці, на відстані не менше 25 нуклеотидів від початку молекули.
- Наступний заключний етап – приєднання великої субодиниці.

☑ Після утворення ініціюючого комплексу розпочинається синтез поліпептидного ланцюга, який має назву елонгації.

Наступна аміноацил-тРНК визначається за принципом комплементарності між кодоном і антикодоном. Вона приєднується до А-ділянки рибосоми.

☑ Під дією ферменту пептидилтрансферази між аміногрупою першої амінокислоти та карбоксильною групою другої амінокислоти утворюється пептидний зв'язок.

Важливою особливістю пептидилтрансферази є те, що цей фермент фіксований на рибосомі. Він постійно “прикріплений до

місця роботи“. Після правильного приєднання аміноацил-тРНК і утворення пептидного зв'язку між амінокислотами відбувається транслокація.

☑ Транслокація – це зсув ініціюючого комплексу на три нуклеотиди вздовж молекули мРНК

Відомо, що різні білки починаються з різних амінокислот. Це вступає у протиріччя з тим фактом, що початковою аміноацил-тРНК завжди є формілметіонінова або метіонінова. Розв'язується ця проблема досить просто – ініціююча аміноацил-тРНК (формілметіонінова) не утворює пептидного зв'язку з наступною амінокислотою. Тобто, перша транслокація рибосоми відбувається не за правилами. Це, начебто, “холостий хід”.

☑ Інформація з мРНК зчитується у напрямку 5г → 3г, а поліпептидний ланцюг росте у напрямку N > C.

Закінчення процесу біосинтезу називають термінацією. Воно відбувається тоді, коли на мРНК зустрічається один з трьох стоп-кодонів: UAA, UAG, UGA.

Дозрівання поліпептидного ланцюга називається процесингом. Він полягає в утворенні третинної конформації молекули. Під час процесингу можливі вилучення деяких амінокислотних послідовностей. У складних білках процесинг включає приєднання небілкових груп тощо.

Процес біосинтезу білка – один з найскладніших у клітині. Не всі його нюанси на сьогодні відомі. Найбільш детально досліджений біосинтез білка прокаріотичного організму *E. coli*. Але навіть тут є ще деякі нез'ясовані моменти. Ми розглянули біосинтез білка лише схематично.

Регуляція експресії генів

Прокаріотична клітина має відносно невеликий геном, який міститься у одній хромосомі. Крім того, взагалі прокаріоти – це дуже маленькі істоти. У бактерії *E. coli* молекула ДНК містить біля $3 \cdot 10^6$ пар основ. Такої кількості нуклеотидів вистачає для кодування приблизно 2500 різних білків. У еукаріотичних клітинах кількість хромосом більша, а це означає, що і білків у таких клітинах може синтезуватися значно більше. У гаплоїдному геномі

типової клітини людини міститься $3\text{Ч} \cdot 10^9$ пар нуклеотидів. Це у 10^3 разів більше, ніж у кишкової палички. Не всі вони несуть інформацію про амінокислотну послідовність. Величезна кількість інформації у еукаріотичних клітинах взагалі реалізується не повністю. В середньому лише 7% нуклеотидних послідовностей перетворюються у білки (транскрибуються) і 93% нуклеотидів не транскрибуються.

У будь-якому випадку, одночасний синтез усіх білків, властивих даній клітині, був би нераціональним перевикористанням ресурсів. Тому більшість клітинних ферментів, як у прокаріотів, так і у еукаріотів, відноситься до групи індукованих, тобто тих, які виробляються лише при потребі.

☑ Складний процес перетворення генетичної інформації з нуклеотидної послідовності у нативні ферментні системи клітини називається експресією (вираженням) генів.

Зрозуміло, що регуляція експресії генів надзвичайно складна. Сучасна біологічна наука часто навіть не має приблизної відповіді на питання “Як це відбувається?” Але деякі досягнення у проникненні до цієї таємниці природи вже перейшли від стадії гіпотези до етапу теорії й отримали експериментальні підтвердження. Особливо це стосується експресії генів у прокаріотів.

Експресія генів у *E. coli* залежить від умов зовнішнього середовища. Наприклад, коли *E. coli* вирощувати у середовищі, де єдиним джерелом Карбону буде лактоза, то клітини будуть виробляти велику кількість ферменту лактази (β-галактозидази). Таких молекул у клітині може бути десятки тисяч. Коли змінити джерело Карбону, наприклад, на гліцерол або глюкозу, то кількість молекул лактази зменшиться до десятка. Така економічність метаболізму дуже вигідна клітинам, а механізм її реалізації пояснили у 1961 р. Ф. Жакоб і Ж. Манно. Вони розробили теорію, яка отримала назву теорії лактозного оперону (lac-оперону). Система споріднених генів, названа lac-опероном, складається з розташованих послідовно ділянок регуляції і контролю (рис. 1.43).

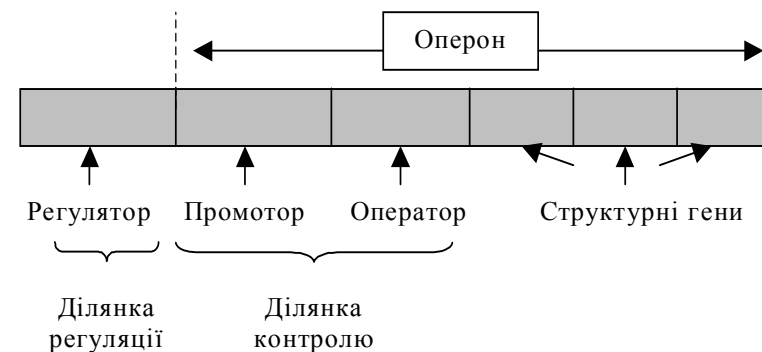


Рис. 1.43. Схема будови lac-оперону

Для розщеплення лактози кишкової паличці необхідно синтезувати три ферменти, які діють разом. Інформація про ці ферменти міститься у структурних генах. Перед структурними генами розташована ділянка контролю. Вона включає, крім промотору, особливий ген – оператор.

☑ Сукупність промотора, оператора і структурних генів називають опероном.

Транскрипція мРНК зі структурних генів включається і виключається за допомогою особливого білка-репресора, синтез якого кодує регуляторний ген (регулятор). Інформація про цей білок знаходиться у гені-регуляторі. Регуляторна ділянка може розташовуватися на відстані від ділянки контролю.

Відповідно до теорії Жакоба-Манно, лактозний оперон працює так:

- При відсутності лактози репресор зв’язується з оператором. Це заважає прикріпленню до промотору РНК-полімерази і синтез ферментів не відбувається.
- При наявності лактози репресор зв’язується з лактозою (її називають індуктором) і стає неактивним. Він не може приєднатися до оператора. Синтез ферменту відбувається.

Пізніші дослідження цілком підтвердили теорію Жакоба-Манно. Окремі компоненти lac-оперону, наприклад, білок-репресор, були виділені у чистому вигляді.

Крім *lac*-оперону, існують інші подібні регуляторні системи. Наприклад, арабінозний (розщеплення арабінози), триптофановий (синтез триптофану), гістидиновий (синтез гістидину) тощо. Деталі регуляції експресії генів можуть відрізнятися. У одних випадках регуляторний білок здатний приєднуватися до промотору лише після зв'язування з якоюсь речовиною, яка називається лігандом. У інших ген-регулятор кодує утворення білка, який не пригнічує, а стимулює синтез ферменту. Такий білок, на відміну від репресора *lac*-оперону, називають активатором. В узагальненому вигляді, регуляторні системи геному прокариотів складаються з таких компонентів:

- оперон (складається зі структурних генів, оператора і промотору);

- регулятор;
- ліганд.

☑ Структурні гени — це частина оперону, яка кодує індуктивний фермент чи групу ферментів.

☑ Оператор — це ділянка ДНК, до якої приєднується регуляторний білок.

☑ Промотор — це ділянка ДНК, до якої приєднується РНК-полімераза.

☑ Регулятор — це особливий ген, який кодує синтез регуляторного білка.

Регулятор може кодувати синтез:

- репресора — білка, який не дозволяє виробляти фермент;
- активатора — білка, який заставляє виробляти фермент.

☑ Ліганд — низькомолекулярна речовина (часто субстрат), яка зв'язується з регулятором, впливаючи на його функціональну активність.

Залежно від типу регуляції, ліганди бувають:

- індукторами — при наявності цих речовин синтез ферментів стимулюється (індуцибельна або позитивна система генної регуляції);

- корепресорами — при наявності цих речовин синтез ферментів пригнічується (репресибельна або негативна система регуляції).

☑ Дослідження особливості регуляції експресії генів у прокариотів свідчать про те, що активність генів у цих організмів регулюється, головним чином, на рівні транскрипції.

Експресія генів у еукариотів набагато складніша, а про її деталі робляться лише припущення. Першим етапом такої регуляції є наявність екзонних і інтронних ділянок у геномі. Вважається, що ті ділянки, які не транскрибуються, відіграють роль регулювальних. До чинників регуляції відносять також ступінь спіралізації ДНК. Чим вона вища, тим ця ділянка менше транскрибується. ДНК у вигляді хромосоми взагалі не здатна до транскрипції. Процесинг (дозрівання) первинного транскрипту також відносять до регулювальних механізмів. Завдяки наявності ядерної мембрани у еукариотів транскрипція і трансляція розділені у просторі і часі. Це також один з регулювальних механізмів. Лише невелика частина синтезованої у ядрі РНК виходить у цитозоль у вигляді мРНК. До регулюючих механізмів відносять також процесинг (дозрівання) вже синтезованих білків, який відбувається у ендоплазматичному ретикулумі.

☑ Всі вищеперераховані чинники свідчать про те, що експресія генів у еукариотів регулюється на всіх етапах — від будови ДНК до утворення третинної і четвертинної структури білка.

З точки зору наявності інформації будь-яка еукариотична клітина одного багатоклітинного організму ідентична. Але в процесі індивідуального розвитку клітин вони поступово розходяться функціонально. Навіть важко уявити, що війчаста клітина слизової оболонки носа і нервова клітина генетично ідентичні. Дослідження особливостей експресії генів у еукариотів дозволить вирішити одну з найважливіших таємниць біології — механізм клітинної диференціації.

Розділ 1.4

Основи цитології

Перейшовши у нове тисячоліття, людство визначає найвизначніші досягнення за попередню історію його розвитку. Клітинну теорію порівнюють з такими загальнонауковими досягненнями, як закон збереження енергії, теорія еволюції та інші найважливіші теоретичні положення у природознавстві. Ця теорія є результатом узагальнення багатьох попередніх відкриттів. Вона базується не лише на відкриттях біологів та натуралістів, але й на досягненнях техніки.

Протягом XVIII ст. мікроскоп розглядали як цікаву і корисну іграшку. Незважаючи на це, у натуралістичній літературі було опубліковано багато робіт з описами різних мікроскопічних об'єктів, у тому числі й клітин. У 1665 р. англієць Р. Гук видав альбом малюнків під назвою “Мікрографія”, в якому зобразив те, що бачив під мікроскопом. Серед цих малюнків був тонкий зріз тканини пробкового дерева, структура якого нагадувала бджолині щільники. Гук назвав їх клітинами (лат. *cellulae* – клітинка). Він вважав, що самі клітини пусті і мертві, а жива речовина – це клітинні оболонки. Великий вклад у дослідження клітин вніс сучасник Р. Гука голландець А. ван Лівенгук. За допомогою свого саморобного мікроскопа він зумів добитися збільшення у 270 разів і зробив дивовижні відкриття. Він спостерігав клітини крові, багато одноклітинних організмів і, навіть, бактерії. У 1831–1833 рр. англієць Р. Браун описав клітинне ядро.

Ці, та багато інших досягнень були об'єднані у кінці 30-х років XIX ст. у цілісну теорію, яка отримала назву клітинної. Про загальнобіологічне значення цієї теорії свідчить те, що її авторами були ботанік М. Шлейден та фізіолог і анатом Т. Шванн. Вона була запропонована цими вченими у 1837 р. стосовно рослин. Але вже у 1885р. патолог Р. Вірхов доповнив її відомим постулатом: “*Omnis cellula e cellula*”. Що в перекладі з латини означало: “Кожна клітина походить від клітини”. Подальші дослідження розширяли і уточнювали

висновки М. Шлейдена, Т. Шванна, Р. Вірхова та інших. Вже у середині XIX ст. клітинна теорія стала загальноприйнятою і послугувала основою для виникнення нової біологічної науки – цитології.

☑ Цитологія – біологічна наука, яка вивчає особливості будови і функціонування клітин.

Звісно, за більш ніж півтора століття свого існування клітинна теорія дещо змінилася. Але сутність її залишилася незмінною. У сучасній біології постулати клітинної теорії мають такий вигляд:

- Клітина – це основна одиниця структури живих організмів.
- Клітина – елементарна функціональна одиниця живого.
- Клітини різних організмів гомологічні (подібні) за своєю будовою.
- Розмноження клітин відбувається шляхом поділу вихідної клітини.
- Багатоклітинні організми – це складні ансамблі клітин, об'єднані у цілісну систему тканин і органів, які тісно пов'язані між собою через міжклітинні, гуморальні і нервові форми регуляції.

Загальна характеристика клітин

За формами існування життя на Землі можна розподілити на дві великі групи – неклітинні й клітинні. Останні, в свою чергу, поділяють на прокаріотів, одноклітинних та багатоклітинних еукаріотів (рис. 1.44). Неклітинні форми життя – це особлива група внутрішньоклітинних паразитів, які набувають ознак живих істот у клітинах і мають вид білково-нуклеотидних кристалів поза клітинами. Клітинні форми життя – це живі організми, які відмежовуються від навколишнього середовища спеціальними оболонками. За розмірами і формою вони значно відрізняються. Але, у будь-якому випадку, прокаріотичні клітини набагато менші за еукаріотичні. Можна зробити цікаве порівняння: коли найменшу молекулу – водень (H_2) – збільшити у мільйон разів, то вона матиме діаметр 1 міліметр, коли це ж саме зробити з типовою прокаріотичною клітиною, то ми отримаємо сферу діаметром 1 метр, а коли з еукаріотичною, то сфера буде мати діаметр 20 метрів.

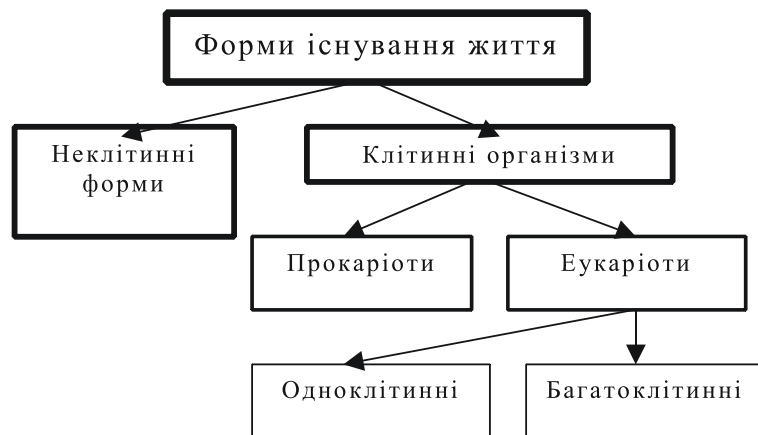


Рис. 1.44. Форми існування життя

З огляду на розміри можна припустити, що існують також серйозні морфологічні відмінності між цими двома типами клітин. Прокаріоти мають спрощену будову, яка зовні складається лише з мембрани та її виступів. Внутрішні структури цитоплазми не мають окремих оболонок, вони представлені рибосомами і нуклеїдом (генетичним матеріалом). Еукаріоти – це складна композиція з окремих частин, які розділяються мембранами. Звичайно кажуть, що еукаріотична клітина утворена зовнішньою оболонкою і цитоплазмою. Раніше вважали, що внутрішній простір клітини – це аморфне напіврідке середовище, яке називали цитоплазмою. Виділяли також ядро, мітохондрії, рибосоми та інші органоїди. Застосування електронного мікроскопа дозволило розрізнити значно більше деталей у будові клітини (рис. 1.45). Нині встановлено, що цитоплазма – це не лише місце, де знаходяться внутрішні структури, відділені одинарною або подвійною мембранами. Ці внутрішні мембрани розділяють клітину на окремі функціональні одиниці – компартменти.

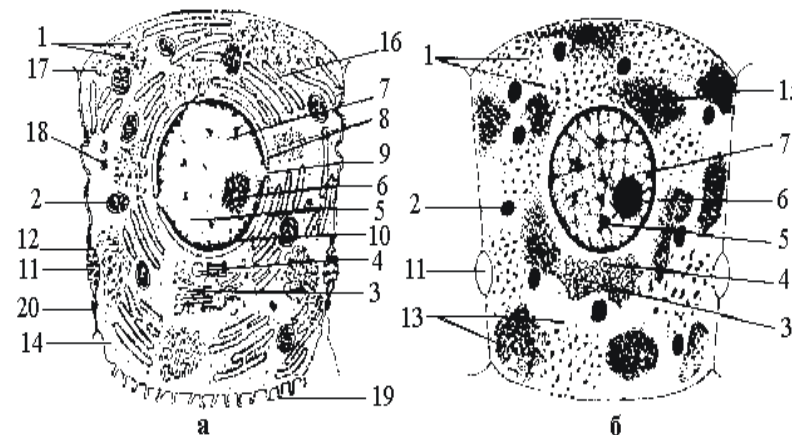


Рис. 1.45. Порівняння зображення клітини гепатоциту у електронному (а) і світловому (б) мікроскопах

- 1 – гранула глікогену
- 2 – мітохондрія
- 3 – апарат Гольджі
- 4 – центріолі
- 5 – хроматинові островці
- 6 – ядере
- 7 – ядро
- 8 – ядерна оболонка
- 9 – ядерні пори
- 10 – периферійний хроматин
- 11 – жовчні канали
- 12 – мікроворсинки у жовчних каналах
- 13 – цитоплазма
- 14 – цитозоль
- 15 – базофільна речовина
- 16 – шорсткий ендоплазматичний ретикулум
- 17 – гладенький ендоплазматичний ретикулум
- 18 – лізосоми
- 19 – мікроворсинки
- 20 – з'єднуючий комплекс

☑ Клітинний компартмент – це ізольована внутрішньоклітинна структура, яка виконує спеціалізовані функції.

Відносні об'єми основних компартментів типової еукаріотичної клітини тварин наведено у табл. 1.25.

Таблиця 1.25

**Відносні об'єми основних компартментів
у типовій клітині (гепатоцит)**

Внутрішньоклітинний компартмент	% від загального об'єму клітини
Цитозоль	54
Мітохондрії	22
Цистерни шорсткого ЕПР	9
Цистерни гладенького ЕПР і апарата Гольджі	6
Ядро	6
Пероксисома	1
Лізосома	1

Термін „компартмент” більш „біологічний”, ніж застаріле поняття „органіод”. До певної міри компартменти можна порівняти з закритою посудиною, у якій знаходяться лише їм властиві ферментні комплекси та відбуваються специфічні метаболічні процеси. Для означення рідкої частини цитоплазми, яка оточує внутрішні мембрани і органіоди, був введений окремий термін – цитозоль.

Плазматичні мембрани і мембранний транспорт

Однією з найважливіших характеристик клітин є характеристика її оболонки або мембран. Саме завдяки цим структурам живі істоти відділяються від навколишнього середовища, створюючи якісно нову форму існування хімічних елементів у природі – живу речовину. Але еволюція еукаріотичних клітин не зупинилася лише на відділенні організму від середовища, а пішла далі. Еукаріоти мають не тільки зовнішню, але і внутрішні мембранні структури.

☑ Виникнення спеціальних оболонки всередині клітини було одним з вирішальних етапів у розвитку життя взагалі.

У еволюційній теорії такі зміни мають спеціальну назву – ароморфози.

☑ Ароморфоз – це такі еволюційні зміни, які ведуть до загального підвищення організації, збільшують інтенсивність життєдіяльності, але не є вузькими пристосуваннями до різко обмежених умов існування.

☑ Ідіоадаптація – це дрібніші еволюційні зміни організмів, які сприяють пристосуванню до певних умов життєвого середовища.

Ароморфоз завжди приводить до біологічного прогресу. Ці зміни не мають прямого пристосувального значення. Але ароморфози, підвищуючи інтенсивність життєдіяльності організмів, забезпечують відносну незалежність живих систем від довкілля.

Вивчення особливостей будови і функцій клітини закономірно розпочати з особливостей будови зовнішньої плазматичної мембрани.

☑ Плазматичною (або цитоплазматичною) називають мембрану, яка відділяє клітину від зовнішнього середовища.

Іноді зовнішню мембрану, на відміну від внутрішньої, називають плазмолемою (грец. plasma – форма, lemma – оболонка). Плазматична мембрана характерна як для еукаріотів, так і для прокаріотів. У сучасних живих організмів вона виконує такі функції:

- забезпечує збереження відмінностей між клітинним вмістом і навколишнім середовищем. Це своєрідний бар'єр, який уможливив раннім формам життя відмежуватися від навколишнього середовища;
- визначає величину і форму клітин;
- це місце протікання енергетичних та синтетичних процесів;
- активний фільтр, який регулює обмін речовин між клітиною та довкіллям.

Як показали спеціальні дослідження, принципи побудови зовнішньої і внутрішніх мембран практично однакові. Всі наявні відмінності пов'язані виключно з функціональними особливостями конкретної мембранної структури.

Сучасні уявлення про будову плазматичної мембрани та їх становлення

У період з кінця 20-х до початку 80-х років ХХ ст. досить інтенсивно розвивалося вивчення біології клітини. А дослідження біологічних мембран — це один з найважливіших напрямків сучасної клітинної біології. Саме в цей період у біології почали застосовувати такі високоінформаційні методи як дифракція рентгенівського проміння, електронна та поляризаційна мікроскопія. Це було викликано як суто науковими потребами, так і тим, що штучні мембрани стало можливим використовувати у прикладних галузях. Відомі ліпосоми (ліпозоми), які містяться у різних косметичних засобах, — це, власне, приклад штучних мембран. Ліпосоми використовують не лише у косметичці. Головна галузь їх використання — медицина. Ліки, які розміщуються у гідрофобній мембраноподібній оболонці можуть проникати глибоко у тканини. Особливо актуальними такі дослідження були в онкології. Розроблялися спеціальні ліпосомні препарати, які могли вибірково проникати у пухлину, не впливаючи на інші частини організму. Для виконання таких досліджень потрібні були детальні знання будови клітинних мембран.

Те, що до складу плазматичної мембрани входять ліпіди, було виявлено ще при кінці ХІХ ст. (Е. Овертон). У 1925 р. голландські дослідники Е. Гorter і Ф. Грендель виділили ліпіди з мембрани еритроцитів і розрахували, що площа, яку вони займають у моношарі в 2 рази більша, ніж площа поверхні клітини. Це були перші уявлення про будову клітинної мембрани.

У 1935 р. Дж. Даніелі і Х. Давсон показали, що до складу мембран, крім ліпідів, входять також і білки. Ці ж американські дослідники висунули першу гіпотезу про будову клітинної мембрани. Вона мала назву “бутербродної” гіпотези. За уявленнями дослідників, мембрана — це тришарова структура: зовнішній шар білка, біліпідний шар, внутрішній шар білка. Для того, щоб пояснити проникнення у клітину гідрофільних молекул, у 1956 р. Дж. Даніелі і В. Стейн доповнили цю модель уявленнями про білкові пори, які пронизують мембрану наскрізь.

Важливим внеском у наші уявлення про природу біологічних мембран стали два припущення американського біофізика Дж. Д. Робертсона, які були запропоновані у 1960 р. Він стверджу-

вав, що всі клітинні мембрани мають подібну будову, і, що зовнішня сторона мембрани відрізняється від внутрішньої, тобто, що вони асиметричні.

Розвиток техніки біологічних досліджень приносив нові й нові дані про властивості мембран. Класична модель Даніелі не завжди задовільно пояснювала ці результати. Тому за період 50–60-х років ХХ ст. було висунуто близько десятка нових моделей мембран.

Лише у 1972 р. американські дослідники С. Сингер і Г. Ніколсон розробили модель мембрани, яка на сьогодні є загальноприйнятною. Вона отримала назву “рідиннокристалічної моделі”. Відповідно до моделі Сингера-Ніколсона структурною основою біологічних мембран є ліпідний бішар, в якому вуглеводневі ланцюги молекул фосфоліпідів знаходяться у рідиннокристалічному стані (рис. 1.46). У цей бішар, який має в'язкість олії, занурені або вбудовані молекули білків, здатні до руху. Головна відмінність рідиннокристалічної моделі від інших полягає у тому, що за цією моделлю мембрану розглядають як рухливу структуру.

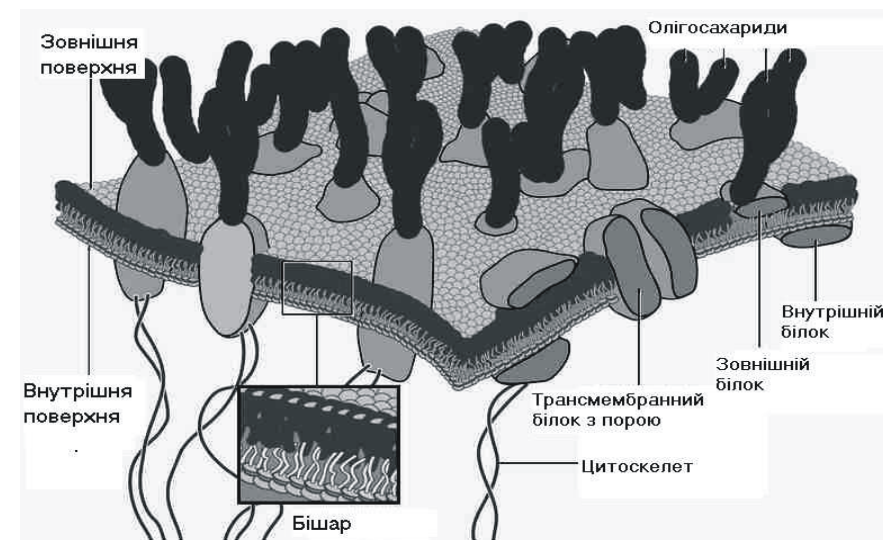


Рис. 1.46. Рідиннокристалічна модель будови мембрани

Хімічний склад мембран

Відповідно до загальноприйнятої рідиннокристалічної моделі, за хімічним складом всі мембрани містять три класи органічних сполук:

- мембранні ліпіди;
- мембранні білки;
- мембранні вуглеводи.

Клітинні мембрани складаються з амфіпатичних ліпідів. У складі однієї молекули таких ліпідів одна або дві жирні кислоти етерифікуються гліцеролом або сфінгозином. У першому випадку утворюються гліцероліпіди, у другому – сфінголіпіди. До третього атома Карбону приєднується фосфат (фосфоліпіди) або цукор (гліколіпіди). Фосфат, у свою чергу, може зв'язуватися з іншою полярною групою – холіном. Крім ліпідів, які містять жирні кислоти, до складу мембран може входити також простий ліпід – холестерол, який має складну гетероциклічну “голівку”, яка може нести заряд, і вуглеводневий “хвіст”.

☑ Всі клітинні мембрани мають принципово однакову основу, а саме мембрани – це ліпідні подвійні шари, або бішари.

Утворення бішарів – це природна властивість фосфоліпідів та гліколіпідів у водному середовищі. Це найвигідніший, з енергетичного погляду, стан амфіпатичних молекул у даному середовищі.

☑ Утворення ліпідної основи біомембран – це процес, який проходить шляхом самозбирання.

Ліпідні бішари замикаються самі на себе, утворюючи закриті відсіки (компарменти). Внаслідок такої самозамкненості закриваються вільні краї, на яких гідрофобні “хвости” могли б стикатися з водою. З тієї ж причини компарменти, побудовані з ліпідних бішарів, здатні самі лікувати свої пошкодження. Попробуйте розділити на дві половини мильну бульбашку – ви отримаєте дві нові бульбашки, а не дві половинки однієї бульбашки. З цього випливає одна з найважливіших властивостей біомембран:

☑ Мембрани здатні не лише до самозбирання, але і до самозбереження біліпідного шару.

Дослідження, проведені на штучних та природних біомембранах, показали, що ліпіди у межах одного моношару постійно рухаються в одній площині з великою швидкістю – течуть. Така динамічність має назву латеральної дифузії. Таким чином, ще однією важливою рисою біомембран є те, що:

☑ Ліпідний бішар – це двомірна рідина, здатна до латеральної дифузії.

Рухливість ліпідів у бішарі має велике, багато у чому ще не зовсім з'ясоване, біологічне значення. Вона значною мірою зв'язана з мембранним ліпідом холестеролом. Швидкість латеральної дифузії залежить від температури. При певній температурі латеральна дифузія припиняється. Мембрана переходить з рідкого у кристалічний стан.

Ліпідний склад шару, який стикається з цитоплазмою клітини, принципово відрізняється від складу зовнішнього моношару, в якому знаходиться основна частина гліколіпідів. Для зовнішнього шару деяких клітин характерна також наявність холіну. Фосфоліпіди в основному характерні для внутрішніх шарів.

☑ Важлива риса ліпідного бішару плазматичної мембрани полягає у тому, що він асиметричний, тобто зовнішній та внутрішній моношари різні за хімічним складом.

Така асиметрія може мати велике значення в орієнтації мембран. Вона закладається в момент синтезу відповідних ліпідів. Різний ліпідний склад характерний не тільки для внутрішнього і зовнішнього моношарів ліпідних бішарів, але і для різних мембран однієї і тієї ж клітини.

Крім ліпідів, мембрани містять також значну частину білків, які плавають у ліпідній двомірній рідині.

☑ Ліпідний бішар визначає основні структурні особливості біологічних мембран, а типи мембранних білків і їх кількість у мембрані відображають біологічні функції даної мембрани.

Наприклад, мієлінові мембрани нервових клітин виконують функцію електричної ізоляції, тому ці мембрани містять менше 25% білка. На мембранах мітохондрій та хлоропластів проходить велика кількість ферментативних реакцій, тому ці мембрани

містять близько 75 % білків. У звичайній плазматичній мембрані білок становить близько 50% від її маси.

Залежно від міцності зв'язків між ліпідами і білками, всі мембранні білки можна поділити на дві групи:

- периферійні — ті, що досить легко відділити від мембрани;
- інтегральні — ті, які можна виділити лише після повного розпаду бішару.

Зрозуміло, що мембранні білки, які одночасно контактують як з гідрофільним середовищем всередині чи поза клітиною, так і з гідрофобним середовищем бішару, повинні мати амфіпатичні властивості. Всередині мембран, де вода практично відсутня, полярні групи білків не можуть утворювати водневих зв'язків з молекулами води. Тому вони намагаються утворити їх одна з одною. Ми вже знаємо, що утворення водневих зв'язків вздовж поліпептидного ланцюга призводить до створення α -спіралей чи β -складок. Саме такі форми організації є характерними для мембранних білків.

Білки мембран здатні, як і ліпіди, рухатися у площині бішару (латеральна дифузія). Але швидкість цього руху у десятки і тисячі разів повільніша, ніж у ліпідів. Це пов'язано з тим, що у багатьох клітин є орієнтація типу “верх — низ”. Наприклад, клітини слизових оболонок однією стороною контактують з зовнішнім середовищем, а трьома іншими — з сусідніми клітинами. Зрозуміло, що білковий склад мембран на цих поверхнях має бути різним, тому у мембранах існують спеціальні механізми, які заважають латеральній дифузії білкових молекул у бішарі. Досягти закріплення білків у ліпідній рідині мембран можна трьома різними способами:

- Білкові молекули можуть з'єднуватися одна з одною у великі агрегати. Чим більший такий комплекс, тим повільніше він рухається. Здебільшого швидкість руху може бути майже нульовою.
- Білкові молекули сусідніх клітин можуть з'єднуватися одна з одною.
- Мембранні білки можуть з'єднуватися зі структурами всередині цитозолу.

Враховуючи значну роль білків у біологічних процесах, дослідження особливостей будови та функціонування мембранних білків — один з пріоритетних напрямків сучасної біології.

У плазматичній мембрані всіх еукаріотичних клітин більшість білків, розташованих на поверхні клітин, а також більшість ліпідів зовнішнього моношару ковалентно зв'язані з олігосахаридами. Ці вуглеводні ланцюги можуть бути досить складними. Для багатьох різновидностей таких олігосахаридних “хвостів” ще навіть не встановлена точна структура. Функція цих вуглеводів достеменно невідома. Але вважається, що вони відіграють важливу роль у процесах міжклітинного розпізнавання.

Зовнішні вуглеводні компоненти мембран прокариотичних клітин не лише додатково захищають організми від навколишнього середовища, але і зберігають їх цілісність. Внутрішній тиск цитоплазми у деяких бактерій може перевищувати атмосферний у двадцять і більше разів ($1,96 \cdot 10^6$ Па і більше). Наявність додаткової вуглеводної оболонки надає клітинам прокариотів міцності.

Транспортування речовин через мембрани

Для нормального існування будь-якої складної системи (чи то екосистема, чи людська спільнота) однією з найважливіших проблем є робота транспортних комунікацій. Зі свого життєвого досвіду ви знаєте, що невирішеність цього питання створює значні складності, а іноді навіть може бути причиною катастрофи. Транспортна проблема існує і на рівні клітин. Вона має два аспекти:

- з одного боку, плазматична мембрана у основній своїй масі є гідрофобною, а зовнішнє і внутрішнє середовище і речовини, які транспортуються, є гідрофільними;
- з іншого боку, перенесення речовин досить часто відбувається не лише з місць, де вони знаходяться у високих концентраціях, у місця, де їх концентрація низька, але і навпаки — з низької у високу.

Яким же чином речовини переносяться через плазмолему? Найпростішою відповіддю на це питання були б отвори у мембрані. Але у такому випадку стає неможливим підтримка сталості внутрішнього середовища клітин. Крім того, біліпідний шар вза-

галі не може мати отворів. Уявіть лише мильну бульбашку з дірочками. Інший гіпотетичний варіант — утворення на поверхні клітини спеціальних ліпосом, які б транспортували речовини у клітину і з клітини. Цей варіант досить прийнятний, але він не може бути універсальним з суто економічних причин. Природа дуже економна господиня, а створення ліпосом і їх переміщення вимагає постійних витрат значної кількості речовини і енергії. У процесі еволюції з'ясувалося, що проблему клітинного транспорту не можливо розв'язати якимось одним методом. Через те, що речовини, необхідні одноклітинним організмам і клітинам багатоклітинних організмів, дуже різні, існує декілька транспортних механізмів (рис. 1.47). Їх можна поділити на дві великі групи:

- транспорт малих молекул;
- транспорт макромолекул і часток.

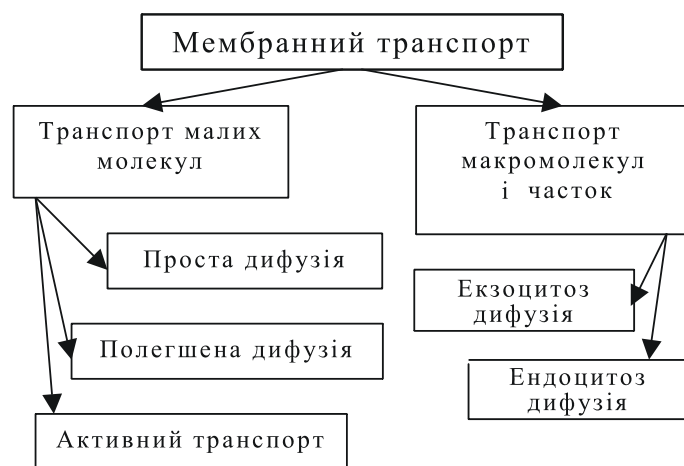


Рис. 1.47. Види мембранного транспорту

Транспортування малих молекул відбувається на основі закономірностей, які пов'язані з різницею фізико-хімічних характеристик середовища у клітині і за її межами.

☑ Різницю концентрацій речовин по обидві сторони плазматичної мембрани називають градієнтом концентрації, а різницю електричних зарядів — мембранним потенціалом. Обидва градієнти разом складають електрохімічний градієнт.

У випадку, коли через мембрану проникають неполярні молекули, вони рухаються стосовно концентрації: у напрямку від більшого градієнту до меншого градієнту, до вирівнювання концентрацій. Тому для проникнення у клітину газів (азоту, кисню) та гідрофобних молекул (бензолу) не потрібно ніяких особливих пристосувань.

☑ Рух хімічних речовин за градієнтом названий пасивним транспортом. Він не потребує додаткових затрат енергії.

☑ Вид пасивного транспорту, при якому речовини проникають безпосередньо через мембранний ліпідний бішар, називають простою дифузією.

Для полярних молекул ліпідний бішар може бути серйозною перешкодою. Дослідження зі штучними мембранами, які склалися лише з ліпідів, показали, що шляхом простої дифузії можуть проникати лише невеликі незаряджені молекули (вода, сечовина, гліцерол, вуглекислий газ). Коли молекула заряджена (іон), то вона проникає через ліпідний бішар значно важче. Наприклад, коефіцієнт дифузії через біліпідний шар у воді у 10^{10} більший, ніж у іону калію. Великі незаряджені молекули (глюкоза, сахароза) також не проникають через біліпідний шар. Але результати експериментів зі штучними мембранами вступають у протиріччя із реальними фактами. Адже добре відомо, що і глюкоза, і амінокислоти та інші великі полярні молекули й іони можуть проникати через плазматичну мембрану. Без такого транспорту існування у клітині було б неможливе.

Це протиріччя легко спростувати, коли згадати, що у клітинній мембрані, крім ліпідів, є ще білки. Саме вони виконують роль посередників для транспорту тих молекул, проста дифузія яких через біліпідний шар недостатня для нормального існування клітини.

☑ Пасивний транспорт, у якому використовуються спеціальні механізми для перенесення речовин, названий полегшеною дифузією.

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.

Важливою особливістю пасивного транспорту (простої і полегшеної дифузії) є те, що жоден з цих способів перенесення речовин через клітинну мембрану не потребує затрат енергії. Це пояснюється тим, що рух речовин через мембрану відбувається за градієнтом концентрації та електрохімічним градієнтом. Будь-яке переміщення речовин проти градієнту з більш концентрованих до менш концентрованих, обов'язково вимагає затрат енергії.

☑ Рух хімічних речовин проти градієнта концентрації чи заряду називається активним транспортом. Він можливий лише при умові використання енергії.

Активний транспорт у клітині відбувається за участю спеціальних, іноді дуже складних, ферментативних комплексів. Як правило, ферменти у таких комплексах зв'язані з мембранами або самі є мембранними білками.

Типовим прикладом спеціального транспортного комплексу є натрій-калієвий насос ((Na^+ - K^+)-насос). В усіх тваринних клітинах вміст K^+ у цитоплазмі значно перевищує концентрацію цього іону у міжклітинному середовищі. Na^+ , навпаки, у значно більших концентраціях знаходиться у міжклітинній рідині, ніж у клітині. Така різниця у концентрації цих іонів має велике значення для функціонування живих організмів. Завдяки (Na^+ - K^+)-наосу:

- підтримується мембранний потенціал;
- регулюється об'єм клітин;
- контролюються внутрішньоклітинні концентрації багатьох речовин;
- він має значення для передачі нервового імпульсу;
- він має значення для проникнення у клітину глюкози.

Тому не дивно, що цей вид активного транспорту дуже поширений у клітинах. Було з'ясовано, що на забезпечення роботи (Na^+ - K^+)-насоса витрачається близько третини всієї енергії, необхідної тваринній клітині. У нервових клітин ця величина може досягати навіть 70%.

Механізм активного транспорту іонів натрію і калію досить детально вивчений. Дослідження свідчать, що при гідролізі однієї молекули АТФ з клітини викачуються назовні три іони натрію, а в клітину потрапляють два іони калію. Цікавим є той факт, що роль (Na^+ - K^+)-насоса в мембранах виконує білок, який є одночасно АТФ-азою (АТФ-аза — це фермент, котрий каталізує гідроліз АТФ). Тому цей білок, який є одночасно і транспортним і каталітичним (ферментом), має назву (Na^+ - K^+)-АТФ-аза. Він складається з 2 субодиниць. Каталітичну (ферментативну) активність має субодиниця масою 100000 Да. Друга субодиниця масою 45000 Да — глікопротеїд. Для роботи цього ферменту необхідні іони магнію. Якщо очистити (Na^+ - K^+)-АТФ-азу від ліпідів мембрани і перетворити її з мембранного у вільний білок, то вона буде функціонувати лише як фермент, який каталізує розпад АТФ.

Крім (Na^+ - K^+)-насоса у плазматичних мембранах присутні й інші види активного транспорту, наприклад, кальцієвий та протонний насоси.

Через свої розміри макромолекули та частки 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 невеликі пухирці — везикули (лат. vesicula — “кулька”). У випадку, коли везикули мають досить великі розміри, їх називають вакуолями.

☑ Процес утворення везикул для транспорту речовин всередину клітини називають ендоцитозом, а назовні — екзоцитозом.

☑ Ендоцитоз поділяють на фагоцитоз (транспорт твердих речовин) і піноцитоз (транспорт розчинів).

Значний вклад у дослідження ролі ендоцитозу вніс наш співвітчизник І. І. Мечников. Саме він виявив роль цього процесу в знешкодженні інфекційних мікроорганізмів.

Механізми утворення везикул при екзоцитозі і ендоцитозі лише на перший погляд здаються однаковими. Різниця між ними стає очевидною, коли згадати про те, що однією з важливих рис плазматичної мембрани є її асиметричність. При ендоцитозі всередині везикули знаходиться зовнішня (у системі “клітина – навколишнє середовище”) сторона плазматичної мембрани, а при екзоцитозі – навпаки. Завдяки цій різниці обидва види клітинного транспорту можуть регулюватися незалежно один від одного.

Цитозоль і цитоскелет

Довгий час внутрішнє середовище клітини вважали колоїдним розчином, у якому вільно “плавали” різноманітні органели. Розвиток техніки електронномікроскопічних досліджень дозволив більш детально вивчити цитоплазму. Виявилось, що це далеко не однорідна напіврідка маса. У сучасній цитології у складі цитоплазми виділяють:

- цитозоль;
- цитоскелет.

☑ Цитозоль – це безструктурний цитоплазматичний матрикс або рідка частина цитоплазми, яка знаходиться навколо клітинних компартментів, утворених внутрішніми мембранами.

На долю цитозолю припадає близько 55% загального об'єму клітини. У ньому в розчиненому стані знаходяться всі мономерні, які необхідні для синтезу біополімерів. Біля 20% маси цитозолю припадає на білки. Крім того, тут є нуклеїнові кислоти, моносахариди та інші необхідні клітині речовини. Цитозоль зберігає запаси жиру у вигляді крапель діаметром 0,2–5 мкм. У спеціалізованих жирових клітинах адипоцитах діаметр крапель може досягати до 80 мкм. Цитозоль містить гранули крохмалю, вкриті спеціальними ферментами, які можуть його синтезувати і розщеплювати.

Цитозоль – це один з компартментів, у якому відбуваються процеси біологічного синтезу. Тут на вільних рибосомах синтезуються білки, необхідні для забезпечення життєдіяльності клітини. Білок, синтезований на вільних рибосомах, використовується

ся, головним чином, для внутрішніх потреб клітини. Швидкість біосинтезу у цитозолі досягає 20 амінокислотних залишків у секунду. Завдяки цьому тривалість синтезу одного поліпептидного ланцюга становить від 20 до 60 сек. Процеси біосинтезу білка у цитозолі настільки інтенсивні, що дуже часто одну мРНК використовує як матрицю не одна, а багато рибосом.

☑ Комплекс однієї мРНК і декількох рибосом, які послідовно синтезують один білок, називають полісомою.

У еукаріотів на одній полісомі може синтезуватися білок лише одного типу, а у прокариотів – декількох. Це пов'язано з особливостями транскрипції і процесингу мРНК у цих типів клітин.

Крім синтезу, у цитозолі відбувається також дозрівання білка. Процесинг кожної категорії білків проходить за особливими механізмами, найтипівішими з яких є:

- фосфорилування групи ОН у амінокислотних залишків серину, треоніну, тирозину. Ці реакції каталізуються ферментами кіназами.
- глутамінова кислота може приєднувати додаткову карбоксильну групу і перетворюватися з дикарбонової у трикарбонову. Таке дозрівання властиве білкам, які зв'язують кальцій (з'являються додаткові місця для такого зв'язування);
- пролін колагену перетворюється у гідроксипролін. Завдяки цьому фібрілярний білок стає ще міцнішим.

Дослідження останніх років встановили, що цитозоль пронизаний складною сіткою різних трубочок, які утворюють внутрішній скелет клітин.

☑ Цитоскелет – це система внутрішньоклітинних трубочок, яка відіграє важливу роль у підтримці форми клітини, у фіксації мембранних білків, у поділі клітини, при транспортуванні речовин, особливо везикул.

Особливості будови і функціонування цитоскелету відомі мало, адже його дуже важко виділити у непошкодженому стані. Встановлено, що компоненти цитоскелету не мають мембран. До їх хімічного складу не входять фосфоліпіди. З'ясовано, що велику роль у побудові цитоскелету відіграють скоротливі білки актин і міозин (вони також є основними компонентами м'язів у тварин).

Інший білок цитоскелету – кератин – є складовою частиною волосся і шерсті. До складу цитоскелету входить також білок тубулін. Всі ці білки відносяться до класу фібрилярних.

Залежно від розмірів, у будові цитоскелету розрізняють два основні типи трубочок:

- філамени – білкові нитки різного діаметра і складу;
- мікротрубочки – білкові нитки з фіксованим діаметром,

зібрані у пучки зі сталою кількістю.

Філамени розрізняються як за хімічним складом, так і за розмірами. Їх поділяють на три групи:

- тонкі філамени – складаються з актину, діаметр близько 5 нм.

Такий розмір знаходиться на межі розрізняючої здатності електронного мікроскопа;

- товсті філамени – складаються з міозину, діаметр – 15 нм;

• змішані філамени – мають різний хімічний склад. Наприклад, цитокератин епітеліальних клітин, нейрофіламени нервових клітин.

Мікротрубочки мають діаметр 15 нм і складаються з 13 ниток тубуліну. Такі волокна дуже швидко самоорганізуються. Мікротрубочки відіграють велику роль у русі клітинних компонентів. Вони формують веретено поділу.

Будова та функції внутрішніх мембранних структур клітини

Мембрани, які знаходяться всередині клітини і обмежують її компартменти, називають внутрішніми мембранами. Внутрішні мембрани за своєю будовою принципово подібні до плазмолем. Їм властива здатність до самозбирання і самопідтримання цілісності, латеральна дифузія і асиметричність.

☑ Асиметричність плазматичної і внутрішніх мембран клітини приводить до того, що внутрішні порожнини ендоплазматичного ретикулуму, апарату Гольджі, порожнини мікротілець і лізосом топографічно відповідають зовнішній поверхні плазматичної мембрани клітини.

Внутрішні мембрани властиві лише еукаріотичним клітинам. Клітини прокаріотів мають лише одну плазматичну мембрану.

Виникнення внутрішніх мембран – це один з важливих ароморфозів. Виникнення внутрішніх мембран пов'язане з розв'язанням проблеми співвідношення між об'ємом і площею поверхні у клітині, що важливо. Зростання площі поверхні значно відстає від зростання об'єму. Площа розраховується у квадратних (m^2), а об'єм – у кубічних одиницях (m^3). Площа поверхні клітини забезпечує обмін клітини з навколишнім середовищем, а об'єм клітини відповідає внутрішньому середовищу. *E. coli* у 10 разів менша за найменшу еукаріотичну клітину. В середньому еукаріотичні клітини у 1000 разів більші за прокаріотичні. Це дає можливість прокаріотам обходитися однією плазматичною мембраною, яка іноді утворює випинання (мезосоми). Еукаріотам необхідні внутрішні мембрани. У еукаріотів площа внутрішніх мембран перевищує розміри плазмолем. Наприклад, поверхня ендоплазматичного ретикулуму у гепатоцитах перевищує площу плазмолем у 25 разів, а в ендокринних клітинах підшлункової залози ця різниця становить 12 разів.

Функції внутрішніх мембран подібні до функцій плазмолем, але є і певні особливості. Внутрішня мембрана:

- це місце протікання і компонент метаболічних реакцій;
- вона розділяє різні, несумісні хімічні реакції;
- вона утворює місткості для зберігання метаболічних продуктів.

Мембрани – це не лише бар'єри між клітинами, але і місце протікання багатьох реакцій. Наприклад, перетворення енергії неможливе без участі внутрішніх мембран мітохондрій. Багато ферментів є мембранними білками, які без наявності мембрани втрачають свою активність або її частину. Наприклад, вже згадувана ($Na^+ - K^+$)-АТФ-аза.

Компартменталізація уможливорює клітині просторове суміщення протилежних хімічних реакцій. Наприклад, синтез жирних кислот проходить у цитозолі, а їх розщеплення – у мітохондріях.

Внутрішні мембрани служать для зберігання різних, іноді агресивних, речовин. Наприклад, лізосоми містять ферменти, здатні розщепити клітину. Саме мембрани захищають живу клітину від автолізу (самопошкодження).

Внутрішні частини еукаріотичних клітин (компарменти) умовно можна поділити на дві групи:

- компарменти, обмежені однією мембраною;
- компарменти, обмежені двома мембранами.

До першої групи відносять ендоплазматичний ретикулум, апарат Гольджі, лізосоми, пероксисоми (мікротільця), вакуолі, піноцитозні пухирці та інші.

Другу групу утворюють органели з подвійними мембранами — ядро, мітохондрії і хлоропласти. Ці компарменти мають не лише подвійну мембрану, але і містять у собі спадкову інформацію у формі ДНК. Виділення ядра як компарменту, оточеного подвійною мембраною, скоріше традиційний підхід, ніж реальна особливість будови. Як буде детально розглянуто у подальшому, ядерні мембрани морфологічно пов'язані з ендоплазматичним ретикулумом. Подвійні мембрани мітохондрій та хлоропластів морфологічно не пов'язані з іншими мембранними структурами еукаріотичних клітин. Відносно походження цих компарментів зараз поширеною є теорія про клітинний симбіоз. Вважається, що мітохондрії і хлоропласти — це примітивні прокаріотичні організми, які об'єдналися з древніми еукаріотами для спільного взаємовигідного існування.

Ендоплазматичний ретикулум

Ендоплазматичний ретикулум (ЕПР) — це складний за формою компармент, який утворюється замкнутою мембраною. Незважаючи на складність форми, мембрана ЕПР — це неперервна поверхня, яка обмежує замкнутий мішок. Це нагадує той випадок, коли гумова куля більшого діаметру вміщена у гумову кулю меншого діаметра. Внутрішня порожнина ЕПР часто займає більше ніж 10% загального об'єму клітини. Мембрана ЕПР утворює одне ціле з зовнішньою ядерною мембраною, яка в свою чергу, об'єднана із внутрішньою. Тому між ЕПР і ядром існує тісний морфо-функціональний зв'язок. Його наявність полегшує вихід мРНК з ядра у цитоплазму, забезпечує синтез білка на прикріплених до мембрани рибосомах. Між ЕПР і апаратом Гольджі немає сполучення, тобто їх розділяють дві мембрани. Транспорт між цими компарментами потребує утворення спеціальних везикул.

Функціонально ЕПР поділяється на дві частини:

- ШЕПР — шорсткий (гранулярний);
- ГЕПР — гладенький (агранулярний).

Це частини однієї і тієї ж мембрани, але поверхня ШЕПР вкрита рибосомами. У випадку, коли ГЕПР слабо розвинений, говорять про проміжний ЕПР. Це вільна від рибосом, невелика частина ЕПР.

ШЕПР — це стосик плоских мішечків, які називають цистернами (рис. 1.48). Рибосоми покривають лише зовнішню оболонку ЕПР і, споріднену з ним, зовнішню ядерну мембрану. Таке розташування рибосом пояснюється асиметричністю внутрішньої мембрани. Поверхня, вкрита рибосомами, топографічно відповідає внутрішній частині плазматичної мембрани.

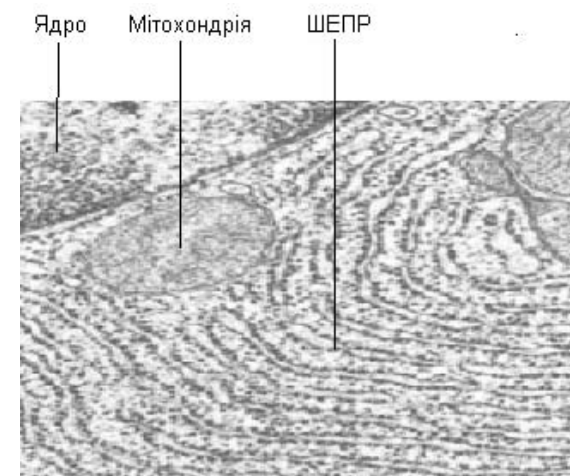


Рис. 1.48. Електронномікроскопічна фотографія ділянки шорсткого ендоплазматичного ретикулуму

Головна функція ШЕПР — синтез білків. Він відбувається за допомогою прикріплених рибосом. На мембрані ЕПР є спеціальні білки, які відповідають за зв'язування з рибосомами. Новосинтезований білок, у процесі трансляції, проходить через мембрану у порожнину ЕПР. Це також сприяє утриманню ри-

босом на поверхні ендоплазматичного ретикулу. Проходження білків через мембрану забезпечується тим, що на початку поліпептидного ланцюга знаходиться спеціальна сигнальна послідовність. Вона була розшифрована для багатьох білків. Виявилось, що на початку поліпептидного ланцюга міститься багато гідрофобних амінокислот, що сприяє його проникненню через мембрану.

У порожнині ЕПР відбувається процесинг (дозрівання) білка. Більшість білків, які синтезуються у ШЕПР, з'єднуються з вуглеводами і перетворюються у глікопротеїди. Таке зв'язування дуже важливе для подальшого транспортування білків у межах і за межі клітини. Більша частина білків продовжує своє дозрівання в апараті Гольджі, куди вони транспортуються за допомогою спеціальних везикул. Деякі з білків повністю завершують своє дозрівання у порожнині ЕПР. Це ферменти, які беруть участь в окислювальних процесах. Вони розміщуються у спеціальних везикулах, які відшнуровуються від ЕПР у вигляді пероксисом. Крім того, ШЕПР бере участь у синтезі компонентів клітинних мембран (мембранних білків, фосфоліпідів і глікопротеїдів).

ШЕПР присутній в усіх клітинах, які мають ядро, за виключенням сперматозоїдів. Він особливо розвинений у спеціалізованих і секреторних клітинах, що активно продукують білки. Наприклад, в імунних клітинах, в клітинах підшлункової залози, в клітинах сітківки ока та ін. В таких клітинах ШЕПР може зв'язувати на собі більше половини рибосом.

ГЕПР складається з сітки тоненьких трубочок. ГЕПР містить комплекс ферментів, які відповідають за біосинтез ліпідів. Ці ферменти вбудовані в мембрану. Головна частина біосинтезу проходить у мембрані, адже утворений продукт розчинений у ліпідному бішарі. Біосинтез проходить лише на тій стороні мембрани, яка обернута до цитозолу, тобто на внутрішній відносно плазмолемі. Такий механізм, природно, мав би перетворити будь-який бішар у моношар. Але цього не відбувається. Частина ліпідів перескакує із зовнішнього шару (місце синтезу) у внутрішній (місце дислокації). Дослідження показали, що реальна швидкість такого пере-

скакування у 100000 разів більша, ніж розрахована спонтанна швидкість. Це свідчить про наявність спеціальних систем для транспортування ліпідів у межах бішару.

ГЕПР добре розвинений в спеціалізованих клітинах, зв'язаних з метаболізмом ліпідів. Наприклад, мембрани ГЕПР гепатоцитів містять ферменти, які секретують ліпопротеїни. Це відбувається внаслідок приєднання до білків ліпідів. Крім того, мембрани ГЕПР гепатоцитів містять ферменти, які знешкоджують токсичні речовини. Один з таких ферментів приєднує гідроксильні групи до потенційно небезпечних гідрофобних вуглеводнів. Розвинений ГЕПР також у клітин, які виробляють стероїдні гормони, що утворюються з холестеролу. Особливий тип ГЕПР властивий м'язовим клітинам. Його називають саркоплазматичним ретикуломом. Мембрани цього ретикулу містять (Ca^{2+}) -насос. Це мембранний транспортний фермент, подібний до $(Na^{+}-K^{+})$ -насосу. Він має АТФазну активність і регулює концентрацію кальцію, необхідну для м'язового скорочення.

Апарат Гольджі

Апарат Гольджі звичайно локалізується поблизу клітинного ядра. У тваринних клітинах він часто розташовується навколо клітинного центра, утвореного парою центріолей. Апарат Гольджі складається з цистерн, згрупованих у окремі стосики Гольджі — диктіосоми (рис. 1.49). Одна диктіосома у типовому випадку містить 6 цистерн, але у нижчих еукаріотів їх кількість може зростати до 30. Кількість стосиків Гольджі на одну клітину залежить від типу клітин і коливається у межах від однієї до декількох сотень. З диктіосомами завжди асоціюється значна кількість малесеньких (приблизно 50 нм) пухирців, обмежених мембраною. Вони групуються на боці диктіосоми, який наближений до ЕПР, а також біля розширених країв кожної цистерни. У спеціалізованих секреторних клітинах, крім малесеньких пухирців, можуть утворюватися крупні секреторні пухирці або вакуолі. Вони часто розташовані на тому боці диктіосоми, який повернутий до плазматичної мембрани.

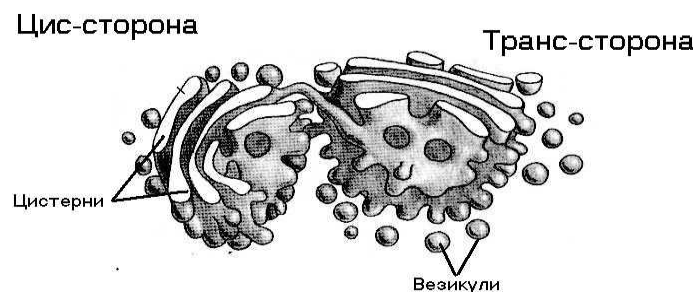


Рис. 1.49. Будова апарату Гольджі

Апарат Гольджі асиметричний, він має дві різні сторони:

- цис-сторону, яка формується;
- транс-сторону, або зрілу.

Цистерни стосика Гольджі вигнуті у цис-сторону. Цис-сторона розташована зі сторони шорсткого ЕПР і тісно зв'язана з ним. Транс-сторона направлена в сторону плазматичної мембрани. Дві сторони апарату Гольджі відрізняються не лише за просторовим розташуванням, але і за біохімічними властивостями. За допомогою спеціальних гістохімічних тестів і електронної мікроскопії було встановлено, що різні види ферментів концентруються у різних частинах апарату Гольджі.

За своїми функціями апарат Гольджі – головний регулювальник, який керує рухом макромолекул у клітині. Під час проходження макромолекул у апараті Гольджі відбувається їх ковалентна модифікація (процесинг). Особливо значні перебудови відбуваються у вуглеводних частинах глікопротеїдів. Так, у клітинах рослин формуються фрагменти целюлозної клітинної стінки, а у клітинах членистоногих – хітинової кутикули зовнішнього скелету.

Цистерни шорсткого ендоплазматичного ретикулуму і апарату Гольджі є основними транспортними артеріями, якими білки рухаються з клітини за її межі (рис. 1.50).

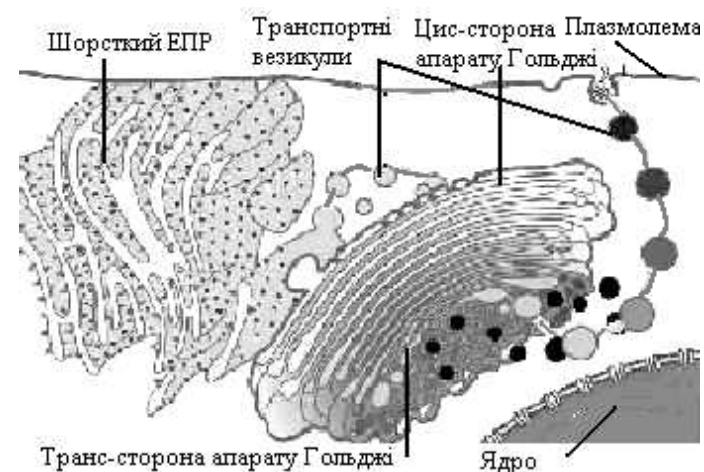


Рис. 1.50. Схема транспорту синтезованих білків від шорсткого ендоплазматичного ретикулуму через апарат Гольджі за межі клітини

Вважається, що білки з ЕПР потрапляють у везикулах на цис-сторону апарату Гольджі. Там вони проходять ряд модифікацій та змін і виходять на транс-сторону. Швидкість переміщення речовин така, що типовому новосинтезованому білку потрібно близько 10 хв. для того, щоб перейти з ЕПР у апарат Гольджі, і від 30 до 60 хвилин для того, щоб пройти цистерни апарату Гольджі і досягнути свого призначення. Це було встановлено за допомогою комбінації методів радіографії і електронної мікроскопії. Клітини підшлункової залози інкубували з амінокислотами, які містили тритієву радіоактивну мітку. Через різні проміжки часу мічені клітини фіксували на спеціальній фотоплівці. Під дією випромінювання Тритію (^3H) на плівці утворювалося фотографічне зображення розташування у клітині міченого білка. Цю малесеньку фотографію розглядали за допомогою мікроскопа.

Апарат Гольджі є в усіх клітинах. У деяких спеціалізованих клітинах він може займати значну частину клітинного об'єму (на-

приклад, у келихоподібних клітинах кишечника, які секретують слиз).

Вакуолі і пухирці, які відщеплюються від апарату Гольджі, виносять речовини за межі плазматичної мембрани шляхом екзоцитозу. Такі пухирці і вакуолі — це не лише засіб транспорту, але і шматочки мембрани. Для збереження цілісності і сталого розміру мембран, у клітині існує протилежно направлений ендоцитоз. Він видаляє з плазматичної мембрани надлишок площі. У рослинних клітинах формується одна велика вакуоль, яка називається центральною. Це місце накопичення продуктів фотосинтезу у розчищеному вигляді. Специфічні функції виконують вакуолі одноклітинних організмів. Деякі з них містять комплекс літичних ферментів і перетравлюють поживні речовини. Це травні вакуолі. У випадку, коли вміст солей у клітині перевищує такий у середовищі існування, надлишок води з одноклітинного організму виводиться через специфічні скоротливі вакуолі.

Лізосоми і пероксисоми

В 1949 р., при дослідженні гомогенатів печінки, було відмічено дивну поведінку ферменту кислотої фосфатази. Коли суміш готували на дистильованій воді, то активність ферментів була вища, ніж коли її готували на розчині сахарози. У старих препаратах, які довго зберігалися, ферментативна активність не падала, а, навпаки, зростала. Ці дивні факти навели вчених на думку, що фермент кисла фосфатаза знаходиться не у цитозолі, а у спеціальних мембранних структурах. Так були відкриті лізосоми.

☑ Лізосоми — це мембранні мішечки, наповнені гідролітичними ферментами, які служать для контрольованого внутрішньоклітинного розщеплення макромолекул.

Пошкодження мембрани осмотичним тиском чи старінням, призводить до вивільнення ферментів. Непошкоджена мембрана — достатній бар'єр для ферментів. Нині відомо близько 40 ферментів, які містяться у лізосомах. Це протеази, нуклеази, глікозидази, ліпази, фосфоліпази, фосфатази і сульфатази. Всі ці ферменти об'єднують те, що вони каталізують реакції гідролізу (розщеплення) макромолекул. Оптимальне рН для таких ферментів — близько 5. Саме

такий рівень рН підтримується у лізосомах. Враховуючи те, що середовище у клітині близьке до нейтрального, це створює додатковий захист її вмісту від саморозщеплення при випадковому порушенні цілісності лізосоми.

Лізосоми знайдені в усіх еукаріотичних клітинах. За походженням та функціональними особливостями розрізняють:

- первинні лізосоми, які щойно утворилися і містять лише гідролітичні ферменти;
- вторинні лізосоми — результат злиття первинних лізосом з везикулами, що містять матеріали, які потрібно розщепити. Ці везикули можуть утворюватися внаслідок захвату мембранами фрагментів як ззовні, так і всередині клітини.

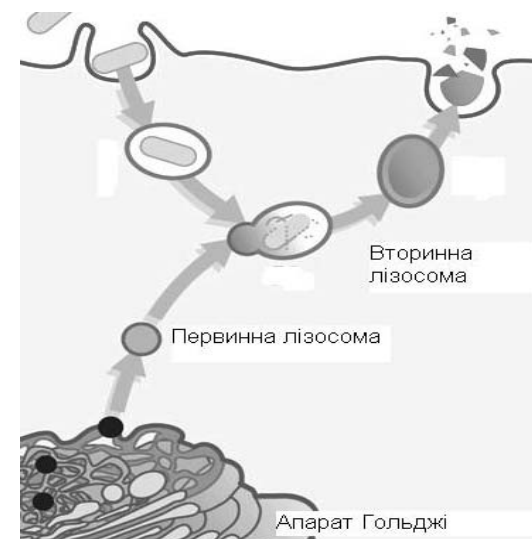


Рис. 1.51. Схема утворення первинних і вторинних лізосом

Гістохімічні, електронномікроскопічні та інші дані свідчать, що гідролітичні ферменти синтезуються у шорсткому ЕПР. Потім вони переходять до цистерн апарату Гольджі. Первинні лізосоми формуються шляхом відщеплення від самої крайньої цистерни транс-сторони апарату Гольджі.

Пероксисоми – це компартменти, які присутні майже в усіх еукаріотичних клітинах. Це мембранні пухирці діаметром 0,15–0,25 мкм. Їх довго не могли виявити, тому що вони за розмірами близькі до лізосом. Як окремі органели, пероксисоми почали виділяти у 60-х роках ХХ ст. Пероксисоми відщеплюються від проміжного або гладкого ЕПР.

☑ Пероксисоми – це одномембранні компартменти, пристосовані для виконання окиснювальних реакцій, вони містять окиснювальні ферменти.

Іноді пероксисоми можна відділити від інших везикул завдяки наявності у центрі кристалічних утворень з білків.

За походженням пероксисоми належать до найдревніших компонентів. Їх поява пов'язана з появою перших аеробних організмів. Вважають, що пероксисома – це рудиментарна древня органела, яка у примітивних клітинах виконувала всі функції, пов'язані з киснем, що з'явився у атмосфері. Саме на їх прикладі ми можемо уявити якою була система використання кисню до того, як цим почали займатися мітохондрії. Після появи мітохондрій клітина почала не боротися з киснем, а використовувати його для синтезу енергії у вигляді АТФ. Те, що пероксисоми збереглися до нашого часу, вказує на корисність їх функцій для клітини.

Пероксисоми містять декілька видів ферментів, здатних відщеплювати Гідроген від органічних субстратів. Внаслідок цієї реакції утворюється пероксид водню (H_2O_2). Пероксисоми містять значну кількість каталази. Цей фермент може складати до 40% білкового вмісту пероксисом. Каталаза перетворює пероксид водню на воду і кисень. Таким чином, пероксисоми виконують окиснювальні реакції, внаслідок яких виникає пероксид водню. Цей пероксид водню або використовується, або знешкоджується каталазою, яка також міститься у пероксисомах.

Великі пероксисоми клітин печінки і нирок відіграють важливу роль у знешкодженні токсичних речовин. Наприклад, майже половина спирту етанолу окислюється до ацетальдегіду саме ферментами пероксисом. Ферменти пероксисом приймають участь у окисненні жирних кислот. Вони частково розщеплюють ці сполуки, які потім використовуються у мітохондріях для синтезу АТФ. За при-

близкими розрахунками від однієї четвертої до половини всіх жирних кислот розщеплюються у пероксисомах, а інші – у мітохондріях.

Перетворення енергії: мітохондрії і хлоропласти

За законами термодинаміки будь-яка система може бути або відкритою, або закритою. Закриті системи не обмінюються енергією та речовиною з іншими системами. Відкрита система потребує постійного притоку енергії та речовини із зовнішнього середовища. Для нормального протікання метаболічних процесів живі організми потребують як енергії, так і будівельних матеріалів. Враховуючи це, можна сказати, що

☑ клітини і багатоклітинні організми – це відкриті термодинамічні системи.

Клітини можуть використовувати два принципово різні джерела енергії. Залежно від цього їх поділяють на дві різні групи:

- хемосинтетики – живі організми, які використовують потенційну енергію хімічних зв'язків;
- фотосинтетики – живі організми, які використовують енергію сонячного проміння.

Серед всього розмаїття хімічних елементів, які необхідні живим організмам для побудови своїх складових частин, слід виділити Карбон. Саме карбоновий скелет є найхарактернішою ознакою будови біогенних речовин. Ось чому джерело Карбону – важлива ознака, за якою живі організми поділяють на дві інші групи:

- автотрофи – живі організми, які використовують одне джерело Карбону (неорганічну сполуку CO_2);
- гетеротрофи – живі організми, які використовують різні органічні джерела Карбону.

Коли порівняти енергетичний ефект розпаду глюкози у безкисневих умовах і при наявності кисню, то стає зрозумілим роль цього газу для живих істот. Тому існує поділ живих організмів за відношенням кисню:

- аероби – живі організми, які використовують молекулярний кисень у своєму метаболізмі;
- анаероби – живі організми, які не використовують молекулярний кисень для окислювальних реакцій.

☑ Класифікації живих організмів стосовно трьох найважливіших параметрів (джерела енергії і Карбону та використання Оксигену) незалежні одна від одної. Кожну клітину чи живу істоту можна охарактеризувати за допомогою комбінації цих параметрів.

Так, наприклад, тварини – типові аеробні хемогетеротрофи, зелені рослини – аеробні фотоавтотрофи. Взагалі, групи аеробних хемогетеротрофів та фотоавтотрофів за кількістю видів найбільші. Як правило, автотрофні організми не лише використовують неорганічний Карбон у формі CO_2 , але й інші неорганічні сполуки (аміак тощо) для синтезу складних органічних сполук за допомогою фотосинтезу. Це всі зелені рослини та деякі мікроорганізми. Гетеротрофи використовують для живлення складні органічні сполуки. До цієї групи належать деякі паразитичні рослини, гриби, більшість мікроорганізмів, всі тварини і людина. Анаеробні організми більш древні, адже первинна атмосфера на планеті була безкисневою. До анаеробів відноситься частина прокаріотичних організмів, серед еукаріотів анаероби не зустрічаються. Групи хемоавтотрофів та фотогетеротрофів також нечисленні (табл. 1.26). Поширеність тієї чи іншої особливості метаболізму у природі – це наслідок еволюційного процесу, направлено на максимальне пристосування організмів до навколишнього середовища.

Таблиця 1.26

Класифікація живих організмів за джерелом енергії та вуглецю

Групи	Автотрофні	Гетеротрофні
Фототрофні	Фотоавтотрофи (всі зелені рослини, ціанобактерії, фотосинтезуючі)	Фотогетеротрофи (дуже малочисельна група прокаріотів, наприклад, пурпурові несіркові бактерії)
Хемотрофні	Хемоавтотрофи (нечисленна група прокаріотів, наприклад, бактерій, які беруть участь у кругообігу Нітрогену)	Хемогетеротрофи (всі тварини, гриби, більшість бактерій, деякі паразитичні рослини, наприклад, повитиця (<i>Cuscuta</i>))

Загальна характеристика метаболічних процесів

Вся інформація, необхідна для існування клітини, закодована у нуклеотидній послідовності ДНК. Саме завдяки реалізації цієї інформації у клітинах постійно протікають складні взаємозв'язані хімічні процеси.

☑ Всю сукупність ферментативних реакцій, які відбуваються у живих клітинах, називають обміном речовин і перетворенням енергії або метаболізмом.

Обмін речовин і перетворення енергії (метаболізм) складається з двох фаз – анаболізму і катаболізму.

☑ Анаболізм, або пластичний обмін – це процес синтезу складних органічних молекул з простих попередників.

☑ Катаболізм, або енергетичний обмін – це фаза метаболізму, у якій відбувається розщеплення складних органічних сполук на більш прості кінцеві продукти обміну.

Всі метаболічні реакції у живих системах є каталітичними (ферментативними). Вони тісно переплітаються одна з одною і знаходяться у стані динамічної рівноваги.

☑ Комплекси ферментативних реакцій, які забезпечують перетворення речовин, називають шляхами метаболізму.

Анаболічні і катаболічні шляхи для однакових речовин мають протилежні напрямки, але хімічні реакції синтезу і розпаду речовини не повторюються. Це забезпечує можливість регуляції метаболізму. Щоб це зрозуміти, уявіть собі гору, на яку треба підняти камінь, а потім його скинути. Для того, щоб підняти камінь потрібно вибирати найбільш пологі шляхи. Скинутий згори камінь буде падати вниз по найкрутішим схилам.

Типовими прикладами анаболічних процесів є реплікація і біосинтез білка. Це дуже складні синтетичні процеси. При реплікації з чотирьох видів нуклеотидів утворюється ланцюг найдовшої молекули клітини. З амінокислот, через посередництво нуклеотидів, синтезується все різноманіття білків клітини.

☑ Біосинтетичні (анаболічні) шляхи розходяться. Це означає, що з невеликої кількості посередників створюється значна кількість різноманітних речовин – продуктів обміну.

☑ Енергетичні (катаболічні) шляхи, навпаки, сходяться.

З великої кількості речовин, які надходять в живі організми, у клітинах створюються кінцеві продукти обміну. Для аеробного обміну речовин кінцевими продуктами є вуглекислий газ, вода і аміак.

Незважаючи на величезну кількість реакцій, метаболізм — це високовпорядкований процес.

☑ Речовини, необхідні клітині у значних кількостях, мають назву первинних (основних) метаболітів. Спеціалізовані речовини, які синтезуються у незначних кількостях, називають вторинними метаболітами.

Наприклад, у організмі дорослої людини щодобово окислюється до вуглекислого газу і води декілька сотень грам глюкози. Добова потреба у коферментах і гормонах вимірюється у міліграмах.

☑ Сукупність реакцій перетворення основних поживних речовин називають центральними або первинними шляхами метаболізму. Обмін спеціалізованих речовин утворює вторинний метаболізм.

Важливою характеристикою первинного метаболізму є те, що у зовсім різних живих систем центральні метаболічні шляхи є загальними. Це свідчить про єдність живої природи і про давність походження цих реакцій. Більшість ферментів, що контролюють вторинний метаболізм, синтезуються у цитозолі і властиві окремим клітинам або живим організмам.

Зрозуміло, що метаболічні реакції — це не тільки хімічні перетворення речовин, але і перетворення енергії.

☑ Поєднання катаболічних та анаболічних шляхів відбувається через перетворення енергії.

Складні органічні молекули, саме через свою складність, несуть у собі значний запас потенційної хімічної енергії. При розпаді глюкози до CO_2 і H_2O , наприклад, виділяється значна кількість вільної енергії.

☑ Вільна енергія — це та енергія, що може бути використана для виконання роботи при незмінній температурі і сталому тиску.

Але цю вільну енергію необхідно якимось чином уловити і зберегти, щоб вона не виділилася у формі тепла. Тепло, звичайно, необхідне для підтримування температури тіла у тварин, але воно не придатне ні для виконання хімічної роботи біосинтезу, ні для механічної роботи м'язового скорочення тощо. Теплова енергія може виконувати роботу лише тоді, коли вона передається від більш нагрітого тіла до менш нагрітого. У живих клітинах це неможливо, бо у будь-якій їх частині підтримується відносно однакова температура. Отримана вільна енергія перетворюється різними клітинами лише у енергію хімічних зв'язків. У такому вигляді вона може використовуватися для виконання роботи.

Джерелом вільної енергії для живих організмів можуть бути поживні речовини або сонячне світло. У будь-якому випадку, основними хімічними формами запасання і транспортування енергії є, вже знайомий вам, аденозинтрифосфат (АТФ), відновлена форма нікотинамідаденіндинуклеотидфосфату (НАДФ · Н) та інші подібні молекули.

АТФ переносить енергію у формі двох макроергічних фосфатних зв'язків. Хімічна енергія, накопичена у формі АТФ, використовується:

- для процесів біосинтезу;
- як джерело енергії для руху і скорочення;
- для активного транспорту через мембрани проти градієнту концентрації і електрохімічного градієнту (осмотична робота);
- для забезпечення проходження електричного імпульсу вздовж нервового волокна (електрична робота);
- для виникнення явища люмінесценції (світіння при протіканні ферментативних реакцій);
- у механізмах передачі спадкової інформації.

Відновлена форма НАДФ передає енергію від катаболічних реакцій до анаболічних за допомогою багатих енергією атомів Гідрогену та електронів. Відновлювальна властивість необхідна:

- для відновлення подвійних зв'язків у синтезі жирних кислот;
- для утворення глюкози в процесі фотосинтезу (темнові реакції фотосинтезу).

Мітохондрії і хлоропласти

Мітохондрії і хлоропласти — це відносно великі за розмірами і досить численні компартменти еукаріотичних клітин. Вони оточені двома мембранами і мають власний генетичний апарат. На сьогодні поширеною є теорія, відповідно до якої ці органели виникли не шляхом ускладнення та видозмін внутрішніх структур клітини, а є результатом проникнення однієї первісної клітини у іншу. Виникнення мітохондрій розглядається як результат перетворення древньої аеробної бактерії у анаеробну клітину. Появу хлоропластів пов'язують з перетворенням у внутрішньоклітинну структуру одноклітинних прокариотів, подібних до сучасних ціанобактерій. Ця теорія, яка називається теорією симбіогенезу, пояснює, чому мітохондрії і хлоропласти мають власну ДНК. Такий симбіоз виявився зручним як для клітин-“гостей”, так і для клітин-“господарів”. Генетичний апарат клітини взяв на себе синтез частини білків, необхідних мітохондріям і хлоропластам. А вони, у свою чергу, постачають “господарів” енергією для біосинтетичних процесів. Основоположниками теорії симбіогенезу були російські вчені О. С. Фамінцин та К. С. Мережковський, які у кінці XIX — на початку XX століття звернули увагу на можливу роль симбіотичних відносин у еволюції живих організмів.

Мітохондрії і хлоропласти ефективно синтезують АТФ, але джерела вільної енергії у них різні. Мітохондрії отримують енергію завдяки кисневому окисненню поживних речовин, а хлоропласти — безпосередньо від Сонця.

Мітохондрії займають значну частину цитоплазми клітини. Вони досить великі за розмірами, тому їх можна побачити навіть у світловий мікроскоп. Звичайно ми їх зображуємо як подовжені тільця округлої форми. Насправді ж виявлено, що ці органоди досить рухливі і можуть змінювати свою форму. У клітинах енергоємних тканини (таких як серцевий м'яз, м'язи діафрагми тощо) існують “гігантські” мітохондрії, які утворюють мітохондріальний ретикулум — розгалужену мітохондріальну сітку.

Мітохондрія оточена двома високоспеціалізованими мембранами: зовнішньою і внутрішньою (рис. 1.52). Простір, який вони утворюють, має назву міжмембранного простору. Внутрішня мем-

брана за розмірами більша за зовнішню і утворює випинання — кристи. Вони збільшують поверхню внутрішньої мембрани. Порожнину, обмежену внутрішньою мембраною, називають матриксом. За допомогою методу диференційного центрифугування був встановлений біохімічний склад різних компонентів мітохондрій. Виявилось, що компоненти цього клітинного компартменту відрізняються не тільки за будовою, але і за функціями (табл. 1.27).



Рис. 1.52. Схема будови мітохондрії

Таблиця 1.27

Особливості будови і функції складових частин мітохондрій

Складові частини	Будова і функції
Зовнішня мембрана	Містить багато білка, тому пропускає практично всі молекули масою до 10 000 Да. Містить ферменти, які роблять жири реакційно здатними.
Міжмембранний простір	Практично не відрізняється від цитозолу. Містить ферменти, які використовують АТФ для фосфорилування інших нуклеотидів.
Внутрішня мембрана	Вона практично не проникна для більшості малих іонів. Містить білки трьох основних типів: 1) білки, які каталізують окислювальні реакції дихального ланцюга; 2) ферментний комплекс АТФ-синтетаза; 3) специфічні транспортні білки, які регулюють перенесення метаболітів у матрикс і з нього.

(продовження)

Матрикс	Містить багато ферментів, у тому числі для розщеплення глюкози, пірувату і жирних кислот, ферменти циклу Кребса. Тут знаходяться декілька копій мітохондріальної ДНК, мітохондріальні рибосоми та ферменти, які забезпечують експресію мітохондріального геному.
---------	--

Хлоропласти зелених рослин, як і мітохондрії, мають найрізноманітнішу форму, але вони значно більші. Зовнішня оболонка хлоропластів досить крихка і також має високу проникність (рис. 1.53). Внутрішня оболонка оточує напіввідкуду строма. Строма є аналогом матриксу мітохондрій і містить велику кількість ферментів. Тут знаходиться власна кільцева ДНК хлоропластів і, відповідні їй, рибосоми, мРНК, тРНК та білки. У стромі знаходиться більшість ферментів, необхідних для синтезу органічних речовин з неорганічного попередника – вуглекислого газу. У деяких видів рослин частина цих реакцій може проходити у цитозолі. Внутрішня мембрана хлоропластів не утворює виступів і не містить ферментів дихального ланцюга. Хлорофіл, ферментні системи, які уможливають фіксувати енергію сонячного світла, електронотранспортний ланцюг і АТФ-синтетази знаходяться у третій системі мембранних мішечків і пухирців – у тилакоїдах. Тилакоїдна мембрана непроникна для більшості іонів. Вони утворюються і відшнуровуються від внутрішньої мембрани. Звичайно тилакоїди зібрані у стоси, які називають гранами.

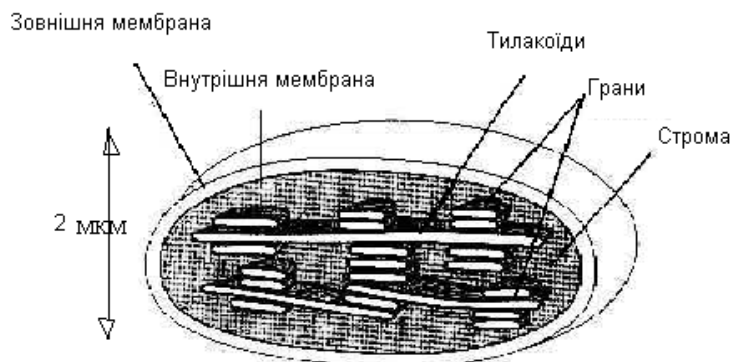


Рис. 1.53. Схема будови хлоропласта

Ми звикли вважати, що між мітохондріями і хлоропластами є велика різниця. Але виявилось, що це зовсім не так. Насправді ж, в основі організації цих двох компартментів лежать спільні принципи, а АТФ у них синтезуються за однаковими механізмами. Як і у мітохондріях, у межах хлоропласта існує просторовий розподіл метаболічних процесів. Дослідження останніх сорока років виявили, що головний шлях перетворення енергії у біологічно корисні форми однаковий не тільки для мітохондрій і хлоропластів, але і для бактеріальних клітин. Цей універсальний механізм схематично можна представити у два етапи (рис. 1.54):

- на першому етапі вільна енергія сонячного проміння чи поживних речовин запасується у формі градієнту електрохімічних потенціалів іонів Гідрогену при протіканні окисно-відновлювальних реакцій у дихальному ланцюзі, який утворюється рядом білків;
- на другому етапі енергія протонного електрохімічного градієнта використовується для синтезу АТФ.

Проміжними продуктами, які беруть участь у енергетичному синтезі є НАДФ·Н. Ці сполуки доставляють збуджені електрони до електротранспортного ланцюга.

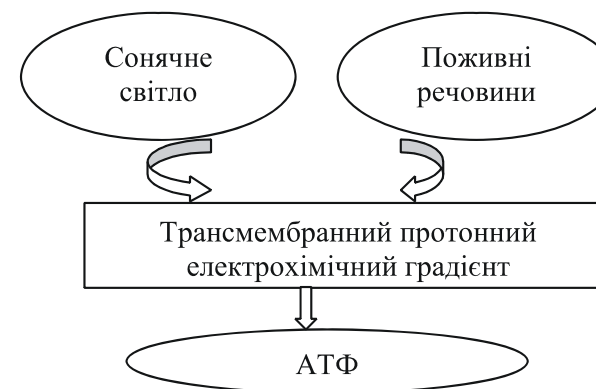


Рис. 1.54. Універсальний механізм синтезу енергії у клітинах з утворенням трансмембранного протонного електрохімічного градієнта

Основна відмінність між двома енергетичними компартментами полягає в меті, з якою синтезується біодоступна енергія:

- мітохондрії постачають молекули АТФ у всі інші частини клітини, забезпечуючи протікання хімічних реакцій анаболізму;
- біологічна роль хлоропластів полягає у тому, що енергія сонячного проміння, перетворена у макроергічні зв'язки АТФ, використовується для синтезу органічної речовини з неорганічних попередників. Цей процес відбувається безпосередньо у самих хлоропластах.

Таким чином, окислювальне фосфорилування і фотосинтез – два способи запасання енергії у клітинах.

Катаболічні перетворення основних поживних речовин

“Паливом”, яке забезпечує протікання окислювального метаболізму у мітохондріях, виступають жири і глікоген. Жири є джерелом жирних кислот, а глікоген – глюкози. У кількісному відношенні жири значно важливіші, ніж глікоген. При їх окисненні виділяється у шість разів більше енергії, ніж при окисненні такої ж кількості глікогену. Ось чому, коли б головним джерелом енергії у нас був глікоген, то масу тіла прийшлося би збільшити на 25 кг. Останнього вистачає лише на один день нормальної роботи організму, тоді як жирів – на місяць. Основна частина запасу жирів знаходиться у жировій тканині, а глікогену – у печінці і м'язах. У разі необхідності, з потоком крові жири і глюкоза глікогену транспортуються у різні клітини. Після відпочинку, голодування основна частина енергії добувається з жирів, а після їжі – з глюкози.

У процесах окиснення клітинного “палива” важливе значення має ферментний комплекс, небілкову частину якого називають кофермент А (КоА). За відкриття, встановлення структури і визначення біологічної ролі цього коферменту американський біохімік Ф. Ліпман у 1953 р. був удостоєний Нобелівської премії. Кофермент А складається з аденіну, рибози, двох фосфатних залишків, вітаміну В₃ і сульфгідрильної (тіолової) групи (рис. 1.55).

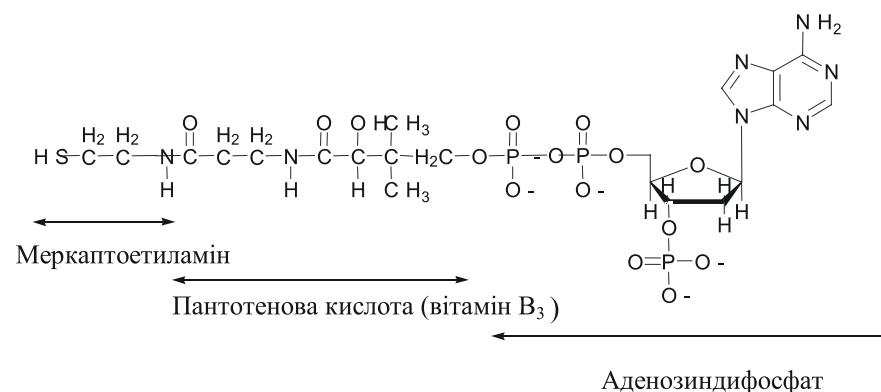


Рис. 1.55. Будова коферменту А

Саме завдяки тіоловій групі КоА може з'єднуватися з первинними продуктами розпаду глюкози і жирних кислот, утворюючи ацетил-КоА. Таким чином, КоА є універсальним переносником ацетильних груп (залишків оцтової кислоти). Ацетильні активовані групи утворюються при розщепленні глюкози і жирних кислот. Незважаючи на те, що ця сполука є обов'язковим важливим проміжним продуктом енергетичного обміну, утворення її при окисненні жирів і вуглеводів дещо відрізняється:

- розпад жирних кислот відбувається у матриксі мітохондрій. За один цикл реакції довгий хвіст жирної кислоти скорочується на два атоми Карбону. Таким чином, з 16-ти карбонової пальмітинової кислоти, наприклад, може утворитись 8 молекул ацетил-КоА;
- розпад глюкози відбувається у два етапи – безкисневий і кисневий. Перший етап проходить у цитозолі без участі кисню і має назву гліколізу. Другий етап відбувається у мітохондріях.

☑ Гліколіз – це один з центральних метаболічних шляхів. Він виник на ранніх етапах розвитку життя, тому є спільним для більшості живих організмів, як прокаріотичних, так і еукаріотичних.

Внаслідок гліколізу глюкоза розпадається на дві молекули пірувату (піровиноградної кислоти). Цей процес складається з 11

послідовних реакцій. Енергетичним результатом гліколізу є синтез 2 молекул АТФ. Піруват ще містить значну кількість потенційної енергії хімічних зв'язків. Його подальший розпад продовжується у мітохондріях. У матриксі мітохондрій піруват приєднується до КоА і утворює молекулу ацетил-КоА (рис. 1.56).

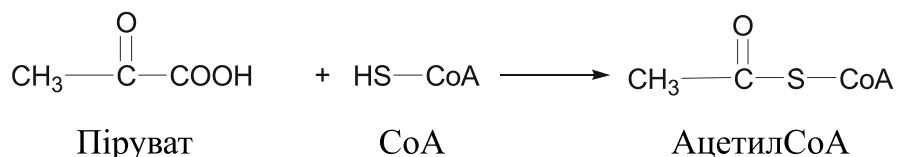


Рис. 1.56. Утворення ацетил-КоА

Таким чином, шляхи розпаду жирів і глюкози перетинаються на стадії утворення ацетил-КоА. У формі ацетил-КоА фрагменти жирних кислот і глюкози вступають у цикл Кребса.

☑ Цикл Кребса (інші назви – цикл трикарбонових кислот, цикл лимонної кислоти) – це замкнута серія перетворень, яка є спільною для карбонових ланцюгів молекул поживних речовин.

Як результат цього циклу виділяються 2 молекули CO_2 , 1 молекула АТФ. Але головне надбання циклу Кребса – 8 атомів Гідрогену, які несуть у собі надлишкову енергію у формі відновлювальної здатності. Відновлювальна здатність (власне, енергія) транспортується через сполуки типу НАД · Н до внутрішньої мембрани мітохондрій, де створюється трансмембранний протонний градієнт.

☑ Внутрішня мембрана мітохондрій містить каскад спеціальних білків, які називають системою перенесення електронів.

Шлях електронів у цьому ланцюзі проходить через ферментні комплекси, зв'язані з мембраною мітохондрій, і через мобільні переносники (рис. 1.57).

Дихальні ферментні комплекси у мембрані орієнтовані таким чином, що всі тарнсмембранно транспортовані протони збираються на тій стороні внутрішньої мембрани мітохондрій, яка обернена до міжмембранного простору. За рахунок енергії цього електрохімічного градієнта інший трансмембранний фер-

ментний комплекс, який називають H^+ -АТФ-синтетазою, синтезує АТФ з АДФ і залишок фосфорної кислоти (P_n). Атоми Гідрогену, які втратили надлишкову енергію окислюються до води.



Рис. 1.57. Схема шляху електронів у дихальному ланцюзі мітохондрій

☑ Перетворення хімічної енергії поживних речовин у енергію АТФ називають окислювальним фосфорилуванням.

У кінцевих продуктах окиснення (H_2O та CO_2) Оксиген має різне походження. Оксиген вуглекислого газу походить молекул, які перетворюються у циклі Кребса, а Оксиген води – з зовнішнього середовища.

☑ Таким чином, процеси розпаду поживних речовин за участю кисню до кінцевих продуктів обміну, які відбуваються у мітохондріях, отримали назву клітинного дихання або біологічного окиснення.

Біологічне окиснення – процес, який має великий коефіцієнт корисної дії. Він уможливорює запасати майже 50%, яка міститься у похідних речовинах. Внаслідок лише другого етапу

розпаду глюкози утворюється 36 АТФ (по 18 на кожен молекулу пірувату). Таким чином, через гліколіз і біологічне дихання з 1 молекули глюкози клітина отримує енергію для синтезу 38 АТФ (2 від гліколізу і 36 від окислювального фосфорилування). Енергетичний здобуток з жирних кислот ще вищий: з 1 молекули пальмітинової кислоти ($C = 16$) забезпечується синтез 129 АТФ. Ефективність перетворення енергії, яка міститься у поживних речовинах, дуже висока. Вона майже досягає 50% енергії (реально становить 17 – 43%).

Значення фотосинтезу

Як ми вже з'ясували, окремі живі системи є відкритими. Але такою ж відкритою є сукупність усіх живих організмів на планеті, яка має назву біоти. Всім тваринам і більшості мікроорганізмів необхідно весь час поглинати з навколишнього середовища велику кількість органічних речовин. Їх карбонові скелети є основою для біосинтезів, а контрольоване окиснення цих скелетів дає метаболічну енергію для протікання життєвих процесів. Перші живі істоти використовували органічні речовини, які виникли внаслідок геохімічних процесів. Але більшість цих запасів була вичерпана мільярди років тому. З тих часів головним джерелом енергії для планети Земля і всіх її мешканців є сонячне випромінювання. Безпосередніми споживачами енергії Сонця є фототрофні організми, тобто ті, які здатні до фотосинтезу.

☑ До поверхні планети доходять, головним чином, промені з довжиною хвилі від 400 до 700 нм.

Людське око сприймає таке світло як денне, тому його часто називають видимим світлом. У процесі еволюції фототрофи виробили спеціальне пристосування для поглинання енергії сонячних променів.

☑ Забарвлені речовини, здатні поглинати сонячне світло і використовувати його енергію, називаються фотосинтетичними пігментами.

Вершиною еволюції фотосинтетичних пігментів став хлорофіл – пігмент зелених рослин (рис. 1.58).

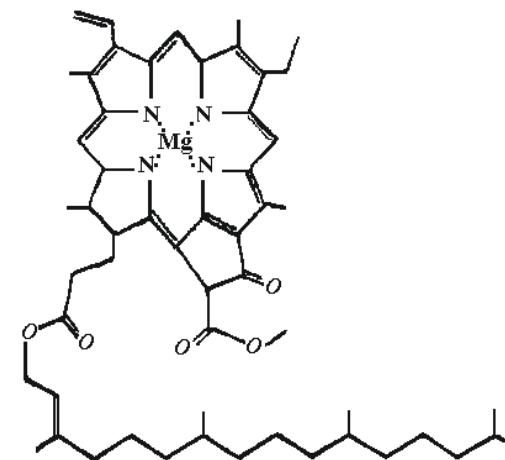


Рис. 1.58. Структура хлорофілу

☑ Щорічно рослинний світ утворює за рахунок запасання сонячної енергії не менше 150 мільярдів тон органічної речовини і понад 200 мільярдів тон вільного кисню.

Енергія, яка щорічно перетворюється у процесах фотосинтезу більш ніж у 10 разів перевищує кількість енергії корисних копалин, яку використовує населення Землі за рік. Але що таке енергія більшості паливних корисних копалин, як не результат діяльності рослин у віддалені епохи? Адаже і нафта, і вугілля, і природний газ – це утворення, які походять з викопних решток живих організмів.

Поєднання фототрофності з автотрофністю в одному організмі було значним еволюційним досягненням. Енергія сонячного проміння у зелених рослинах не тільки фіксується у високоенергетичних сполуках, але відразу перетворюється у хімічну енергію вуглеводневих речовин. Ці речовини, у свою чергу, слугують джерелом енергії для гетеротрофних організмів.

☑ Таким чином, фотосинтез – це єдиний процес у біосфері, який призводить до зростання вільної енергії біосфери за рахунок зовнішнього джерела (Сонця).

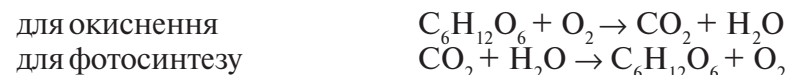
Він забезпечує існування як зелених рослин, так і всіх гетеротрофних організмів, в тому числі і людини. Ось чому все живе на Землі залежить від фотосинтезу.

Крім органічних речовин, внаслідок фотосинтезу виділяється молекулярний кисень, який є необхідною умовою існування аеробних організмів. Це ще одне значення фотосинтезу для біосфери Землі. Кругообіг Оксигену, Карбону і деяких інших хімічних елементів не можливо уявити без участі фототрофних організмів. Саме фотосинтез створив сучасну атмосферу Землі і підтримує її постійний стан. Постійна концентрація газів у атмосфері забезпечує існування живих організмів не лише безпосередньо за рахунок відносно великої концентрації кисню, але і опосередковано, адже низький вміст вуглекислого газу попереджає підвищення температури поверхні планети через так званий “парниковий ефект”.

Фотосинтез властивий не лише зеленим рослинам, але і фототрофним мікроорганізмам. До останньої групи належать такі прокаріоти, як пурпурові і зелені бактерії, ціанобактерії, прохлорофіти, деякі галобактерії. Крім того, до фототрофних мікроорганізмів відносять деякі водорості, які належать до відділів діатомових, евгленових, пірофітових, золотистих тощо. У всіх цих мікроорганізмів, за виключенням галобактерій, фотосинтез проходить за участю хлорофілів. У галобактерій роль пігменту виконує специфічний білок бактеріородопсин. У ціанобактерій і водоростей при фотосинтезі виділяється кисень, а у інших він не утворюється. Це пов'язано з тим, що замість H_2O у якості донора електронів використовуються інші сполуки, такі як сульфід, тіосульфат, водень, органічні речовини. Багато фототрофних бактерій здатні також засвоювати молекулярний азот. Фотосинтезуючі мікроорганізми, як і зелені рослини, приймають беруть активну участь у накопиченні органічної речовини, особливо у водних екосистемах. Крім того, вони відіграють значну роль у біогеохімічному кругообігу Нітрогену і Сульфору.

Механізм фотосинтезу

Зазвичай, рівняння фотосинтезу зображують як рівняння, протилежне за напрямком рівнянню окиснення глюкози. Порівняйте:



Але фотосинтез – це складний процес, який проходить у дві різні за своїм хімічним змістом стадії або фази:

- на одній стадії фотосинтезу відбувається перетворення сонячної енергії у енергію високоенергетичних хімічних сполук. Ця стадія фотосинтезу має назву світлової фази.
- на другому етапі відбувається синтез складних органічних сполук з неорганічного попередника. Це темнова фаза фотосинтезу.

Світлова і темнова фази фотосинтезу – це, по суті, два, різних за своїм біологічним змістом, процеси.

☑ Світлова фаза фотосинтезу – це комплекс реакцій, які є складовою частиною енергетичного обміну. Ці реакції протікають тільки при наявності світла і полягають у синтезі АТФ і НАДФ·Н.

За своїм механізмом реакції світлової фази фотосинтезу подібні до процесів, які відбуваються під час біологічного окиснення у мітохондріях, тільки джерелом енергії служить не потенційна енергія хімічних зв'язків поживних речовин, а сонячна радіація.

Під дією сонячного світла з хлорофілу видаляється збуджений електрон. Цей електрон, через систему перенесення електронів, поступово віддає свою надлишкову енергію. Таких способів перетворення світлової енергії у хімічну для збудженого електрона може бути два:

- електрон може витратити свою надлишкову енергію на утворення високоенергетичних атомів Гідрогену;
- електрон може віддати надлишкову енергію лише на синтез АТФ.

У першому випадку, у реакціях біологічного окиснення атоми Гідрогену, необхідні для синтезу НАДФ·Н і створення трансмембранного протонного градієнта, утворюються як результат реакцій

циклу Кребса. У світловій фазі фотосинтезу джерелом Гідрогену є вода. Під дією енергії збудженого електрону відбувається фотоліз води. Молекула води розпадається на Оксиген і протони. Молекулярний кисень є побічним продуктом фотосинтезу. Протони, як і при біологічному окислюванні, беруть участь у синтезі НАДФ·Н і створенні трансмембранного протонного градієнта.

У другому випадку, на відміну від окислювального фосфорилування, синтез АТФ з АДФ і неорганічного фосфату (P_i), який відбувається під дією світла за допомогою ферменту H^+ -АТФ-синтети, називають фотофосфорилуванням.

☑ Обидва шляхи перетворення світлової енергії у хімічну тісно пов'язані між собою і не існують окремо.

Вони мають назву нециклічного (перший) і циклічного (другий) фотофосфорилування (табл. 1.28).

Таблиця 1.28

Порівняння нециклічного і циклічного фосфорилування

Характеристики	Циклічне фосфорилування	Нециклічне Фосфорилування
Шлях електронів	Циклічний (замкнутий)	Нециклічний (незамкнутий)
Джерело електронів (перший донор)	Фотосистема I	Вода
Місце призначення електронів (останній акцептор)	Фотосистема I	НАДФ ⁺
Продукти	АТФ	АТФ, НАДФ·Н, O ₂
Фотосистеми, які беруть участь у перетвореннях	I	I і II

Наявність двох шляхів перетворення енергії пояснюється тим, що у хлоропластах існують пігменти різних типів, які згруповані у два види фотосистем – фотосистему I і фотосистему II. У випадку нециклічного фосфорилування працюють обидві системи, а у випадку циклічного – лише фотосистема I.

Продукти первинних реакцій фотосинтезу вищих рослин і водоростей, у яких збережена енергія світла, використовуються у подальшому перетворенні Карбону у вуглеводневій сполуці.

☑ Темнова фаза фотосинтезу не залежить від світла. Це комплекс синтетичних (анаболічних) реакцій, які приводять до створення вуглецевого скелету органічної молекули.

Як і будь-які інші анаболічні процеси, темнова фаза проходить з використанням енергії. Цю енергію клітина отримує внаслідок світлової фази. Продукти первинної стадії фотосинтезу вищих рослин і водоростей, у яких запасується енергія світла, використовуються у подальшому у циклі фіксації вуглекислого газу і перетворенні його у вуглеводні.

☑ Характерною особливістю реакцій темної фази фотосинтезу є їх циклічність.

Існує єдиний первинний механізм карбоксилування, тобто шлях біосинтезу карбонвмісних органічних сполук з CO₂. Він має назву відновлюючого пентозофосфатного циклу або циклу Кальвіна. За розшифрування послідовності цих реакцій американський дослідник М. Кальвін у 1961 році був відзначений Нобелівською премією. Універсальність цього метаболічного шляху свідчить про те, що він виник в живих організмах значно раніше, ніж з'явилися еукаріотичні водорості та вищі рослини. Цикл Кальвіна складається з комплексу взаємопов'язаних реакцій, у яких CO₂ приєднується до рибулозодифосфату, перетворюючись на шестикарбонуву сполуку. Вона розкладається на дві трикарбоніві молекули фосогліцеринової кислоти. Фосогліцеринова кислота, у свою чергу, відновлюється до трикарбонівих моносахаридів (триозофосфатів), з яких утворюється кінцевий продукт – глюкоза. На кожен нову синтезовану молекулу глюкози використовується 18 АТФ і 12 НАДФ·Н, утворених у світлових реакціях. Циклічність перетворень забезпечується тим, що глюкоза продукується лише з частини триозофосфатів. Інша її частина, після певних перебудов, утворює рибулозодифосфат, який виконує роль первинного акцептора CO₂.

☑ Цикл перетворення вуглекислого газу у вуглеводи через проміжні трикарбоніві сполуки отримав назву C₃-шляху або C₃-метаболізму.

Цикл Кальвіна функціонує у вищих рослин, водоростей, фототрофних бактерій. Але у деяких рослин є інші додаткові шляхи

фіксації CO_2 . У цьому випадку первинне перетворення вуглекислого газу проходить не через трикарбонів, а через чотирикарбонів сполуки.

☑ Фіксація вуглекислого газу через чотирикарбонів сполуки отримала назву C_4 -шляху або C_4 -метаболізму.

Акцептором вуглекислого газу у цьому випадку служить фосфоенолпіруват. Продукти його карбоксилювання (яблучна та аспарагінова кислоти) надходять у спеціалізовані клітини судинних пучків, де декарбоксилюються. Вивільнений CO_2 вступає у цикл Кальвіна і перетворюється на глюкозу. C_4 -шлях має більш високу фотосинтетичну продуктивність, ніж C_3 -шлях. Причини появи C_4 -шляху у процесі еволюції з'ясовані недостатньо. Такі перетворення відомі лише деяких у наземних покритонасінних рослин. Так, серед 300 родин квіткових рослин тільки 16 включають рослини C_4 -типу. Це злаки, осоки та 14 родин дводольних. Серед представників C_4 -типу багато злісних бур'янів, а C_3 -типу — культурних видів.

Крім охарактеризованих вище основних шляхів перетворення сонячної енергії у складні органічні сполуки існують інші, специфічні для окремих груп живих організмів, метаболічні шляхи. Велику групу фотосинтезуючих мікроорганізмів складають прокариотичні пурпурові і зелені бактерії, ціанобактерії, прохлорофіти, деякі галобактерії, а також численні еукаріотичні організми, котрі відносяться до різних груп водоростей (діатомові, евгленові, золотисті, жовтозелені тощо). За виключенням галобактерій, фотосинтез у фотосинтезуючих мікроорганізмів проходить за участю хлорофілу. У галобактерій аналогічну функцію виконує специфічний білок бактеріородопсин. У ціанобактерій і водоростей фотосинтез проходить з виділенням кисню. У інших фотосинтезуючих мікроорганізмів кисень не утворюється, оскільки замість H_2O у якості донора електронів виступають сульфати, тіосульфати, водень, органічні речовини тощо. Таким чином, коли повернутися до сумарного рівняння реакції фотосинтезу, то її можна записати так:



Це рівняння універсальне — воно придатне для характеристики будь-якого фототрофного процесу. Джерело Гідрогену позначено через H_2X .

Ядро і клітинний цикл

Відповідно до законів термодинаміки, Всесвіт прагне до неупорядкованості. Живі клітини, як надзвичайно упорядковані системи, змушені постійно протистояти різноманітним деструктивним впливам. Наслідком цього є старіння і смерть клітин. Дослідження останніх десятиліть виявили, що остання відбувається внаслідок активації особливих генів.

☑ Генетично запрограмовану клітинну загибель називають апоптозом.

Якщо клітини гинуть, то вони повинні і з'являтися знову. Як стверджує клітинна теорія, виникнення нової дочірньої клітини — це наслідок поділу материнської клітини. Але перш ніж поділитися, клітина має запаси енергії і пластичні речовини, необхідні для створення двох нових клітин. Ось чому клітина, як і будь-який живий організм, має певний життєвий цикл. Він називається клітинним циклом.

☑ Клітинний цикл — це закономірна послідовність процесів, які дають змогу клітині виконати свої біологічні функції і провести поділ клітини.

Клітинний цикл включає:

- інтерфазу — основний життєвий цикл;
- мітозу — поділ ядра;
- цитокінез — поділ цитоплазми.

На будь-якому етапі клітинного циклу еукаріотичної клітини, ядро відіграє провідну роль. Навіть тоді, коли воно зникає як цитологічне утворення під час мітозу, компоненти ядра продовжують виконувати ключові функції при поділі клітини.

Будова клітинного ядра

Ядро мають всі еукаріотичні клітини, за виключенням деяких високоспеціалізованих (еритроцити ссавців тощо). Як правило, воно розташоване у центрі клітини і складається з:

- ядерних оболонок;
- ядерних пор;
- каріоплазми (нуклеоплазми);
- хроматину (хромосом);
- ядерця.

Вміст клітинного ядра (нуклеоплазма) відділений від цитозолу ядерними оболонками.

☑ Ядерні оболонки утворені подвійною мембраною. Простір між зовнішнім і внутрішнім біліпідними шарами називають перинуклеарним простором.

Мембрани, які утворюють ядерні оболонки, з'єднані з мембраною ендоплазматичного ретикулуму. Вони відрізняються за своєю будовою і властивостями. Зовнішня ядерна мембрана – це складова частина шорсткого ендоплазматичного ретикулуму, вкрита рибосомами. У місцях, які називають порами, зовнішня ядерна мембрана з'єднується з внутрішньою. Таким чином,

☑ ядерні мембрани і ендоплазматичний ретикулум – це морфологічно єдиний мембранний комплекс, який проходить через всю клітину.

Завдяки тому, що ядерні мембрани складають єдине ціле з ЕПР, розміри ядра можуть змінюватися. Під час мітозу вони, втягуються у ЕПР, який переміщується на периферію клітини.

До внутрішньої сторони внутрішньої ядерної оболонки прилягає електроннощільний шар, який називають ядерною ламіною (пластинкою).

☑ Ядерна ламіна – це сітка, утворена специфічними білками, які тісно зв'язані з інтегральними білками внутрішньої ядерної мембрани.

Ядерна ламіна присутня практично в усіх еукаріотичних клітинах. Вона відіграє ключову роль у формуванні ядерних оболонок і підтримці форми ядра. Крім того, ламіна виконує функцію структурного організатора хромосом. Особливо це важливо під час поділу клітини.

Транспортування речовин через подвійну ядерну мембрану значно ускладнене. Воно відбувається завдяки ядерним порам.

☑ Ядерні пори – це отвори, утворені у місцях злиття зовнішньої і внутрішньої мембрани.

Вони вистелені спеціальними білками, які утворюють ядерний поровий комплекс. Цей комплекс тісно зв'язаний з ядерною ламіною. Вважається, що саме завдяки ядерним порам проходить обмін речовин між цитозолем і ядром. Ядерні пори досить часто

розташовані у певному порядку. У деяких клітин вони концентруються на одній із сторін ядра.

Каріоплазма (нуклеоплазма) за своїм хімічним складом подібна до цитозолу. На відміну від останнього, вона містить значно більшу кількість рибонуклеїнових кислот. Це, головним чином, гетероядерні РНК і малі ядерні РНК.

☑ Хромосоми і хроматин – це нуклеопротеїнові комплекси, утворені молекулами ДНК і гістонами.

Більш детально будова хромосом та хроматину була розглянута у підрозділі „Геноми прокариотів і еукаріотів та генетичний код”. Залежно від того, який вигляд має хроматин під мікроскопом, розрізняють:

- більш компактний гетерохроматин;
- менш компактний еухроматин.

За допомогою радіоактивних міток було встановлено, що у зоні розташування гетерохроматину не проходить транскрипція.

☑ Гетерохроматин – це особливий клас транскрипційно неактивного хроматину.

Гени, розташовані у гетерохроматині, у даній клітині і її потомстві заблоковані. Розрізняють:

- конститутивний гетерохроматин – властивий всім типам клітин, він утворений ДНК, яка у жодній клітині не транскрибується;
- факультативний гетерохроматин – ділянки, які конденсуються у гетерохроматин лише у окремого типу клітин.

Конститутивний гетерохроматин у хромосомах людини концентрується навколо центромер. Це серія простих, часто повторених послідовностей ДНК, які називають сателітними ДНК. Вважається, що вони відіграють значну роль у поділі клітин і регуляції генної експресії. Але до кінця їх функція ще не з'ясована.

Факультативний гетерохроматин відображає різну генетичну активність різних клітин у багатоклітинному організмі. У ембріональних клітинах його зовсім мало, а в міру розвитку зародка стає все більше. Гетерохроматинна частина ДНК навіть реплікується у останню чергу.

☑ Еухроматин – це частина ДНК, яка несе інформацію про білки, котрі синтезуються у даній клітині.

Високоактивні клітини синтезують значну кількість білків. У таких клітин кількість еухроматину більша, ніж у клітин, які знаходяться у стані метаболічного спокою.

☑ Таким чином, за співвідношенням гетерохроматину і еухроматину можна зробити висновок про метаболічну активність клітини.

Хромосоми відрізняються від хроматину ступенем спіралізації. Це найкомпактніша форма нуклеопротейдної молекули у нативній клітині.

☑ Хроматин, переходячи у суперспіральний стан під час поділу клітини, утворює хромосоми.

Хромосоми складаються з двох щільних паличок – сестринських хроматид – з'єднаних центромерою (рис. 1.59). Кожна сестринська хроматида – це окрема молекула ДНК, подвоєна внаслідок реплікації, а центромера відповідає ділянці ДНК де реплікація незавершена. Під час поділу до центромери приєднуються нитки кінетосом, якими хромосоми приєднуються до веретена поділу.

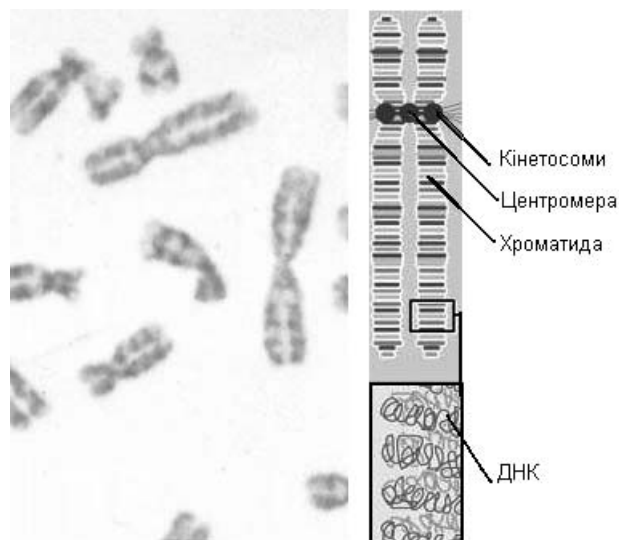


Рис. 1.59. Електронномікроскопічне та схематичне зображення хромосом

☑ Кількість і форма хромосом – це стабільна важлива видова ознака даного організму.

Зміна кількості або форми хромосом свідчить про мутаційний процес. Детальніше про це піде мова у підрозділі „Генотип і довкілля”.

Сферичні ядерця добре помітні у світловий мікроскоп, тому не дивно, що перші публікації про їх будову з'явилися ще у кінці XIX століття. Але лише у 40-х роках XX століття з'ясувалося, що ядерця містять велику кількість білків і РНК. І лише у 60-ті роки була встановлена їх біологічна роль.

☑ Ядерце – це специфічне утворення у ядрі еукаріотичної клітини, в якому відбувається синтез рРНК і утворення рибосом.

Генетична інформація, яка міститься у ДНК, включає нуклеотидні послідовності, які відповідають рибосомальній РНК. Для забезпечення безперервного синтезу білка клітини, що ростуть, протягом одного клітинного циклу повинні синтезувати приблизно по 10 мільйонів рРНК кожного типу. Синтез рРНК не потребує стадії трансляції, оскільки вона є кінцевим продуктом відповідних генів. Утворення необхідної кількості рРНК забезпечується тим, що гени, які кодують ці молекули, представлені у геномі великою кількістю копій. Наприклад, гаплоїдний геном людини містить близько 200 генів рРНК.

☑ Великі петлі ДНК, що кодують гени рРНК, називають ядерцевими організаторами. Разом з рРНК, відповідними білками і рибосомами вони утворюють ядерця.

Новосинтезовані транскрипти з'єднуються з рибосомальними білками з утворенням рибосом у зоні ядерця. Розміри ядерця і їх кількість відображають ступінь функціональної активності клітин. У клітинах, які знаходяться у спокої їх мало, а у метаболічно активних клітинах ядерця можуть займати до 25 % всього об'єму ядра. Перед поділом клітин, внаслідок спіралізації ДНК і припинення синтезу рибосом, ядерця зникають. Але після кожного мітозу ядерця утворюються знову. У клітинах людини гени рРНК локалізовані на кінцях п'яти пар хромосом. Тому, відразу після мітозу, у клітинах людини утворюється 10 ядерець, які потім зливаються у одне велике ядерце.

Клітинний цикл

За допомогою світлового мікроскопа клітинний цикл легко розділити на дві нерівні частини – період клітинного поділу і інтерфазу (рис. 1.60). Саме на такі дві частини його і ділили до 1953 р., поки американські дослідники А. Говард і С. Пелк не виявили, що синтез ДНК у клітинах корінчика бобових рослин відбувається у інтерфазі. Ці ж автори встановили, що реплікація триває лише частину інтерфазу, яку вони назвали S-фазою (від англ. synthesis – синтез). Відповідно, два інших періоди інтерфазу були названі G₁-фазою і G₂-фазою (від англ. gap – проміжок), а період поділу – M-фазою (mitosis – мітоз).

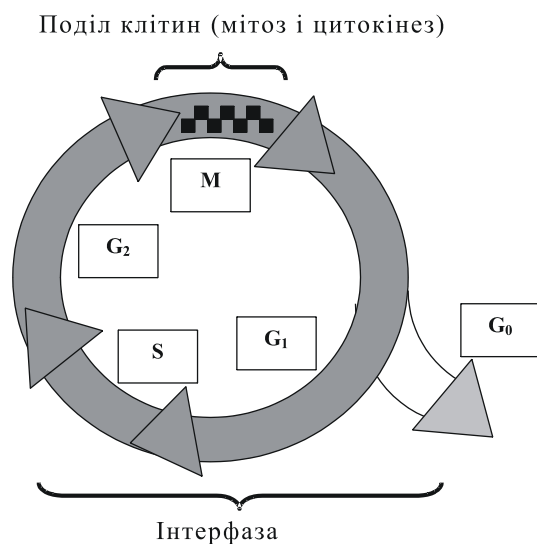


Рис. 1.60. Схема клітинного циклу

Зазвичай інтерфаза займає не менше 90% тривалості клітинного циклу. У одноклітинних організмів темп клітинного поділу лімітується лише швидкостями надходження у клітину поживних речовин і їх використанням. Значно складніше ці процеси протікають у багатоклітинних. Різні типи клітин по-різному використовують свої можливості до ділення. Наприклад, клітинний цикл у

клітин вищих еукаріотів, що швидко діляться (епітелій кишечника тощо), триває 16–24 години, з них на мітоз припадає лише 1–2 години. Такі високоспеціалізовані клітини, як еритроцити, м'язові та нервові клітини, у зрілому стані практично не діляться взагалі.

☑ У випадку, коли клітина взагалі не вступає у поділ, фазу G₀ називають G₀-фазою.

Але, у будь-якому випадку, кількість клітин одного типу у багатоклітинному організмі підтримується на сталому рівні. Дослідження свідчать, що тривалість клітинного циклу у клітин, які складають організм людини, коливається у межах від 8 годин до 100 і більше днів.

Визначити тривалість кожної фази клітинного циклу у популяції гомогенних (однакових) клітин можна за допомогою світлового мікроскопу. Потрібно періодично підраховувати кількість клітин, що діляться (вони мають конденсовані хромосоми), і визначити збільшення маси чи кількості клітин.

☑ Кількість клітин, які мають конденсовані хромосоми, складає мітотичний індекс.

Іноді його розраховують як відношення кількості клітин, що діляться, до загальної кількості клітин у популяції. Значення мітотичного індексу характеризує активність клітинної популяції і ступінь її оновлення.

Як показали дослідження, у більшості клітин тривалість кожної фази клітинного циклу приблизно дорівнює:

$$T = \frac{A}{B} \times C \times D,$$

де T – тривалість фази клітинного циклу;

A – кількість клітин у даній фазі;

B – загальна кількість клітин;

C – загальна тривалість клітинного циклу;

D – фактор кореляції.

Фактор кореляції враховує те, що у популяції клітин, яка безперервно росте, кількість молодих клітин завжди більша, ніж кількість старих клітин. Величина фактору кореляції змінюється від 0,7 для ранньої фази G₁ до 1,4 у фазі M. У фазі S і G₂ його значення проміжні.

☑ Загальна тривалість клітинного циклу залежить від тривалості передсинтетичної фази G_1 .

За час, відведений на клітинний цикл, повинна бути реплікована вся ДНК, синтезовані всі ферменти, які забезпечують не лише ріст і існування клітини, але і процес її поділу – мітоз. Ось чому більшість клітинних білків і РНК синтезується у клітині протягом всієї інтерфази (рис. 1.61). Біосинтетичний потенціал клітини зростає в міру її росту, а швидкість синтезу різних компонентів збільшується у період від G_1 до G_2 . У відрізок часу безпосередньо перед поділом у клітині синтезуються специфічні білки, які відповідають за клітинний поділ. Коли з'єднати інтерфазну клітину і клітину, яка знаходиться у ранньому мітозі, то відбувається передчасна конденсація інтерфазних хромосом. Ця властивість використовується для виявлення пошкоджень хромосом, які викликаються радіоактивним випромінюванням та іншими мутагенами.

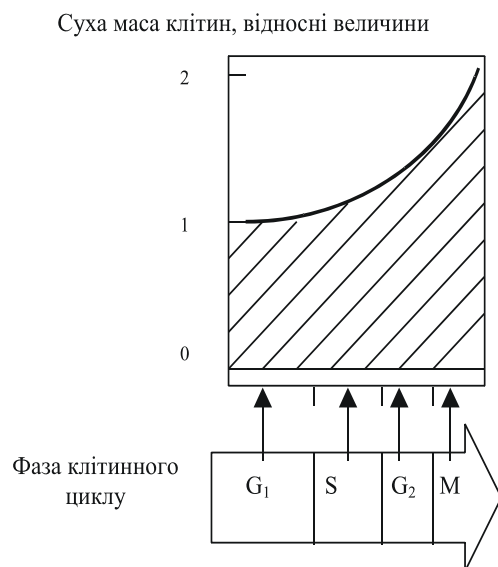


Рис. 1.61. Залежність маси клітин від фази клітинного циклу

Регуляція клітинного циклу – одна з найзагадковіших і найцікавіших проблем сучасної біології. Клітинний поділ у тканинах

контролюється механізмами, які дозволяють клітинам ділитися лише тоді, коли виникає потреба у нових клітинах. Крім того, встановлено, що після декількох циклів поділів включається спеціальна генетична програма, яка призводить до загибелі даної клітини. З'ясування механізмів, які включають клітинний поділ і апоптоз, дасть змогу вирішити таку важливу медичну проблему, як онкогенез – утворення злоякісних пухлин. Адже клітини пухлин втрачають нормальний механізм регуляції клітинного росту та поділу і це робить їх небезпечними для цілісного організму.

Мітоз

Одна материнська клітина, поділившись, перетворюється на дві молоді дочірні клітини після проходження М-фази клітинного циклу. У материнської і дочірніх клітин однакова кількість хромосом.

Фаза М клітинного циклу еукаріотичної клітини включає складні механічні процеси. Для того, щоб клітина поділилася має відбуватися дві окремі події:

- Хромосоми, які подвоїлися у інтерфазі, повинні розташуватися у одній площині, розділитися на окремі сестринські хроматиди і відійти до різних полюсів клітини. Таку послідовність подій називають мітозом.

- Цитоплазма повинна розділитися таким чином, щоб кожна з дочірніх клітин не лише отримала повний набір хромосом, але і була забезпечена всіма необхідними компартментами і органелами. Цей процес називають цитокінезом.

☑ Мітоз – це процес поділу ядра клітини, внаслідок якого з материнської клітини утворюються дві генетично подібні до материнської дочірні клітини.

Мітоз виник внаслідок еволюційного розвитку. Його необхідність зумовлена зростанням кількості ДНК і збільшенням численності хромосом. Мітотичний апарат, який відповідає за поділ клітини, працює з великою точністю. Наприклад, при поділі дріжджів, помилки при розходженні хромосом відбуваються один раз на 10^5 поділів.

Мітотичний поділ клітини – це неперервний процес, який умовно поділяється на окремі частини. Сучасна цитологія виділяє шість основних етапів (рис. 1.62):

- профазу;

- прометафазу;
- метафазу;
- анафазу;
- телофазу;
- цитокінез.

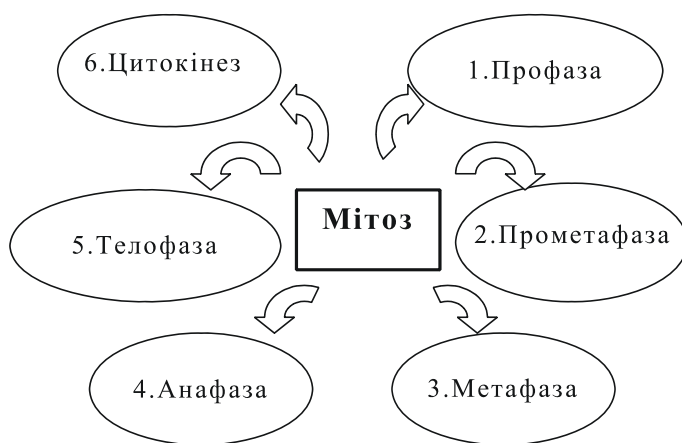


Рис. 1.62. Основні етапи клітинного поділу

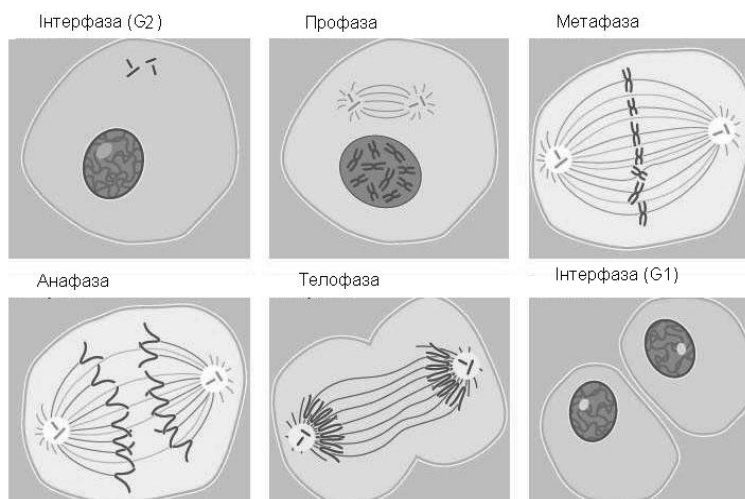
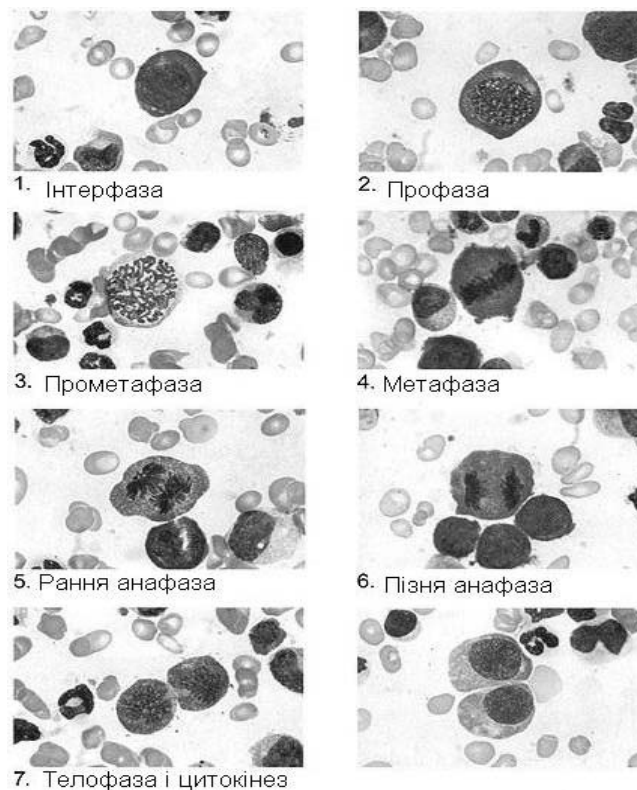


Рис. 1.63. Схема основних подій клітинного поділу

На рис. 1.63 чотири основні фази клітинного поділу зображені схематично, а на рис. 1.64 наведені мікроскопічні фотографії деяких етапів цього процесу. Досить часто у літературі не виділяють окремо прометафазу, включаючи ці події в профазу.



*Рис. 1.64. Основні події клітинного поділу
(мікроскопічне зображення, збільшення у 800 разів)*

Розглянемо основні події, які відбуваються у фазі М клітинного циклу (мітозі):

• Профаза.

Перехід з фази G_2 до фази М клітинного циклу відбувається поступово. Хроматин повільно конденсується у чіткі за формою

хромосоми. У фазі М клітинного циклу кожна хромосома складається з двох сестринських хроматид, що відповідає двом реплікованим молекулам ДНК. В міру конденсації хромосом у ядрі зникає ядерце. Численні цитоскелетні мікротрубочки починають розпадатися, вивільнюючи білок тубулін. Вважають, що цей білок використовується для побудови головного компонента мітотичного апарату – веретена поділу.

☑ Веретено поділу – це біполярна волокниста структура, утворена мікротрубочками цитоскелету.

На початку мітотичного циклу збирання веретена відбувається за межами ядра. Нитки веретена протягуються між подвоєними у кінці фази G_1 парами центріоль. З центріоль та ниток веретена, які від них відходять, утворюються дві так звані “зірки”. Вони визначають полюси веретена. Така будова веретена поділу характерна для більшості тваринних клітин. У рослинних клітинах чіткі центріолі не виявляються. Деякі вчені вважають, що центріолі рослинних клітин мають настільки малі розміри, що їх просто важко побачити.

• Прометафаза.

Цей етап мітозу іноді включають у профазу через його швидкий перебіг. Але події, які тут відбуваються дуже важливі, ось чому доцільно виділити прометафазу окремо. Вона починається зі швидкого розпаду ядерної оболонки. Фрагменти ядерної оболонки зменшуються і не відрізняються від ЕПР, стаючи його складовою. Веретено проникає у ядерну область, а зірки розходяться до протилежних полюсів клітини. Веретено поділу складається з великої кількості ниток (мікротрубочок), але лише до деяких з них прикріплюються хромосоми.

☑ Мікротрубочки веретена поділу, до яких прикріплюються хромосоми, називають кінетохорними нитками.

Прикріплення хромосом відбувається за допомогою спеціальних структур – кінетохор. Вони утворюються у прометафазі і розташовані у центромірній частині хромосоми.

• Метафаза.

Хромосоми розташовуються таким чином, що їх центромери знаходяться у одній площині по екватору клітини перпендикулярно ниткам веретена.

☑ Орієнтацію хромосом перпендикулярно осі веретена по екватору клітини називають метафазною пластинкою.

Кожна хромосома утримується у метафазній пластинці парою кінетохор і двома пучками зв'язаних з ними ниток. Ці нитки тягнуться до протилежних полюсів веретена. У цій фазі чітко видно форму і особливості будови кожної хромосоми. Метафаза часто буває довготривалою. Вона різко переривається, наче по спеціальному сигналу.

• Анафаза.

Центромірна ділянка кожної хромосоми розділяється. Це відбувається за рахунок повного завершення реплікації. Хромосома перетворюється на дві сестринські хроматиди. Хроматиди починають повільно рухатися до полюсів. Швидкість руху всіх хромосом однакова, вона становить приблизно 1 мкм/хв. Рух хроматид пасивний, він відбувається за рахунок скорочення кінетохорних ниток веретена. Під час анафази відбувається не лише розходження хромосом, але і збільшення розмірів веретена поділу через подальше розходження зірок. Анафаза зазвичай дуже короткочасна і триває лише декілька хвилин.

• Телофаза.

Коли розділені дочірні хроматиди розходяться до полюсів, то кінетохорні нитки зникають. Полюсні нитки продовжують розходитися. Після цього навколо кожного набору хроматид утворюється (відновлюється) ядерна оболонка. Конденсований хроматин починає розплітатися, формуючи гетерохроматин, еухроматин і ядерця. На цьому мітоз закінчується.

• Цитокінез.

Цей процес проходить паралельно останнім двом фазам мітозу. Зазвичай, він розпочинається у пізній анафазі або ранній телофазі. Мембрана у середній частині клітини у площині, перпендикулярній до осі веретена (між двома дочірніми ядрами), починає втягуватися всередину. Утворюється борозна поділу. Місце утворення борозни поділу визначається розташуванням веретена поділу. Борозна поступово поглиблюється доти, поки не дійде до вузького залишку веретена поділу. Цей залишок з'єднує два

дочірніх ядра, а називають його залишковим тільцем. Коли залишкове тільце зникає, то мембрани з'єднуються, утворивши дві нові клітини. Утворення борозни і замикання мембрани відбувається під дією актинових мікрофібрил. У зоні борозни з середини клітини утворюється актинове кільце, яке скорочується і начебто перетягує клітину пополам. У рослин цитокінез відбувається за рахунок утворення між двома дочірніми клітинами нової клітинної стінки. Вважається, що всі інші компоненти нових клітин виникають внаслідок поділу старих органел. Враховуючи те, що всі компартменти, за виключенням ядра, досить численні, немає потреби у спеціальному механізмі для їх розподілу між дочірніми клітинами.

Мейоз

Мітотичний поділ властивий усім еукаріотичним клітинам, крім статевих. Статеві клітини, на відміну від соматичних, мають вдвічі меншу кількість хромосом. Це необхідно тому, що при статевому процесі вони зливаються, утворюючи нову диплоїдну клітину – зиготу.

☑ Мейоз – це два послідовні поділи ядра, які приводять до утворення гамет.

Два послідовні поділи мейозу (мейоз I і мейоз II) мають багато спільного з мітотичними поділами, але між ними є і певні суттєві відмінності (рис. 1.65). У профазі мейозу I гомологічні (парні) хромосоми з'єднуються попарно. Під час такого з'єднання можливий обмін ділянками хромосом.

☑ Обмін ділянками хромосом під час мейозу, який призводить до перекомбінації генетичного матеріалу, називається кросинговером або перехрестом хромосом.

Кросинговер має велике еволюційне значення. Кросинговер створює нові комбінації генів, що значно підвищує можливість пристосування організмів до умов довкілля, що змінюються. Здатність до перехресту хромосом – це одна з еволюційних переваг, пов'язаних з виникненням такого важливого ароморфозу, як статевий процес.

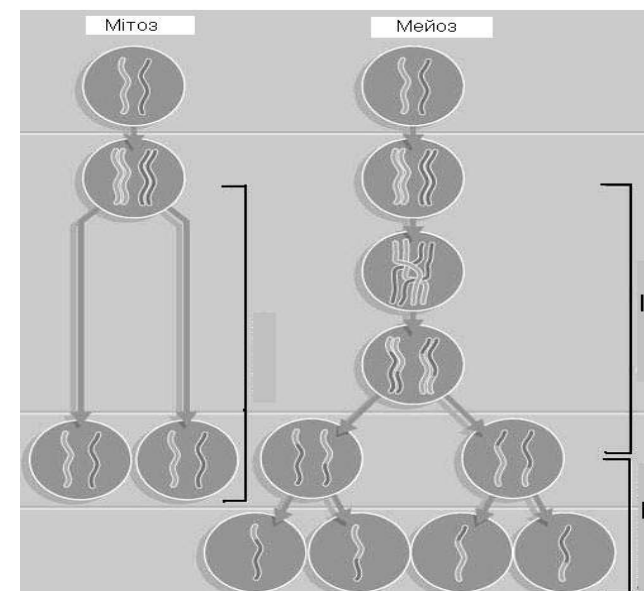


Рис. 1.65. Порівняльна схема мітозу і мейозу

Головна відмінність між мітозом і мейозом полягає у тому, що перед другим мейотичним поділом не відбувається подвоєння ДНК.

☑ Внаслідок мейозу I розділяються не сестринські хроматиди, а гомологічні хромосоми. Розділення хромосом на хроматиди відбувається під час мейозу II.

Внаслідок цього дочірні клітини мають вдвічі менший набір хромосом, порівняно з материнською. Це явище називають редукцією хромосом. Таким чином, кількість хромосом у статевих клітинах дорівнює половині від їх числа у соматичних клітинах і зиготі.

Біологічне значення мейозу полягає у тому, що:

- він забезпечує постійну кількість хромосом при статевому розмноженні;
- у метафазі I кожна з хромосом з рівною ймовірністю може опинитися у різних новостворених клітинах, відповідно, кожна з окремих гамет має певні відмінності;

• кросинговер між гомологічними хромосомами сприяє додатковому перемішуванню спадкового матеріалу.

Таким чином, поява у процесі еволюції мейотичного поділу не лише створила механізм для забезпечення статевого розмноження, але і сприяла збільшенню генетичного різноманіття шляхом комбінаторної мінливості.

Розділ 1.5

Основи сучасної генетики

Вся генетична інформація знаходиться у ядрі клітини. Внаслідок реплікації вона без викривлень передається від батьків дітям. Завдяки статевому процесу стає можливою рекомбінація ознак і виникає генетичне різноманіття у межах виду.

☑ Генетика – це біологічна наука, яка досліджує закономірності спадковості і мінливості живих організмів та методи управління ними.

Генетичні спостереження і дослідження відомі з давніх часів. Як окрема біологічна наука генетика виникла у другій половині ХІХ століття. Головною темою сучасної генетики є дослідження молекулярних основ спадковості. Характерною особливістю цієї науки сьогодні є також поглиблене вивчення впливу довкілля на генетичний апарат як у екологічному, так і в історичному плані. Ці проблеми вирішує популяційна і еволюційна генетика.

Класична генетика

Знання про закономірності, які проявляються при передачі спадкової інформації, були необхідні не лише вченим, але і практикам. Особливо воно було потрібно всім тим, хто займався розмноженням сільськогосподарських тварин і рослин. Крім селекціонерів, ці питання були цікаві також лікарям. Адже вони давно звернули увагу на те, що деякі хвороби передаються з покоління у покоління. Навіть пересічним громадянам було цікаво, хто має народитися – хлопчик чи дівчинка? До речі, досить часто це була не просто цікавість. В умовах середньовіччя від статі спадкоємця залежали іноді долі цілих держав. Ви, мабуть, читали захоплюючі історичні романи Моріса Дрюона чи Олександра Дюма, де вся інтрига побудована саме на цьому.

Перед тим, як розглянути закономірності успадкування, необхідно ознайомитися з основними поняттями і термінами.

Основні генетичні поняття

Ми знаємо, що однією з найважливіших ознак біологічного виду є кількість і форма мітотичних хромосом — хромосомний набір. У соматичних клітин набір хромосом парний, це означає, що кожна хромосома має свою копію — пару.

☑ Парні хромосоми називають гомологічними. Набір хромосом, який містить по дві копії кожної з гомологічних хромосом (соматичні клітини і зигота), називається диплоїдним, а набір хромосом, який містить лише по одній копії кожної гомологічної хромосоми (статеві клітини), — гаплоїдним.

Будь-яка ознака — це, по суті, лише ділянка молекули ДНК, яка складається з послідовно розташованих пар нуклеотидів. Такі ділянки ДНК для однієї ознаки може бути одна або декілька. Ці ділянки називають локусом.

☑ Локус — це місце розташування послідовності пар нуклеотидів ДНК на кожній з гомологічних хромосом, які відповідають даній ознаці.

☑ Гени, які розташовані в однаковому локусі гомологічних хромосом і які відповідають за різний прояв однієї ознаки, називають алельними генами або алелями.

Характеристика ознаки може бути однаковою або різною, тобто, у одному локусі на кожній гомологічній хромосомі можуть знаходитися однакові або різні алельні гени. Наприклад, гени, які відповідають за прояв такої ознаки, як колір очей, розташовані у одному локусі гомологічних хромосом. Але вони можуть нести різний прояв цієї ознаки — колір очей може бути сірими чи карими. “Сірий” і “карий” — це і є алельні гени.

☑ У випадку, коли обидва алельні гени гомологічних хромосом несуть однаковий прояв ознаки, ми говоримо про гомозиготну особину, а коли різний — гетерозиготну.

Як правило, у гетерозиготному стані одна з ознак подавляє прояв іншої.

☑ Ознаку, яка проявляється і у гомозиготному і у гетерозиготному стані називається домінантною, а ознака, яка проявляється лише у гомозиготному стані, називають рецесивною.

Так, наприклад, карий колір очей — це домінантна ознака, а сірий — рецесивна. Отже, коли у обох батьків карі очі, то у дітей вони також будуть карими. Коли у одного з батьків очі карі, а у другого — сірі, то у дітей вони будуть карими. Сірий колір очей можливий лише у обох сірооких батьків. Звісно, всі ці судження можуть застосовуватись лише у випадку гомозиготності генів у батьків та відсутності мутацій, тобто змін генів. Вони також неприпустимі у випадку, коли ознаку формує декілька генів.

☑ Бувають випадки, коли гетерозиготне сполучення алельних генів призводить до прояву проміжної форми ознаки. Це неповне домінування.

У селекції при схрещуванні є загальноприйняті позначення для різних особин, які беруть у ньому участь. Ті особини, які схрещуються, називають батьківськими особинами, або просто батьками (P). Мати (особина жіночої статі) позначається значком “дзеркало Венери” (+), а батько (особина чоловічої статі) — значком “щит Марса” (>). Особини, які народжуються в результаті схрещування батьківських особин, називають гібридами першого покоління (F_1). Відповідно, їх діти будуть гібридами другого покоління (F_2) і так далі.

Статистичні закономірності успадкування

Основоположником сучасних уявлень про кількісні закономірності спадковості вважають чеського натураліста Г. Менделя (1822 — 1884). Думати про те, що він був самим першим, хто працював у цій галузі, було б невірно. Наприклад, ще у 1814 р. лондонський лікар Дж. Адамс опублікував “Трактат про можливі спадкові властивості хвороб”. У цій роботі Адамс вірно з генетичного погляду поділив спадкові хвороби на дві групи:

- “спадкові” — ті, що безпосередньо передаються від батьків дітям;
- “сімейні” — ті, що не передаються безпосередньо, але часто зустрічаються у різних поколіннях і у різних представників цієї родини.

Крім наведеної праці Дж. Адамса, було зроблено і опубліковано значну кількість інших спостережень за успадкуванням оз-

нак. Але лише Г. Менделю, завдяки вдалому методичному підходу, вдалося виявити чіткі кількісні закономірності цього процесу:

- по-перше, він вибрав для дослідів горох, самозапилюну рослину, у якої, шляхом видалення маточок і тичинок, можна було проконтролювати запилення;

- по-друге, він першим почав проводити спостереження не за успадкуванням взагалі, а за передачею з покоління у покоління однієї конкретної ознаки;

- по-третє, досліди проводилися відразу з дуже великою кількістю рослин.

Останнє положення виділяє роботи Г. Менделя серед інших ранніх праць генетиків, тому що воно відображає всю сутність кількісних законів успадкування.

☑ Генетичні закономірності носять статистичний характер, тобто вони показують ймовірність успадкування тієї чи іншої ознаки.

Для того, щоб краще зрозуміти сутність статистичних законів, згадаймо про розподіл особин за статтю.

☑ Група носіїв ознак у статистиці має назву вибірки.

Всі ми добре знаємо, що кількість чоловіків і жінок на планеті практично однакова. Це достатньо велика вибірка. Але коли ми будемо порівнювати цю кількість у групах з незначною чисельністю (мала вибірка), то ці закономірності можуть порушуватися. Добре відомо, що є сім'ї, де народилися лише дівчатка, а є сім'ї з єдиною жінкою – мамою. Але, навіть у випадку великої вибірки, можуть бути відхилення від ймовірнісного розподілу. Це відбувається тоді, коли у дію вступає якийсь додатковий направляючий фактор. Всі ви добре пам'ятаєте пісеньку про місто наречених Іваново. Тут переважало жіноче населення через те, що саме жінки працювали на ткацькому виробництві. Навіть у вищому навчальному закладі є групи, у яких хлопців значно більше, ніж дівчат. Бо вони навчаються “чоловічим” спеціальностям.

Коли ми говоримо про те, що якась ознака може успадковуватися у відношенні 1 до 10 (1/10), то це означає не те, що вона

проявиться у кожній десятій особини, а те, що ймовірність її прояву у 10 разів більша, ніж у альтернативної ознаки. Проявляється ця ймовірність лише при значній кількості повторностей.

Крім величини вибірки, на статистичні характеристики впливають також особливі правила розрахунків:

☑ Правило множення ймовірностей – ймовірність того, що дві незалежні події співпадуть, дорівнює добутку ймовірностей кожної з них.

Наприклад, коли ми підкидаємо монетку, то ймовірність того, що вона впаде цифрою доверху становить 1/2. Для іншої монетки така ймовірність також 1/2. Обидві події не залежать одна від одної. Коли ми будемо підкидати дві монетки, то ймовірність того, що вони обидві впадуть цифрами доверху буде:

$$\frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} = \frac{1}{4},$$

☑ Правило складання ймовірностей: ймовірність того, що відбудеться одна з взаємовиключаючих подій, дорівнює сумі ймовірностей кожної з цих подій.

Наприклад, коли кидати кості (кубик з цифрами на ребрі), то ймовірність того, що випаде будь-яка цифра, складає 1/6. А ось ймовірність того, що випаде чи “2”, чи “5” дорівнює сумі ймовірностей:

$$\frac{1}{6} + \frac{1}{6} = \frac{1}{3},$$

Таким чином, всі закономірності спадковості мають статистичний характер. Вони проявляються лише при достатній кількості повторностей і підкоряються правилам статистичних розрахунків.

Закони класичної (менделівської) генетики

Г. Мендель проводив свої дослідження на невеличкому клаптику землі, який трохи перевищував дві з половиною сотки. Його дослідження тривали довгий час. Г. Мендель працював не тільки з горохом, але й з іншими рослинами (трьома видами квасолі, двома видами левкоїв і нічною красунею).

На жаль, з часом досліди Г. Менделя забулися. Але потреба у знанні точних законів успадкування залишилася. Роботи у цьому напрямку продовжилися. У 1900 році, майже через 15 років після смерті дослідника, його закони були відкриті повторно. Це зробили, незалежно один від одного, троє вчених – Г. де Фріз у Голландії, К. Корренс у Німеччині і Е. Чермак у Австрії. Пізніше, коли вони знайшли документи, з яких випливало, що закони спадковості були відкриті за 35 років до них, ці вчені визнали пріоритет Г. Менделя.

На честь першовідкривача, закони класичної генетики називають законами Менделя. Відомо декілька різних формулювань цих законів.

☑ Закон одноманітності гібридів першого покоління:

при схрещуванні домінантної і рецесивної гомозиготних особин у першому поколінні всі особини будуть однаковими – гетерозиготними.

☑ Закон розщеплення (закон чистоти гамет):

при схрещуванні гетерозиготних особин відбувається розщеплення ознак у співвідношенні 3 : 1 за фенотипом і 1 : 2 : 1 – за генотипом.

Тобто, 75% потомства буде проявляти домінантні ознаки, а 25% – рецесивні. Серед особин, які несуть домінантну ознаку, 1/3 буде гомозиготною за цією ознакою, а 2/3 – гетерозиготною. Зрозуміло, що це не чисельні співвідношення, а характеристика вірогідності прояву ознаки.

☑ Закон незалежного успадкування:

у випадку наслідування різних ознак, кожна з них буде успадковуватися незалежно одна від одної.

У випадку дигібридного схрещування (тобто за двома незалежними ознаками) розщеплення матиме вигляд 9 : 3 : 3 : 1.

У зв'язку з тим, що за зовнішніми ознаками неможливо визначити, який генотип має особина, у якій проявляється домінантна ознака, використовують спеціальний прийом.

☑ Аналізуюче схрещування – це схрещування особини з невідомим генотипом з гомозиготною за рецесивною ознакою особиною.

У випадку, коли всі гібриди матимуть домінантну ознаку, ми можемо стверджувати, що невідомий генотип був гомозиготним. Коли 50% нащадків матимуть домінантну, а 50% – рецесивну ознаку, то невідомий генотип був гетерозиготним. Ймовірність 1/2 досить висока, тому цей прийом визначення невідомого генотипу достатньо ефективний.

Закони Г. Менделя розкрили дискретну, корпускулярну природу спадковості. Вони мають універсальний характер і справджуються у випадку статевого розмноження диплоїдних організмів. Але вважати їх абсолютно універсальними було б невірно. Закони класичної генетики мають певні обмеження. Для виявлення законів Г. Менделя необхідні:

- гомозиготність похідних форм;
- утворення у гібридів гамет всіх можливих типів у відповідних співвідношеннях, що забезпечується правильним протіканням мейозу;
- однакова життєздатність гамет всіх типів, рівна ймовірність зустрічі будь-яких типів гамет при заплідненні;
- однакова життєздатність всіх типів зигот.

Порушення цих умов може призвести або до відсутності розщеплення у другому поколінні гібридів, або до викривлення співвідношення різних генотипів і фенотипів. Наприклад, успадкування особливої групи крові у людини резус-фактора підкоряється законам Менделя. Здавалося б, 74% людей повинні бути резус-позитивними, а 25% - резус-негативними. Але насправді таке співвідношення становить 85% до 15%. Причина полягає у наявності резус-конфлікту між матір'ю та плодом. (детальніше по це в підрозділі „Генетика людини”).

Зверніть увагу, що всі менделівські закони справедливі лише у випадку повного домінування. Коли домінування буде неповним, то гетерозиготна форма матиме проміжний вигляд і потреби у аналізуючому схрещуванні не буде. Ще одним обмеженням є випадок, коли якісь ознаки успадковуються разом. У цьому випадку буде порушуватися закон незалежного успадкування. Існує група ознак, яка кодується значною кількістю генів. Це так звана по-

лігенна спадковість. Зрозуміло, що у цьому випадку буде порушуватися закон чистоти гамет.

Незважаючи на існування окремих обмежень, закони спадковості, відкриті Г. Менделем, залишаються основними законами мірностями природи.

Хромосомна теорія спадковості та її цитологічні основи

Закони, сформульовані Г. Менделем, були результатом копійних дослідів та уважних спостережень. Але рівень розвитку тогочасної біологічної науки не дозволяв пояснити механізми успадкування ознак. Як з'ясувалося пізніше, наведені статистичні закономірності успадкування і розподілу ознак можливі тому, що вони відповідають цитологічним основам спадковості. Вже на початку 80-х років XIX століття В. Ру, О. Гертвіг, Е. Страсбургер, а також А. Вейсман висунули ядерну теорію спадковості. На початку 20-го століття вона переросла у хромосомну теорію спадковості, яку вперше висунули Т. Бовері (1902–1907 роки) і У. Сеттон (1902–1903 роки). Детально ця теорія була викладена у працях видатного американського генетика, лауреата Нобелівської премії Т. Моргана (1866–1945) та його учнів.

☑ У відповідності до хромосомної теорії спадковості, спадкові фактори локалізовані у хромосомах клітин. Перенесення ознак з покоління у покоління — це результат передачі від організму до організму хромосом. Гени, які відповідають ознакам, розташовані на хромосомах дискретно, лінійно і неперервно.

Сучасні уявлення про молекулярні механізми успадкування підтвердили постулати хромосомної теорії. Спадкова інформація, закодована за допомогою триплетного коду на молекулі ДНК, передається, у найпростішому випадку, з покоління у покоління як цілісна одиниця.

З хромосомної теорії можна зробити важливі висновки:

- закони Г. Менделя завжди будуть виконуватися лише для тих ознак, які розташовані на різних хромосомах;
- завжди разом успадковуються лише ті ознаки, гени яких знаходяться на одній хромосомі.

Хромосомною теорією спадковості було встановлено, що гени, які локалізовані на одній хромосомі, становлять одну групу зчеплення і передаються разом. Число груп зчеплення співпадає з гаплоїдним числом хромосом. Явище зчепленого успадкування було відкрито у 1910–20 роках XX століття групою дослідників під керівництвом Т. Моргана. На той час уже було відомо, що переносником спадкових ознак, їх матеріальним носієм є хромосоми. Біологи ще не знали суті процесів передачі спадкової інформації і ролі ДНК, але це не завадило Т. Моргану висунути теорію, яка б пояснювала механізми спадковості. Зчеплене успадкування ознак може порушуватися внаслідок перехрещення хромосом. При статевому розмноженні можливі випадки, коли гомологічні хромосоми обмінюються однаковими ділянками.

☑ Кросинговер (перехрещення хромосом) — це обмін окремими ділянками між гомологічними хромосомами, який виникає у мейозі під час їх злиття.

Зчеплення генів і кросинговер, детально досліджені Т. Морганом у дрозофіли, дозволили побудувати карту хромосом.

☑ Хромосомна (генетична) карта — це графічне зображення послідовного розташування генів у лінійному порядку в хромосомах з зазначенням відстані між ними.

Побудова хромосомної карти — це кропітка і складна праця. Її будують, враховуючи те, що ймовірність кросинговеру тим вища, чим далі один від одного знаходяться гени на хромосомі. Одиниця відстані між генами на карті називається морганіда. Одна морганіда відповідає одному відсотку частоти кросинговеру. На сьогодні такі карти побудовані для деяких хромосом окремих експериментальних живих організмів. Наприклад, детальні хромосомні карти складено для дрозофіли. У людини найкраще вивчено розташування генів у X-хромосомі.

Цитоплазматична спадковість

Основна генетична інформація у еукаріотів знаходиться у ядрі. Це ядерна спадковість. Наявність деякої кількості спадкового матеріалу у цитоплазмі визначає цитоплазматичну спадковість.

☑ Вся сукупність генів, розташованих у цитоплазматичних (позаядерних) молекулах ДНК (мітохондріальна і пластидна ДНК тощо), називається плазмоном.

Цитоплазматична спадковість не підкоряється законам Г. Менделя. У процесі запліднення цитоплазматичні структури, а разом з ними і відповідні генетичні одиниці, успадковуються, головним чином, від материнського організму. Такий тип успадкування був вперше описаний К. Корренсом у 1908 році на прикладі ознаки барвистих листків у рослин. Безбарвні плями на листках з'являлися внаслідок мутацій у хлоропластах. Вони передавалися у спадок лише по материнській лінії.

Іншим прикладом цитоплазматичної спадковості можуть бути захворювання людини, викликані змінами мітохондріальних ДНК. Відомо близько 100 таких захворювань, природу яких чітко встановили лише у 80-х роках ХХ століття. Наприклад, нейроофтальмопатія Лебера, внаслідок якої настає двохстороння втрата зору. Або відстрочена кардіопатія, при якій, внаслідок генетично зумовленого порушення синтезу АТФ у мітохондріях серцевого м'яза, відбувається поступова загибель клітин серця.

В останній час висувається навіть гіпотеза, що старіння може бути пов'язане з поступовим накопиченням різних дефектів у цитоплазматичному спадковому апараті. Це порушує механізми клітинного дихання і, відповідно, викликає дегенеративні процеси у організмі.

Генотип і довкілля

Живі істоти не можуть функціонувати поза середовищем свого існування. Різноманітні фізичні й хімічні властивості довкілля впливають на генетичні властивості живих організмів, викликаючи відповідні морфологічні і фізіологічні зміни. У сучасному світі до природних абіотичних чинників, таких як температура, природний радіаційний фон тощо, добавилися екологічні впливи антропогенного походження. Більшість цих ефектів здатна викликати не лише зовнішні та внутрішні зміни у даного організму, але і вплинути на його спадковий апарат. Зміни у генетичному апараті на-

зивають мутаціями. Саме мутації, як природного, так і антропогенного походження, є головною рушійною силою еволюції.

Мутації та мутагенез

Однією з головних особливостей світу живих організмів є різноманітність. Джерело такої різноманітності – еволюційний процес.

☑ Еволюційний процес (еволюція) – це довготривале пристосування живих організмів до умов навколишнього середовища.

Вся система еволюційних поглядів, включаючи теорію еволюції, різноманітні еволюційні гіпотези, історію еволюційної думки, методи вивчення еволюційного процесу складають еволюційне вчення. У сучасному еволюційному вченні розрізняють дві складові еволюційного процесу:

- макроеволюція – це еволюційні процеси, які протікають на рівнях вище видового.
- мікроеволюція – це еволюційні зміни, які відбуваються на видовому рівні.

Еволюційні пристосування виражаються у морфологічних та функціональних змінах організму та його нащадків. Вони є джерелом важливого біологічного явища – видоутворення. Коріння еволюційних перетворень знаходиться у змінах генетичного матеріалу, а саме у послідовності нуклеотидів ДНК.

☑ Мутації (від лат. *mutatio* – зміна) – це раптові стрибкоподібні зміни генетичного матеріалу, які викликають зміни тих чи інших ознак організму.

Основи вчення про мутації були закладені Г. де Фрізом у 1901 році, а їх молекулярні механізми з'ясувалися у подальших дослідженнях молекулярних генетиків. Існують різні класифікації мутацій. Вони можуть поділятися на спонтанні (природні) та індуковані (штучні). Спонтанні мутації виникають як результат помилок при відтворенні генетичної інформації. Це пов'язано з тим, що реплікація не відбувається з абсолютною точністю, а репараційні механізми нездатні до абсолютної ефективності. Індуковані мутації виникають внаслідок того, що різні фізичні або хімічні фактори порушують нормальний процес реплікації, репарації або поділу

клітин. Крім того, розрізняють летальні (які викликають загибель мутанта), сублетальні, нейтральні і корисні мутації. Коли мутації відбуваються у соматичних клітинах, то їх називають соматичними, а коли у статевих, то генеративними. В залежності від особливостей прояву мутації можуть бути морфологічними (зміна у будові), фізіологічними (зміна у функціях) та біохімічними (зміна на молекулярному рівні). За ступенем зміни генетичного матеріалу розрізняють два види мутацій:

- генні;
- хромосомні;
- геномні.

☑ Генні мутації – зачіпають одну або декілька пар нуклеотидів у одному гені.

Ці мутації неможливо побачити, виявити їх можна лише за допомогою безпосереднього аналізу нуклеотидних послідовностей ДНК.

☑ Хромосомні мутації (аберації хромосом) – це зміни у розмірі або будові хромосом.

Вони одночасно зачіпають групу генів. Досить часто їх можна виявити на препаратах мітотичних хромосом.

☑ Геномні мутації – це кратні або некрратні зміни кількості хромосом (зміни каріотипу).

Вони виникають внаслідок порушення розходження хромосом під час мейозу.

Генні мутації поділяють на два типи:

- зміна основ;
- зсув рамки зчитування.

Зміна основ полягає у заміні одного нуклеотиду на інший. Вона може бути викликана як фактичною заміною, пов'язаною з неправильним комплементарним спарюванням, так і самочинним хімічним перетворенням одного нуклеотиду в інший (наприклад, урацилу в цитозин). Окремий випадок – це інверсія, тобто поворот на 180° сегмента ДНК. Зсув рамки зчитування, у свою чергу, може бути за рахунок випадіння нуклеотидів (делеція), або вставки нуклеотидів (інсерція). Проілюструвати основні типи генних мутацій можна за допомогою досить простого прикладу (рис. 1.65).

Тип мутації	Приклади
Норма	→ Мутаційний
Заміна основ	→ Мутаційний
Делеція	→ Мутаційний
Вставка	→ Мутаційний

Рис. 1.65. Основні типи генних мутацій

Хромосомні та геномні мутації також можна поділити на групи (табл. 1.29). Досить часто зміна будови хромосом викликає зміну їх форми або кількості. Прикладом таких мутацій може бути поява хромосом з двома центромерами, хромосом кільцеподібної форми та хромосом без центромери. Після делеції на кінцевих ділянках хромосоми з'являються так звані „липкі” кінці. Вони здатні з'єднуватися між собою на одній хромосомі, утворюючи кільцеві аберації, або на різних хромосомах, утворюючи дицентрики. Такі аберації порушують нормальне розходження хромосом при поділі клітин. Фрагменти хромосом, які не мають центромери, при поділі клітин втрачаються.

Таблиця 1.29

Основні типи хромосомних та геномних мутацій

Зміни у структурі хромосом (хромосомні аберації)	
Делеція – втрата ділянки хромосоми	Мутагенез – Мутгенез
Дуплікація – кратне повторення ділянки хромосоми	Мутагенез – Мутагенез
Інверсія – зворотнє розташування ділянки хромосоми	Мутагенез – Мутагенез
Транслокація – обмін між негомологічними ділянками	Мутагенез – Мутація = Мутагенез – Мутанез
Зміни кількості хромосом (геномні мутації)	
Центричне злиття	Дві негомологічні хромосоми зливаються в одну
Центричний розділ	Одна хромосома поділяється на дві
Анеуплоїдія	Відсутність хромосоми у хромосомному наборі
Моно(полі)плоїдія	Число наборів хромосом відрізняється від двох

☑ Захворювання людини, викликані геномними або хромосомними мутаціями, називаються хромосомними хворобами.

Зміна будови та кількості хромосом призводить до порушення збалансованості набору генів і може викликати відхилення від нормального розвитку ембріонів. Чим більша частина хромосомного матеріалу зазнала мутаційного впливу, тим раніше проявиться захворювання, а порушення фізичного та психічного розвитку будуть вагомішими. Наслідком глибоких мутаційних змін може стати загибель ембріону або плоду. Проблемами, пов'язаними з хромосомними хворобами переймається медична генетика (див. підрозділ „Генетика людини”).

Мутації властиві всім живим організмам. Виникнення спадкових змін має назву мутагенезу.

☑ Мутагенез — це процес виникнення мутацій, який відбувається спонтанно (самовільно) або під дією різноманітних факторів, які мають назву мутагенів.

Спонтанний мутагенез — це природне явище, яке відбувається з постійною швидкістю. Причиною природного мутагенезу можуть бути як фактори зовнішнього середовища, так і фізіологічні та біохімічні зміни в організмі. Спонтанні зміни генетичного апарату служать матеріалом для еволюційного процесу. Деякі ділянки ДНК особливо чутливі до зовнішнього впливу. Їх називають “гарячі точки”.

☑ У “гарячих точках” частота спонтанних мутацій значно вища, ніж у всієї ДНК та у її інших ділянках.

Штучний мутагенез викликається різноманітними впливами. Вони можуть бути індуковані цілеспрямованими (експериментальні мутації), або випадковими (забруднення довкілля мутагенами) діями.

☑ Мутагени — це фактори різної природи, які впливають на геном і зумовлюють мутації, частота яких перевищує рівень спонтанних мутацій.

Зміни генетичного матеріалу в клітинах можуть бути викликані фізичними, хімічними та біологічними факторами різної природи.

☑ Будь-який зовнішній вплив на тонкі і складні процеси, пов'язані з зберіганням, реалізацією і передачею спадкової інформації, може викликати мутацію.

До фізичних мутагенів відносяться всі види іонізуючого випромінювання (гамма-, рентгенівське, нейтронне тощо), ультрафіолетове випромінювання, високі і низькі температури та деякі інші. Наприклад, за попередніми розрахунками, доза іонізуючого опромінення у 1 Гр викликає у чоловіків від 1000 до 2000 мутацій з серйозними фенотипними наслідками на кожен мільйон живих немовлят. У жінок ця кількість дещо нижча — 900 мутацій.

До хімічних мутагенів належать різні речовини — агрохімікати, алкалоїди, чужерідні ДНК і РНК та багато інших сполук. Деякі речовини, які називають супермутагенами (наприклад, нітрозопохідні сечовини), здатні збільшити частоту мутацій у сотні разів.

До біологічних мутагенів відносять токсини бактерій, продукти життєдіяльності паразитичних організмів, віруси. Наприклад, мутагенною дією вірусів пояснюють деякі злоякісні новоутворення.

Підвищення частоти індукованих мутацій тісно пов'язане з різноманітним забрудненням довкілля, яке набуло особливо небезпечних масштабів у останні десятиліття ХХ століття. Глобальні екологічні катастрофи, такі як, наприклад, аварія на Чорнобильській АЕС, неконтрольоване застосування пестицидів тощо, суттєво вплинули на нестабільність геномів живих організмів різних рівнів організації.

Взагалі, дивним є не факт мутації, а навпаки — її відсутність. Стабільність генетичного механізму пов'язана з тим, що більша частина його пошкоджень виправляється спеціальними ферментами.

☑ Процес виправлення пошкоджень генетичного матеріалу у клітині називають репарацією.

Репаративні властивості має ДНК-полімераза, яка здатна повернутися на декілька нуклеотидів і виправити помилку — заміну одного нуклеотиду іншим. Ось чому такий вид мутацій у 4 рази менш поширений, ніж мутація за типом зсуву рамки зчитування. До репаративних відносять також лігазу та деякі інші ферменти.

Модифікаційна мінливість

Мінливість — це відмінності між батьківськими формами і потомством або між особинами у межах одного виду. Саме вона забезпечує краще пристосування до умов середовища.

☑ Зміни генотипу, викликані спонтанними та індукованими мутаціями, називають мутаційною мінливістю.

Мутаційна мінливість передається у спадок. Але, навіть при відсутності мутацій, організми одного і того ж виду відрізняються один від одного. Ми добре знаємо, якщо домашніх тварин гарно годувати, то вони будуть більшими, ніж ті, яких недогодовують. Але теля від добре вгодованої корови не успадковує цю властивість від матері. Його вага буде залежати від того, наскільки повноцінним і збалансованим буде раціон.

☑ Мінливість, яка залежить від умов зовнішнього середовища і не передається у спадок, називають модифікаційною мінливістю.

Але з реального життя добре відомо, що вплив умов середовища має обмеження. Скільки не годуй козу, вона не виросте більшою за корову.

☑ Певні межі для модифікаційної мінливості фенотипу, закладені у генотипі, називають нормою реакції.

Норма реакції, як і інші генетичні закономірності, є статистичним поняттям. Вона підкоряється статистичному закону нормального розподілу, згідно з яким найчастіше зустрічається середнє значення показника (рис. 1.66, 1). Побудова такої залежності має важливе значення. Сама форма кривої нормального розподілу відображає, певною мірою, умови існування даної популяції. Занадто пологою крива відповідає відносно невеликій кількості особин з середнім значенням ознаки (рис. 1.66, 2). Це вказує на досить різноманітні умови, у яких знаходиться дана популяція. Велика кількість особин з середнім значенням ознаки проявиться у високій і вузькій кривій (рис. 1.66, 3). Це говорить про відносну сталість умов існування. Зсув максимуму відносно центру свідчить про наявність якогось направленного впливу на популяцію (рис. 1.66, 4). Поява двох максимумів

свідчить про початок видоутворення. Таким чином, характеристики розподілу кількості особин, залежно від значення ознаки і форми кривих розподілу, важливі не лише у біологічних, але і у екологічних дослідженнях.

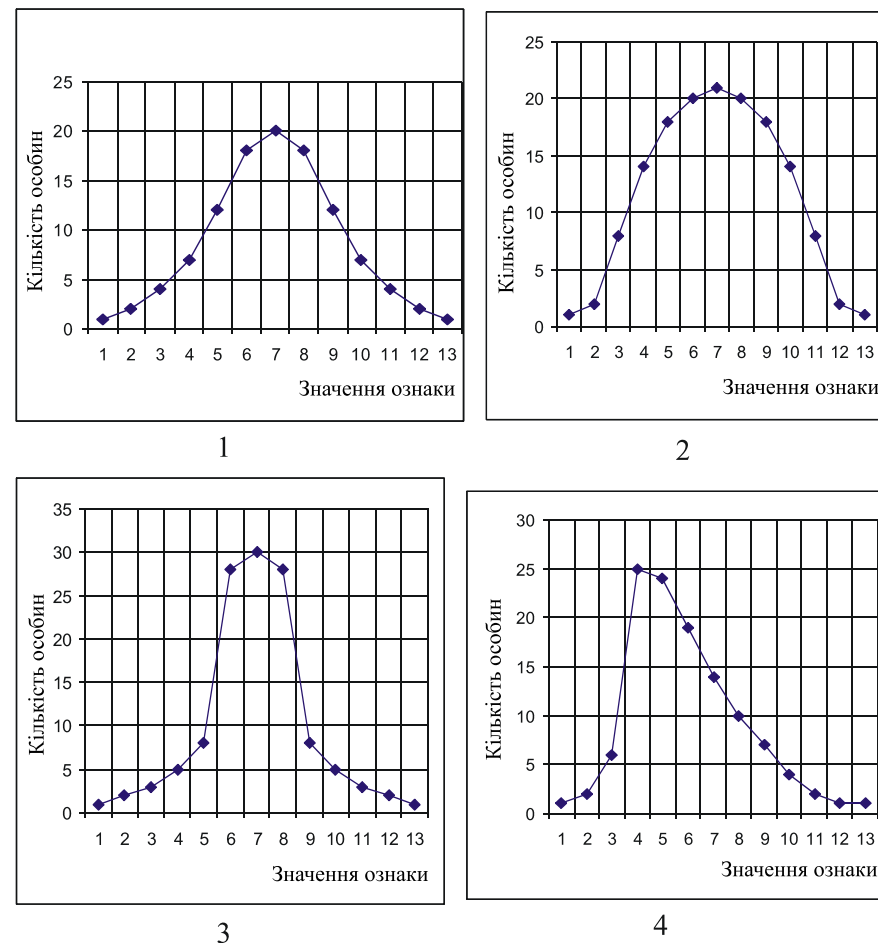


Рис. 1.66. Розподіл кількості особин залежно від значення ознаки (норма реакції) за різних екологічних умов.
Пояснення у тексті.

Генетика статі

У попередніх розділах ми говорили, що набір хромосом у соматичних клітинах будь-якого багатоклітинного організму гомологічний, тобто у кожній хромосомі є її копія — пара. Але коли уважно приглянутися до хромосом різностатевих організмів, то стає помітним, що одна пара хромосом відхиляється від цього правила.

☑ Негомологічну пару хромосом називають статевими хромосомами, а пари гомологічних хромосом — соматичними хромосомами або аутосомами.

У самців ссавців одну із статевих хромосом називають X-хромосомаю, а друга — Y-хромосомаю. У самок дві X-хромосоми. Стать передається за менделівськими законами. У цьому випадку X-хромосома поводить себе як рецесивна, а Y-хромосома — як домінантна ознака. У зв'язку з тим, що схрещуватися можуть лише особини різної статі, то варіант гомозиготної домінантної особини просто неможливий. Гетерогаметність чоловічої статі характерна для більшості хребетних, багатьох комах та інших безхребетних, дводольних рослин. Але можливий і інший випадок — гетерогаметними є особини жіночої статі. Це характерно для птахів, метеликів, деяких риб. А ось у бджіл та мурах зовсім інший механізм визначення статі. У цих організмів немає статевих хромосом. Їх самки — це диплоїдні особини, а самці розвиваються з незапліднених яєць і тому гаплоїдні.

У випадку, коли жіночі особини мають подвійну кількість X-хромосом, інформація, яку вони несуть, повторюється двічі. Але коли обидві X-хромосоми знаходяться у активному стані, то це смертельно для організму. Тому одна з X-хромосом у ембріональному періоді стає неактивною. Така неактивна хромосома конденсується, утворюючи тільця Барра. Саме наявність цих тілець дає змогу ідентифікувати стать зародка на дуже ранніх етапах ембріогенезу.

Яким саме чином статеві хромосоми визначають стать детально не з'ясовано. Але очевидно, що статеві гени зберігаються саме на статевих хромосомах. Крім того, встановлено, що експресія статевих ознак тісно пов'язана зі статевими та іншими гормонами.

Виявилось, що статеві хромосоми не лише визначають стать. Є ознаки, які не мають ніякого відношення до статевих відмінностей, але проявляються лише у особин однієї статі. Види, у яких чоловіча стать є гетерогаметною, ознака, зчеплена зі статтю, проявляється у особин чоловічої статі, а її носіями є особини жіночої статі. Характер успадкування ознак, зчеплених зі статтю, міняється на протилежний, коли гетерогаметною є жіноча стать.

Досить часто найвизначніші відкриття робляться тоді, коли аналізуються відхилення від очікуваних результатів досліджень. Саме завдяки такому аналізу Т. Морган і його учень К. Бріджес відкрили цікаве явище. Вони проводили свої дослідження на класичному для генетиків об'єкті — плодовій мушці дрозофілі (*Drosophila melanogaster*). Ця малесенька комашка, довжина тіла якої близько 2 мм і маса близько 1 г, має жовто-коричневе тіло і червонясті очі. Вона є дуже зручним об'єктом для генетичних досліджень, адже швидко розмножується, дає численне потомство і зовсім невибаглива до умов існування. У дрозофіли лише 4 пари хромосом, які зараз дуже добре вивчені. Морган і Бріджес схрещували мушку з білими очима (рецесивна ознака) з мушкою з червоними очима (домінантна ознака, так званий “дикий тип”). Виявилось, що результати схрещування не завжди співпадають з менделівськими законами успадкування. Якщо червонооокими були самки, а білооокими самці, то у першому поколінні гібридів, на перший погляд, ніяких відхилень від очікуваних результатів не було. У другому поколінні, начебто, відбулося розщеплення 3 : 1. Але вчені звернули увагу, що білооокими були лише самці. А ось у випадку червонооких самців та білооких самок відхилення від очікуваних результатів починалися вже у першому поколінні. Всі самки були червонооокими, а всі самці — білооокими. У другому поколінні гібридів половина самок і половина самців мали червоні очі, а половина — білі. Такі незвичні результати вдалося пояснити лише тоді, коли припустили, що ознака кольору очей знаходиться на X-хромосомі.

☑ У випадку, коли ген знаходиться на статевій хромосомі, ознака, яку він визначає, буде проявлятися лише у особин однієї статі. Це явище називають успадкуванням, зчепленим зі статтю.

Механізм зчепленого зі статтю успадкування зустрічається у всіх тварин і рослин. У людини відомо близько 150 таких ознак. Класичним прикладом є успадкування нащадками англійської королеви Вікторії (1819–1901) такої важкої хвороби, як гемофілія. Серед предків цієї королеви гемофілія невідома, тому вважають, що дефектний алель виник у одного з батьків королеви Вікторії. У королеви Вікторії було багато дітей. Один з її синів та дві дочки розповсюдили цю хворобу серед багатьох знатних родин Європи. Цариця Олександра, дружина останнього російського царя Миколи II, була внучкою королеви Вікторії. Вона передала ген гемофілії своєму синові — царевичу Олексію. Саме від цієї хвороби лікував царевича скандально відомий Григорій Распутін. Цікаво, що король Едуард VII, який успадкував британський трон, не отримав у спадок дефектного гена, тому британська королівська династія не була жертвою цієї хвороби. Іншою хворобою, яка зчеплена зі статтю є дальтонізм — нездатність людиною розрізняти деякі кольори. Вона також проявляється лише у чоловіків, а носіями є жінки.

Таким чином, як ми вже зрозуміли, X-хромосома — це не лише статева ознака, але й місце розташування важливих генів. А що ж знаходиться на Y-хромосомі? Більшість генів, які знаходяться на X-хромосомі, на Y-хромосомі відсутні. На Y-хромосомі людини відомі 3 гени. Один з них впливає на сумісність тканин, другий — на розмір зубів. Третій з відомих генів відповідає за формування чоловічих статевих залоз — сім'яників.

У людини наявність Y-хромосоми — необхідна умова прояву чоловічої статі. У випадку її відсутності розвивається жіночий фенотип. Така хвороба називається синдромом Тьорнера. Вона зустрічається з частотою 1 на 5000 живих немовлят. У хворих є лише одна X-хромосома, тобто ми маємо справу з моносомією по статевій хромосомі. Такі хворі мають низький зріст, деформовану грудну клітку. Вони стерильні. Зазвичай ця важка вроджена вада не зв'язана з відставанням у розумовому розвитку. Зміна кількості X-хромосом на більшу ніж два також ні до чого хорошого не приводить. З частотою 1/700 зустрічаються випадки поліплоїдії по X-хромосомі. Для цих жінок характерна знижена здатність до народ-

ження дітей і, як правило, розумова неповноцінність. У випадку наявності у геномі не менше, ніж однієї Y-хромосоми і поліплоїдії по X-хромосомі народжуються чоловіки. Ця хвороба відома як синдром Клайнфельтера і зустрічається з частотою 1/500. Такі хворі стерильні і часто розумово неповноцінні. У випадку генотипу XYY розвиваються нормальні чоловіки. Така поліплоїдія зустрічається з частотою 1/1000.

Генетика людини

Генетика людини досліджує особливості успадкування різних ознак у людей. Дослідження спадковості людини нероздільні від вирішення етичних, моральних і соціальних проблем. З одного боку, у цивілізованому суспільстві людина не може бути предметом експериментальних маніпуляцій. А з іншого, лише завдяки генетичним дослідженням настане можливість розв'язати проблеми спадкових і метаболічних хвороб. Для цього необхідно виявити причини і механізми виникнення цих захворювань. Але генетика людини це не лише успадкування різних відхилень, але і проблеми передачі ознак у спадок, роль природного і соціального середовища у їх прояві.

Генетика людини є науковою базою для медичної генетики. Завданням останньої і є виявлення та профілактика спадкових хромосомних і молекулярних хвороб. Відомий фізіолог академік І. П. Павлов вважав: “Наші лікарі повинні як азбуку знати закони спадковості... Втілення у життя наукової істини про закони спадковості допоможе позбавити людство від багатьох скорбот і горя”. Важливий вклад у розуміння особливостей успадкування різноманітних ознак у людини вніс закон гомологічних рядів М. І. Вавилова. Згідно з цим законом, мутації, які зустрічаються у тварин, мають спостерігатися і у людини. І навпаки, мутації, подібні до спадкових хвороб людини, мають бути представлені і у тваринному світі. Це положення значно розширило експериментальну базу медичної генетики. Одним з основоположників медичної генетики був наш співвітчизник С. М. Давиденков (1880 — 1961), який розробив методи медико-генетичного консультування і впровадив їх у роботу медичних закладів. Тепер медико-генетичні консуль-

тації — це обов'язкові підрозділи обласних поліклінік. Тут можна отримати пораду щодо можливих проблем і ризиків спадкових і метаболічних захворювань.

Успадкування груп крові у людини

Групи крові — це спадкова ознака, яка супроводжує людину все життя. Вони формуються на ранніх етапах ембріонального розвитку. Груп крові у людини досить багато. Але у практиці переливання крові, при трансплантації органів і тканин, у судовій медицині важливе значення мають два основних види груп крові:

- резус-фактор;
- система OAB.

У випадку резус-фактора ми маємо справу зі звичайним менделівським успадкуванням. Встановлено, що три зчеплені гени, які відповідають за цю ознаку, розташовані на в першій парі хромосом. Люди, у крові яких є відповідні білки (група резус-плюс), гомозиготні доміантні або гетерозиготні за цією ознакою. Люди, у яких немає білків у крові (група резус-мінус), — гомозиготні рецесивні. Тобто, ознака резус-плюс є доміантною відносно до резус-мінус. Зрозуміло, що коли обоє батьків гетерозиготні, то у дитини може проявитися рецесивна ознака. Саме тому у резус-позитивних батьків може народитися резус-негативна дитина. А коли один з батьків резус-позитивний, а другий — резус-негативний, то дитина може успадкувати будь-яку з цих двох груп. Небезпечним є випадок, коли мати резус-негативна, а майбутня дитина — резус-позитивна. У цьому випадку імунна система матері сприймає резусний білок, який виробляється плодом, як чужорідний. Відомо, що кровоносні системи матері і плода тісно пов'язані і білки крові досить легко переходять тканинний бар'єр. Антитіла проти "чужого" білка потрапляють до плоду. Іноді їх виробляється стільки, що вони можуть вбити майбутню дитину. Антитіла здатні зберігатися у організмові. Зрозуміло, що у випадку, коли у жінки негативний резус, а у чоловіка — позитивний, то кожна наступна вагітність стає все більш небезпечною для резус-позитивного плода. Серед населення Європи 85% людей резус-позитивні, а 15% — резус-негативні.

Успадкування груп крові OAB відноситься до випадку множинного алелізму. До цього часу ми розглядали випадки, коли алельні гени були лише у двох варіантах.

☑ Випадок, коли гени мають декілька (більше двох) алелей, називають множинним алелізмом. Незважаючи на наявність більше ніж двох алельних форм гена, конкретний диплоїдний організм може бути носієм лише двох алелей.

Система груп крові OAB була відкрита у 1900 р. К. Ландштейнером. Існують чотири групи крові: O (I), A (II), B (III) і AB (IV). Ці групи крові визначаються трьома алелями одного гену: I^A , I^B , і. Алелі I^A та I^B доміантні відносно алелі і, та рівноправні відносно один одного (табл. 1.30). Дані гени відповідають за утворення певних антигенів на поверхні еритроцитів та аглютининів у плазмі крові.

Таблиця 1.30

Успадкування груп крові OAB у людини

Група крові	Генотип	Антигени на поверхні еритроцитів	Аглютинини в плазмі крові
O (I)	ii	–	α, β
A (II)	$I^A i$ або $I^A I^A$	A	β
B (III)	$I^B i$ або $I^B I^B$	B	α
AB (IV)	$I^A I^B$	A, B	–

Виходячи з даних, наведених у цій таблиці, досить легко пояснити що, коли у сина друга група крові, у доньки — третя, у батька — четверта група крові, а у матері — перша, то це ще не привід для ревностів і звинувачень.

Методи медичної генетики

Медична генетика, крім загальногенетичних, використовує специфічні методи або специфічні модифікації відомих методів, які дозволяють виявляти особливості успадкування ознак у людини. До найпоширеніших методів медичної генетики відносять:

- цитогенетичний метод (спостереження за мітотичними хромосомами);

- метод родоводів або генеалогічне дерево;
- метод близнюків;
- популяційно-статистичний метод;
- методи генетики соматичних клітин;
- метод картування хромосом людини.

Хромосоми у неспіралізованому виді занадто тонкі, щоб їх можна було побачити під мікроскопом. Спостерігати за ними можна лише на стадії метафази у мітозі. Зручні методи спостереження за мітотичними хромосомами ссавців були розроблені лише у середині ХХ століття. Саме з ними пов'язують особливо інтенсивний розвиток медичної генетики. Завдяки оригінальній методиці фарбування шведські вчені Дж. Тійо і А. Леван у 1956 році встановили, що людина має 46, а не 48, як вважалося раніше, хромосом. Наступним етапом розвитку цитогенетичного методу стала розробка у 1969 році Т. Касперсоном методу диференційованого фарбування хромосом. Завдяки методам цитогенетики у 1960 році було розроблену Денверську класифікацію, у відповідності з якою кожна з аутосом людини була описана за зовнішнім виглядом і отримала свій номер. Цитогенетичний метод висвітлив природу таких відомих генетичних хвороб, як синдроми Дауна, Патау і Едварса.

Синдром Дауна (“синдром близнюків” або монголізм) — це трисомія по 21-й хромосомі. Це одне з найпоширеніших генетичних захворювань людини. Воно зустрічається у 1 з 700 живих немовлят і є причиною 4/5 спонтанних абортів. Такі хворі страждають значним відставанням у розумовому розвитку, порушенням роботи внутрішніх органів та іншими розладами. Синдром Патау зустрічається у 1 з 5000 новонароджених. Це трисомія по 13-й хромосомі. Найхарактерніші ознаки цього захворювання — “заяча губа” і “вовча пашека”. Крім того, у таких хворих серйозно порушена робота серцево-судинної і нервової системи. Вони погано бачать. Хворі діти вмирають у перші три місяці життя, іноді доживають до п'ятирічного віку. Синдром Едвардса виникає при трисомії по 18-й хромосомі. Частота захворювання близько 1/10000. У таких хворих порушення спостерігаються практично у всіх внутрішніх органах і системах, ось чому середня тривалість життя у них становить 6 місяців. Зрідка вони доживають до 10 років.

Причина цих важких генетичних недуг полягає у нерозходженні хромосом при мейозі. Ймовірність синдрому Дауна у дитини залежить від віку матері. У жінок старших 40-ка років діти з синдромом Дауна народжуються у 40 разів частіше, ніж у 20-річних. Досить часто такі мутації, як синдроми Патау і Едвардса, виникають під дією різних хімічних речовин.

Цитогенетичний метод використовують не лише для діагностики хромосомних захворювань, але і для складання карт хромосом, вивчення мутацій та хромосомного поліморфізму у популяціях.

Цілком зрозуміло, що у дослідженнях особливостей успадкування у людини звичайні генетичні методи непридатні. Тому медична генетика виділяє свій власний метод родоводів. Цей метод полягає у виявленні і ознайомленні з особливостями успадкування у представників певної родини.

Із застосуванням методу родоводів ми познайомилися на прикладі успадкування гемофілії. Іншими прикладами успадкування різних ознак є історія з реставрацією гробниці англійського аристократа Тальбота, який загинув на полі бою у ХІІ столітті. Медиків, які були присутні при відкриванні гробниці, зацікавила особливість будови руки відважного лицаря — зрощення першої і другої фаланг пальців. Справа у тому, що на цій процедурі був присутній живий представник родини Тальботів, який мав таку ж “мітку”. Як показали дослідження, ця домінуюча ознака передавалася через всі 14 поколінь, які пройшли з часу загибелі відважного лицаря. Іншим класичним прикладом стійкості успадкування окремої ознаки є знаменита “габсбургська губа” — особлива будова нижньої щелепи і губи у представників австро-угорської імператорської родини Габсбургів. Вона чітко простежується з ХІV по ХІХ ст. на портретах у королівському палаці.

Метод родоводів можна застосувати не лише до королівських родів, але й для будь-яких інших випадків. Раніше він був досить складним, але у наш комп'ютеризований час стає все більш доступним.

Ще один специфічний прийом медичної генетики називають метод близнюків. Цей метод полягає у вивченні особливостей про-

яву ознак у близнюків. Відомо, що близнюки можуть мати або 100% спільних генів (монозиготні близнюки, які розвиваються зі спільної яйцеклітини), або близько 50% спільних генів (гетерозиготні, які розвиваються з різних яйцеклітин). Американські вчені, які у 60–70-х роках ХХ століття виконали грандіозну програму щодо дослідження близнюків, які виховувалися у різних умовах, встановили вражаючі речі. Виявляється, що близнюки, які були розлучені у ранньому дитинстві і, часто навіть не знали про існування один одного, вибирали однакові або співзвучні імена своїм дітям і домашнім тваринам. Їм подобалися однакові або схожі за зовнішнім виглядом речі. Особливо вразили дослідників дві сестри, які так полюбили обручки, що носили їх по 7 штук. Але у одної з сестер це були ювелірні вироби, а у іншої – звичайна біжутерія.

За допомогою близнюкового методу було встановлено наявність спадкової схильності до таких інфекційних захворювань, як туберкульоз та поліомієліт. Можливості цього методу медичної генетики обмежуються низькою частотою народження близнюків ($1/86 - 1/88$).

За допомогою популяційно-статистичного методу вивчають спадкові ознаки у великих груп населення, у одному або у декількох поколіннях. Суттєвим засобом у цьому випадку є статистична обробка даних, застосування закону Харді-Вайнберга та інших закономірностей. Цей метод дозволяє виявляти мутаційні процеси, роль спадковості і мінливості у прояві різних ознак тощо.

Розвиток біотехнології також вніс вагомий внесок у методологію медичної генетики. Розроблені у 60-х роках ХХ століття методи вирощування у культурі соматичних клітин людини дозволили включити геном людини у групу об'єктів експериментальної генетики. Культивування (вирощування) клітин у поживному середовищі дозволяє отримувати матеріал для досліджень. Клонування (отримання потомків від однієї клітини) надало можливість вивчати особливості протікання біохімічних процесів у генетично однакових об'єктах.

Гібридизація соматичних клітин також відноситься до біотехнологічних методів. Це отримання клітин, котрі об'єднують геноми людини і інших живих організмів. Цей метод значно розвинув і просунув вперед метод картування хромосом людини.

Для того, щоб розпізнати, зрозуміти та лікувати хвороби людини, зумовлені успадкуванням дефективних генів, необхідно з'ясувати, які гени несуть відповідальність за кожне з цих порушень, в якій з 23 хромосом людини вони розташовані і як вони функціонують в складному середовищі клітини і організму. Класичний метод картування генів людини полягає у відстеженні характеру успадкування окремих ознак у даній сім'ї протягом багатьох поколінь і встановленні зчеплених ознак (тобто, тих, що лежать в одній хромосомі). У деяких випадках можливе навіть визначення, в якій саме хромосомі вони знаходяться. Такі дослідження дуже складні. Сім'ї у людей порівняно малі, час генерації дуже великий, а проводити контрольоване статеве розмноження, на якому заснований класичний генетичний аналіз організмів, неможливо. Спеціалісти з генетики людини розробили статистичні методи, що уможливили подолати деякі з цих труднощів. Але вони надзвичайно складні і необхідні значні часові та матеріальні витрати. До того ж масштаби їх застосування обмежені низькою частотою рідкісних ознак у популяції. Деякі гени взагалі неможливо вивчати шляхом сімейного аналізу, оскільки вони не мають мутантних алелей.

У 1967 році американські дослідники М. Вейс і Х. Грін вперше показали можливість використання гібридних клітин людини і миші для генетичного аналізу людини. Клітини, що при цьому утворюються, містять лише декілька людських хромосом в різних комбінаціях. Але такі хромосоми зберігають свою специфічну метаболічну активність і виробляють ті білки, гени яких знаходяться на відповідних ДНК. Досліди з гібридизації соматичних клітин у поєднанні з новими методами забарвлення хромосом і виявлення продуктів гомологічних генів від різних видів допомагають заповненню білих плям на генетичній карті людини. Більше того, генетичний аналіз людини дає інформацію не лише про локалізацію генів в хромосомах, але і про регуляцію їх вираження в клітинах. Він дозволяє розширити наші уявлення про такі медичні проблеми, як спадкові захворювання й рак, і про такі важливі біологічні проблеми, як диференціація, розвиток та еволюція. Звичайно, ці дослідження лише розпочалися. Повне картування геному людини ще попереду.

Медико-генетичне консультування

Крім перерахованих методів, медична генетика застосовує багато інших прийомів вивчення спадковості людини. Вони направлені на виявлення та профілактику виникнення спадкової патології. Адже у більшості випадків саме профілактика — головний спосіб боротьби з такими захворюваннями. У цьому важливу роль відіграє система медико-генетичного консультування.

☑ Медико-генетичне консультування — один з видів спеціалізованої медичної допомоги населенню, направлений на виявлення і діагностику спадкових захворювань та запобігання народження у сім'ї дітей з такою патологією.

Лікар-генетик використовує різноманітні методи медичної генетики для проведення генетичного аналізу і визначення генетичного ризику при прогнозі потомства.

☑ Генетичний ризик — це визначення ймовірності прояву того чи іншого спадкового фактору на основі теоретичних розрахунків, які базуються на генетичних закономірностях, або на основі результатів аналізу спадкового матеріалу.

Це допомагає батькам знайти правильне рішення по відношенню до народження дитини. Особливо велика роль медико-генетичного консультування при визначенні того, чи є вроджений дефект генетично зумовленим, чи він — результат забруднення навколишнього середовища різноманітними мутагенами. Завдяки роботі лікарів-генетиків стало можливим значне оздоровлення дітей, суттєво зменшилася ймовірність спадкової патології.

Генетика і еволюція

Те, що живі організми відрізняються один від одного, очевидно. Як і те, що ця відміна не абсолютна. Ще з античних часів робилася спроба розробити чітку систему, за якою можна було б описувати усі живі організми і всі складні взаємовідносини, які між ними існують. Величезний крок уперед у цьому напрямку було зроблено Дж. Реєм (1627 — 1705) і К. Ліннеєм (1707 — 1778). Вони створили систему класифікації однакових живих організмів по двох назвах (родовій і видовій), яку називали бінарною номенклатурою.

☑ Вид, у сучасному розумінні, — це сукупність особин, яким властива спадкова подібність морфологічних і фізіологічних особливостей, які здатні до вільного схрещування з появою плодового потомства, які мають єдине походження, пристосовані до певних умов існування і займають у природі певний ареал.

К. Лінней не лише ввів у біологію бінарну номенклатуру, але й вперше послідовно застосував її в своїй “Системі природи” (1758). Це була одна з найважливіших праць з систематики — науки про класифікацію та родинні зв'язки між живими організмами. Але лише роботи еволюціоністів дозволили виявити і пояснити природу систематичних зв'язків між істотами різних видів. Завдяки праці Ч. Дарвіна “Походження видів шляхом природного добору” (1859), у біології не тільки затвердилося уявлення про еволюційний розвиток, але й були виявлені механізми, завдяки яким цей розвиток відбувається. Саме дарвінівська теорія про боротьбу за існування була тим важливим фактором, який звернув увагу на взаємозв'язки живих організмів як з неорганічним середовищем, так і між собою.

Поняття про популяцію

При аналізі взаємодії живих організмів та довкілля виявилось, що поняття виду не завжди задовольняє біологів. Адже у природі не існує виду “взагалі”, а існує лише конкретна група особин одного виду на певній території. Ця група має назву популяція.

☑ Популяція — це група особин одного виду, яка тривалий час населяє відносно відособлену територію. Це елементарна складова частина екосистеми.

Іншими словами ми можемо сказати, що популяція — це форма існування виду у екосистемі. Саме на рівні популяцій відбуваються еволюційні процеси, проявляються і зникають мутації, утворюються перекомбінації генів. Вид — це якісний етап у еволюції, який закріплює її результат.

Як наслідок пристосувальної направленості еволюції, популяція є сукупністю організмів, у тій чи іншій мірі, пристосованих до даних умов середовища. Ця пристосованість зберігається протягом тривалої зміни поколінь у формі генетичної інформації. Та-

ким чином, при умові незмінності довкілля, виживання популяції забезпечується стабільністю її генофонду. Генофонд виду — це сукупність генофондів окремих популяцій.

Важливою характеристикою популяції є її чисельність. Кількість особин, яка здатна заселити дану територію, коливається навколо якогось оптимального рівня, який визначається екологічною і біологічною ємністю даного середовища.

☑ Популяційними хвилями або хвилями життя називають періодичні або аперіодичні коливання чисельності живих організмів у природних популяціях.

При зростанні чисельності особин можливе злиття окремих популяцій, а при зменшенні — розпад однієї популяції на декілька нових. Всі ці процеси впливають на співвідношення різних генів та структуру генофонду популяції. Популяційні хвилі — це важливий фактор боротьби з інерційністю природних популяцій, але він не має направленої характеру.

Людина розмножується статевим шляхом, як правило у межах певного місцепроживання. Це дозволяє виділяти у людській спільноті групи, аналогічні поняттю “популяція”. У антропогенетиці популяцією називають групу людей, які населяють певну територію і вільно одружуються. Популяція у 1500 — 4000 особин називається демою, а чисельністю 1500 особин — ізолятом. Чисельність людської популяції, з розвитком людської цивілізації, все більше і більше залежить не стільки від природного середовища, скільки від соціальних факторів. Біологічні і фізико-хімічні механізми спадковості і мінливості універсальні для всіх живих істот, у тому числі і для людини. Генофонд людства, представлений сумою генофондів окремих груп людей, підкоряється всім тим біологічним законам, які діють і на генофонди інших живих істот.

Закон Харді-Вайнберга

Аналізуючи закони Г. Менделя, ми розглядали лише два покоління гібридів від однієї батьківської пари, наголошуючи на статистичному характері цих закономірностей. Але, на перший погляд, не зрозуміло, чому через достатню кількість поколінь не зни-

кають рецесивні ознаки, адже, за законами Г. Менделя, вони пригнічуються домінантними ознаками. Це протиріччя вдавене:

- по-перше, рецесивний ген у гетерозиготі — це послідовність нуклеотидів, яка розташована на одній із гомологічних хромосом. Вона не розчиняється, не зникає, а співіснує з домінантною послідовністю, яка розташована на іншій гомологічній хромосомі;

- по-друге, при відсутності будь-якого відбору за цими ознаками, кожен з генів — і домінантний, і рецесивний — має однаковий шанс бути переданим із покоління у покоління.

Таким чином, успадкування та розподіл генотипів у багатьох поколінь на рівні популяції підкоряється закону, який був установлений у 1908 році англійським математиком Г. Харді і німецьким лікарем В. Вайнбергом.

☑ Закон Харді-Вайнберга стверджує, що відносна доля генів у популяції (їх частоти) залишаються постійними з покоління у покоління, якщо вони не змінюються внаслідок мутації, відбору або випадковості.

Г. Харді і В. Вайнберг показали, що частоти можливих сполучень генів у популяції можна розрахувати, користуючись розкладенням бінома.

Якщо припустимо, що p — частота домінантного гена, а q — частота рецесивного гена, то ця математична викладка набуває глибокого біологічного змісту. Даний вираз підкоряється правилу множення ймовірностей двох незалежних подій. Ймовірність того, що особина має генотип AA дорівнює добутку ймовірності отримати алель A від матері на ймовірність отримати цей алель від батька. Аналогічні викладки можна зробити для гетерозиготи і рецесивної гомозиготи (табл. 1.31).

Таблиця 1.31

Рівновага Харді-Вайнберга для двох алелей

Частоти гамет у самок	Частоти гамет у самців	
	p (A)	q (a)
p (A)	p^2 (AA)	pq (Aa)
q (a)	pq (Aa)	q^2 (aa)

Виходячи з наведеного рівняння, ми можемо зробити висновок з закону Харді-Вайнберга, які легко довести:

- Частоти алелей не змінюються від покоління до покоління, а залишаються такими ж, як були у батьків.

- Частота, з якою зустрічається алель А, дорівнює сумі частоти генотипу АА і половини генотипу Аа, тобто $p^2 + pq$. Оскільки сума $(p + q) = 1$, то $(p^2 + pq) = p(p + q) = p$.

- Рівновага у розподілі відносної долі генів у популяції досягається за одне покоління.

Закон Харді-Вайнберга можна представити у геометричному вигляді (рис. 1.67). Він дозволяє розраховувати і прогнозувати генетичні зміни протягом тривалого часу. Це одне з основних положень еволюційної генетики. Але він може застосовуватися лише у випадках, коли відсутні процеси, які змінюють частоти генів у популяції. Це міграції, мутації та інші елементарні процеси еволюції. Крім того, він справджується на популяціях достатньо великих розмірів. Тому потрібно розглядати закон Харді-Вайнберга як найпростішу модель, вихідну для послідовних генетичних розрахунків.

		Гамети самки	
		А p=0,7	а q=0,3
Гамети самця	А p=0,7	АА $p^2=0,49$	Аа $pq=0,21$
	а q=0,3	Аа $pq=0,21$	аа $q^2=0,09$

Рис. 1.67. Геометрична форма закону Харді - Вайнберга

Елементарні процеси еволюції

Головний висновок з закону Харді-Вайнберга – генетична інформація не змінюється самочинно з покоління у покоління.

☑ Популяція будь-якого виду рослин чи тварин, яка має тенденцію з покоління у покоління зберігати стале співвідношення гомозиготних домінантних і рецесивних та гетерозиготних особин, знаходиться в умовах генетичної рівноваги.

Але сталість геному означає сталість ознак. Така незмінність була б дуже небажаною з точки зору еволюції, адже умови зовнішнього середовища безперервно змінюються. Ось чому, крім сталості геному, для пристосування організму до умов зовнішнього середовища і еволюційного процесу важливе значення мають чинники, які змінюють генетичну організацію організму.

☑ Чинники, які змінюють генетичну організацію організмів, називають елементарними процесами еволюції.

Еволюція на генетичному рівні проявляється як двоступеневий процес:

- з одного боку, виникають різні генетичні зміни, тобто проявляється генетична мінливість або генетична рекомбінація;
- з іншого боку, ці генетичні зміни закріплюються і передаються з покоління у покоління.

До елементарних процесів еволюції відносять:

- мутаційну мінливість;
- комбінаторна мінливість;
- міграції або потік генів;
- випадковий дрейф генів.

Мутації генів служать єдиним джерелом нових нуклеотидних послідовностей, а, відповідно, і нових генних комбінацій. Особливості впливу мутагенезу і мутацій викладено в попередніх розділах. У останні роки тиск мутаційного процесу на генофонд людини зростає за рахунок індукованих мутацій. Їх причинами є фактори, які виникають внаслідок техногенної діяльності людини.

Комбінаторна мінливість – це результат змішування генетичного матеріалу при статевому розмноженні. Важливу роль комбінаторна мінливість відіграла у становленні генофонду сучасної людини. Розвиток людської цивілізації супроводжувався значним

зростанням кількості населення і його щільності. Так, у прадавні часи мисливців і збирачів щільність населення на планеті становила 1 людину на 3 км², у епоху заліза та бронзи — 10 чоловік, у наш час — від 4 до 900, а подекуди і до 1200 чоловік на 3 км². Безумовно, подібна щільність населення вплинула на ймовірність змішування різних генів.

Міграції або потік генів виникають тоді, коли особини з однієї популяції переміщуються в іншу або схрещуються з представниками іншої популяції. Очевидно, що особини-мігранти привносять нові прояви ознак, що дає основу для виникнення нових комбінацій генів. Прискорення росту чисельності населення людей сприяло посиленню міграції. Виникли цілі держави, заселені мігрантами, наприклад США, Канада.

Випадковий дрейф генів або генетико-автоматичні процеси — це зміни частот генів, які не зумовлені дією природного добору. Вони пов'язані з мало чисельними популяціями.

Генетико-автоматичні процеси

При перенесенні законів Г. Менделя на рівень популяції можуть виникнути деякі відмінності від очікуваних результатів не тільки у межах норми реакції, але й у розподілі алельних генів у генотипі. Наприклад, у сім'ях або невеликих за чисельністю популяціях можливі значні відхилення від очікуваного менделівського наслідування та нормального розподілу.

☑ Явище порушення генетичної рівноваги і зміни прояву модифікаційної мінливості у нечисленних популяціях отримали назву дрейфу генів або генетико-автоматичних процесів.

Це явище було описане ще в 30-х роках радянськими вченими М.П. Дубініним та Д.Д. Ромашовим.

Проілюструвати дрейф генів можна на безлічі прикладів. Так, коли людина несвідомо складає руки на грудях, то те, права чи ліва рука буде зверху, є спадковою ознакою. Серед російських емігрантів, які виїхали до Бразилії, спостерігаються значні відхилення від корінної групи щодо типу складання рук. Серед населення Паміру люди, у яких резус-негативна група крові, зустрічаються у 2 — 3 рази рідше, ніж у Європі.

На ефект дрейфу генів у людей впливає кількість шлюбів між близькими родичами. При поєднанні схожих генотипів імовірність того, що зустрінуться два однакові алельні гени, різко зростає. Так, наприклад, вроджений іхтіоз (хворобливе ороговіння шкіри) зустрічається з частотою 1 — 2 випадки на 1 мільйон населення. А серед нащадків двоюрідних братів і сестер — 1 на 16 тисяч. Ось чому такі шлюби у більшості культур та релігій є забороненими. Але, через географічну ізоляцію, економічні та релігійні забобони, у деяких регіонах повністю виключити це неможливо.

Ефект дрейфу генів проявляється уже при відносній ізоляваності групи з 500—1000 чоловік. Так, раніше у сільській місцевості шлюби бралися лише в межах сіл, розташованих не далі, ніж в 5—10 км. Ось чому генетики встановили, що серед сільського населення Тульської області Росії в 70-х роках ХХ століття всі сільські жителі були родичами у 5—7 поколіннях. Такі ж тісні зв'язки і між населенням острівних та гірських країн.

Відмова від шкідливих традицій може дати значний медико-генетичний ефект. Наприклад, аналіз успадкування захворювань в Узбекистані показав, що відмова від шлюбів між двоюрідними та троюрідними братами і сестрами дозволила б знизити частоту спадкових хвороб вдвічі.

Блиькородинні шлюби часто зустрічаються у ситуаціях, коли має місце не територіальна, а релігійна та національна ізоляція. Так, дуже рідкісна хвороба Тея-Сакса (у дітей на першому році життя починає розкладатися захисна мієлінова оболонка нервових волокон) досить часто зустрічається у євреїв Америки і Ізраїлю. Це зв'язано з великою кількістю міжродинних шлюбів у євреї, які жили у Європі у своєрідній релігійній ізоляції.

Блиькими до генетичного дрейфу є явища “ефект фундатора” та “ефект пляшкової шийки”.

☑ В еволюційній біології під “ефектом фундатора” розуміють утворення нової популяції декількома особинами, які несуть лише маленьку частку батьківської генетичної мінливості.

☑ “Ефект пляшкової шийки” виникає тоді, коли популяція відновлюється після різкого скорочення, викликаного якимись зовнішніми умовами.

Внаслідок обох цих ефектів виникає нова популяція, яка генетично відрізняється від початкової.

Явище “ефекту фундатора” досить чітко простежується на багатьох особливостях успадкування різних ознак у окремих груп людей. Так, наприклад, біле населення Південної Африки висадилося на берег у 1652 році. Церковні документи свідчать, що ранні емігранти мали по 10 і більше дітей. Не дивно, що близько мільйона білих жителів ПАР зараз мають прізвища 20 перших поселенців. Гени цих перших поселенців живуть і зараз серед десятків тисяч їх нащадків. Серед цього населення досить добре простежена доля чотирьох спадкових хвороб. Так, хвороба порфірія (смертельна реакція на снодійні препарати групи барбітуратів) була простежена від однієї подружньої пари з Нідерландів. Чоловік прибув у Південну Африку у 1685 році, а жінка – у 1688 році. Зараз у ПАР 30 тисяч носіїв цієї рідкісної хвороби. Всі вони нащадки цього голландського подружжя. Серед кольорового населення ПАР поширений ген остеодентальної дисплазії (порушення розвитку зубів і кісток). При цьому захворюванні до 20 років випадають всі зуби. Цю спадкову хворобу приніс емігрант із Китаю, який мав 7 жінок. Через 4 покоління у нього було 356 нащадків, 70 з яких були носіями цієї хвороби.

Південноафриканська республіка – не єдиний приклад людської спільноти, яка підпала під вплив “ефекту фундатора”. У свій час Північна Америка була притулком для різних релігійних сект. У одному з поселень амішів у штаті Пенсильванія, яке походить від трьох подружніх пар, кожен сьомий – хворий на карликовість з полідактилією (шестипалістю). Виявилося, що всі вони – нащадки одного подружжя, яке прибуло в Америку у 1770 році. Серед інших послідовників цієї секти хворих немає. І взагалі у світі, до виявлення цієї групи людей, було описано 50 випадків такої хвороби.

Звісно еволюційні процеси, які проявляють вищезазначені ефекти, властиві не лише людському суспільству. За аналогічними законами вони протікають і у природі, у рослинному і тваринному світі.

Селекція рослин, тварин і мікроорганізмів

З того часу, відколи людина навчилася вирощувати сільсько-господарські рослини і почала утримувати свійських тварин, вона намагалася покращити їх товарні якості. Так виникла селекція.

☑ Селекція – наука, яка вивчає біологічні основи, методи створення нових та поліпшення існуючих сортів рослин, порід тварин і штамів мікроорганізмів.

Наукові основи селекції вперше заклав Ч. Дарвін у своїй роботі “Походження видів” (1859 р.). Він з матеріалістичних позицій висвітлює причини і характер змін у рослин і тварин у процесі їхньої еволюції і показав роль добору у створенні нових форм. Значний внесок у розвиток селекції внесли також знання про закономірності успадкування, виявлені Г. Менделем.

Класичні методи селекції

Головним змістом і основними методами класичної селекції є штучний добір і схрещування.

☑ Штучний добір – це процес створення нових корисних форм рослин і тварин, у якому вирішальну роль відіграє людина.

Примітивну селекцію (несвідомий штучний добір) людство почало застосовувати ще на зорі цивілізації. Досягнення народної селекції стало основою для виведення сучасних сортів та порід.

☑ Добір у селекції – це комплекс прийомів, направлений на відбір для розмноження рослин і тварин з бажаними ознаками.

Великий внесок у розвиток селекції зробив М. І. Вавілов. Він дослідив і виявив основні центри походження культурних рослин. Створена ним світова колекція культурних рослин та їх диких предків стала генетичною основою для виведення багатьох сучасних сортів. М. І. Вавілов вперше оцінив значення явища паралельної мінливості і сформулював закон гомологічних рядів.

☑ Генетично близькі види і роди характеризуються схожими рядами спадкової мінливості.

Суть гомологічних рядів спадковості – у глибокій генетичній єдності еволюційного походження. Знання цього закону полегшує вивчення природно і штучно створеної різноманітності рослин і

тварин та створення нових форм. Як писав М. І. Вавілов: „Замість випадкових пошуків дослідник шукає визначені форми, передбачаючи їх існування на основі подібності мінливості у найближчих відомих родів та видів”.

☑ Гібридизація — це схрещування організмів, що відрізняються один від одного однією або декількома спадковими ознаками, з метою отримання нових комбінацій генів.

У практиці селекції, залежно від способу отримання гібридів, розрізняють:

- статеву гібридизацію — наслідок статевого процесу;
- вегетативну гібридизацію — наслідок щеплення.

☑ Гібриди, одержані від особин одного виду, називають внутрішньовидовими. Гібриди, одержані від схрещування організмів різних видів і родів, називають віддаленими або міжвидовими.

У селекції рослин метод гібридизації активно використовував відомий садівник І. В. Мічурін. На прикладі понад 300 сортів плодкових і декоративних рослин він показав значення екологічно віддалених схрещувань та роль умов навколишнього середовища для прояву генетичних особливостей організму.

У сучасній практичній селекції добір і гібридизація тісно переплітаються. Наприклад, американець Л. Бербанк, успішно поєднавши гібридизацію і жорсткий добір, створив цінні сорти плодкових культур. Деякі з них належать до форм, які відсутні у природі. Наприклад, гібриди абрикоса і сливи, великоплідна ожина без колючок тощо. Особливо активно два основні методи селекції співпрацюють при створенні нових порід свійських тварин. При розведенні тварин враховують як особливості батьківських форм, так і їх здатність передавати свою високу продуктивність потомству. Крім того у селекційному тваринництві велику роль відіграють методи або способи розведення. Крім добору, для закріплення корисних властивостей використовують підбір. Він полягає у підборі батьківських пар з такими ознаками, які хочуть мати у нащадків. Завдяки направленій селекції одомашнені тварини значно відрізняються від своїх диких предків.

Важливу роль у селекційній роботі відіграє явище гетерозису, поняття про яке було введено американським дослідником Дж. Г. Шерлом у 1914 році.

☑ Гетерозис або гібридна сила — це збільшення у гібридних форм рослин і тварин сили росту і підвищення їхньої продуктивності порівняно з вихідними формами.

Явище гетерозису, як правило, проявляється у гібридів першого покоління, отриманих від батьківських форм, які є результатом тривалого близькородинного схрещування (так звані “чисті лінії”). Гетерозис проявляється не лише на рівні підвищення продуктивності, але і у збільшенні стійкості до хвороб та несприятливих умов навколишнього середовища. Одним з пояснень явища гетерозису є думка про більшу стійкість та життєздатність гетерозиготних форм порівняно з гомозиготними. У рослинництві явище гібридної сили ефективно використовують при розведенні гібридів кукурудзи, сорго, цукрових буряків, овочевих та олійних культур. У тваринництві цей селекційний прийом знайшов застосування у птахівництві (бройлерна птиця), свинарстві, вівчарстві тощо. Саме гетерозисом пояснюють деякі фахівці явище акселерації — більш ранній та інтенсивний розвиток, зафіксований серед населення багатьох країн за останні сто років.

Сучасні методи селекції: клітинна та генетична інженерія

Сучасні методи селекції базуються на нових розділах біології — клітинній та генетичній (генній) інженерії.

☑ Клітинна інженерія — метод конструювання клітин нового типу на основі їх культивування, гібридизації і реконструкції.

☑ Генетична інженерія — розділ молекулярної біології, пов’язаний з цілеспрямованим утворенням нових комбінацій генетичного матеріалу, здатного розмножуватися у клітині-господарі і синтезувати кінцеві продукти обміну.

Принципові зміни у методах селекції пов’язані з розробкою на початку ХХ століття методів культури тканин і клітин.

☑ Культура ізольованих тканин і клітин — це методи вирощування та розмноження відокремлених від організмів фрагментів тканин або окремих клітин багатоклітинного організму.

Засновниками методу були американські дослідники Р. Гаррісон і А. Каррель. У 1907 — 1912 роках вони розробили способи

вирощування тканинних і клітинних культур для тваринного організму. Значно пізніше, у середині ХХ століття, Ф. Уайт і Р. Готре розробили аналогічні методи для рослинних організмів. Виявилося, що вирощувати у культурі можна лише клітини рослин, які не мають целюлозної клітинної стінки (протопласти).

Культивування клітин і тканин нагадує вирощування мікроорганізмів. Але це більш тонкі технології. Вони проводяться на спеціальних поживних середовищах у стерильних умовах. Для того, щоб вивести зрілі клітини багатоклітинного організму (наприклад, лейкоцити крові) з фази G_0 і заставити їх ділитися, використовують спеціальні біологічно активні речовини.

Важливим, з практичної точки зору, є те, що у культурі ізольовані клітини і тканини зберігають характерні властивості того організму, з якого їх взяли. Це зумовлюється сталістю та ідентичністю основних генетичних характеристик усіх клітин багатоклітинного організму. Генотип соматичних клітин ідентичний генотипу зиготи, з якої вони виникли. Здебільшого клітини у культурі (*in vitro*) зберігають специфічну метаболічну активність, характерну для даного типу клітин. Наприклад, клітини нирок людини *in vitro* можуть синтезувати урокіназу, клітини ссавців виробляють противірусний білок інтерферон, а клітини женьшеню — фармакологічно активні сполуки, що мають стимулюючі властивості. Крім того, у культурі тканин адекватно відбиваються навіть комплексні фізіологічні властивості організмів і видів. Так, наприклад, калусні клітини лимону виявляються нестійкими до низьких температур, а клітини яблуні сибірської та ялини витримують заморожування до $-50\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Культура ізольованих тканин набирає дедалі ширшого застосування як у господарстві взагалі, так і у селекційній роботі. З одного боку, цей метод застосовують для отримання великої кількості цінної сировини. Так, наприклад, в Україні працюють біотехнологічні виробництва з одержання женьшеню на основі культури тканин. З іншого боку, метод культури тканин значно полегшує розмноження і впровадження у практику нових сортів рослин. Він дозволяє набагато швидше і простіше розмножити нові сорти у лабораторних умовах.

Але справжнім переворотом у селекції стало відкриття явища соматичної гібридизації. У 1960 р. Ж. Барський та його колеги виявили, що клітини двох різних ліній мишей можуть зливатися у лабораторній культурі, утворюючи гібридні клітини. У 1972 році американські дослідники вперше одержали рослину, яка утворилася з гібридного протопласту двох видів тютюну.

☑ Соматична гібридизація — це злиття диплоїдних соматичних клітин і їх ядер.

Завдяки соматичній гібридизації можна здійснити рекомбінацію генетичного матеріалу віддалених в еволюційному відношенні організмів.

☑ Гетерокаріон — це гібридна клітина, яка містить спадковий матеріал двох різних видів.

Наприклад, можна отримати клітини, які одночасно мають спадкові властивості людини і комара, людини і миші. Цей метод використовують також для актиноміцетів, бацил, коринебактерій, нитчастих грибів, дріжджів та інших організмів. Бар'єра несумісності при цьому не існує.

☑ Практичне значення методу соматичної гібридизації для генетики і селекції полягає у тому, що з його допомогою можна створювати нові гібриди, які неможливо одержати традиційними способами гібридизації.

Найефективнішими нові прийоми виявилися у селекції рослин. Завдяки цьому методу вдається долати міжвидові і навіть міжродові бар'єри. Так, у 1978 р. Г. Мельхерс виростив рослину з продуктів злиття протопластів помідора і картоплі (помітоля). Росіянка Р. Г. Бутенко створила соматичний гібрид двох віддалених видів картоплі. Японські дослідники, шляхом злиття протопластів рису і проса, вперше одержали соматичні гібриди однодольних. Дж. Пауер одержав соматичні гібриди двох видів петунії, які не схрещувалися статевим шляхом. Завдяки цьому, від виду *Petunia pariflora* в селекцію цих декоративних рослин ввели нову ознаку — розгалужене сланке стебло.

Значний вклад у розвиток нових біотехнологічних методів селекції внесли і українські дослідники. У 1978 р. Ю. Ю. Глеба розробив метод культивування окремих протопластів у мікрокраплях.

Це значно підвищило продуктивність нових методів розмноження рослин. Певна кількість протопластів розвивалася у цілі рослини. Ю. Ю. Глеба отримав соматичний гібрид двох бобових рослин — арабідопсису і рапсу. Він був названий *Arabidobrassica* від латинських назв батьківських форм *Arabidopsis thaliana* і *Brassica rapa*.

Але не варто було б думати, що соматична гібридизація використовується лише у селекції рослин і мікроорганізмів. Звичайно, існування гібридів між ссавцями і комахами неможливе. Але отримання організмів одного виду, які є сумішшю клітин, цілком можливе. Наприклад, якщо взяти 8-клітинні ембріони двох різних мишей та об'єднати їх, то з такої змішаної морули може розвинути нормальна тварина. Але вона буде мати не двох, а чотирьох батьків.

☑ Тварин, які розвиваються з агрегатів генетично різних клітин, називають химерами.

Утворення химер свідчить про те, що ранні ембріональні клітини ідентичні і мають необмежену здатність до спеціалізації. Їх активно використовують у сучасній ембріології та імунології.

Шляхом соматичної гібридизації отримують також гібридоми. Це клітини, які утворюються в наслідок злиття В-лімфоцитів та клітин пухлин кісткового мозку. Гібридоми успадковують від лімфоцитів здатність до продукування антитіл, які, на відміну від звичайних, називаються моноклоніальними. Ці імунокомпетентні речовини мають значні переваги над звичайними сироватками, оскільки вони ідентичні за будовою, тому ідеально і надзвичайно точно розпізнають різні типи макромолекул. Крім того, гібридоми здатні до необмеженого поділу на поживному середовищі. Ця властивість потенційного безсмертя одержана ними від клітин пухлини. Методику продукції моноклоніальних антитіл розробили Мільштейн та Кухлем, за що в 1984 р. отримали Нобелівську премію в галузі медицини. Моноклональні антитіла використовують в різних галузях медицини і фармакології.

При статевому розмноженні соматична клітина — це результат змішування двох або чотирьох (у випадку химер) батьківських геномів. На початку 70-х років ХХ ст. були розроблені принципово нові методи безстатевого розмноження живих організмів — клонування.

☑ Клон — це клітини або організми, які походять від однієї батьківської особини.

Використання техніки клонування перспективне у тваринництві. Можливість клонування соматичних клітин тварин довів англійський дослідник Гордон. Шляхом перенесення ядер з клітин кишечника у без'ядерну яйцеклітину він виростив пуголовків і жаб. У 1997 р. у Великій Британії було здійснене клонування тварини з однієї клітини. Знаменита вівця Доллі вирощена з клітини вим'я. Звичайно, ці технології знаходяться у стадії розробки, але їх значення для селекції тварин важко переоцінити. Саме клонування дозволяє вирішити проблему відносно короткого репродуктивного віку та малочисельності потомства у тварин. Наприклад, застосовуючи клонування можна у будь-якій кількості і досить швидко отримати генетично ідентичні копії від будь-якої господарсько-цінної худоби. Розпочаті дослідження з клонування рідкісних та унікальних видів диких тварин, відтворення тих видів, які не розмножуються у неволі, а в природі знаходяться на межі зникнення. Не менш перспективним є застосування цих технологій для створення транс генних тварин — донорів органів для трансплантації.

Серед нових напрямків сучасної біології, які відіграли значну роль у розвитку селекції, особливо селекції мікроорганізмів, важливе місце посідає генетична (генна) інженерія. Генетична інженерія виникла у другій половині ХХ століття. У 1972 році у лабораторії П. Берга (США) отримали першу рекомбінантну (гібридну) ДНК, яка складалася з фрагментів вірусу лямбда, кишкової палички і мавпячого вірусу SV40. Можливим таке досягнення стало після виділення особливих ферментів — рестриктаз і лігаз. Рестриктази розрізають молекулу ДНК у чітко визначеному місці, а лігази з'єднують розриви нуклеотидного ланцюжка. Рекомбінантна ДНК — це кільцева молекула, у яку за допомогою спеціальних структур (векторів) вводять необхідні гени. Більша частина векторів отримана з плазмід бактерій або на основі вірусів. Найчастіше у якості клітини-господаря використовують кишкову паличку, але застосовують також і інші об'єкти (інші види бактерій, гриби, тваринні і рослинні кліти-

ни). Система „вектор – господар” не може бути довільною. Її підбирають у залежності від видової специфічності і завдань дослідження.

За допомогою методів генетичної інженерії були отримані штучні мікробні системи, здатні синтезувати різні види РНК, гістони, глобіни людини, кроля, миші, колаген, овальбумін. На основі рекомбінантних ДНК базується фармацевтичне виробництво людського інсуліну і інших пептидних гормонів, людського інтерферону тощо.

Крім селекції мікроорганізмів, методи генетичної інженерії широко застосовують для внесення нових генів у геном рослин з метою створення трансгенних рослин, які мають незвичайні властивості. Так, наприклад, перенесення *lac*-оперону *E.coli* у клітини помідорів перетворило ці автотрофні організми у гетеротрофні. Помідори почали використовувати лактозу як джерело вуглецю. Внаслідок злиття протопластів мікоризного гриба роду *Rhizogon* і клітин азотобактера був одержаний гібридний організм, який став фіксувати азот. Ця здатність нового організму збереглася в природних умовах на коренях сосни. Розвиток цього напрямку досліджень дасть змогу значно підвищити продуктивність рослинництва. Шляхом генетичної модифікації отримують сільськогосподарські рослини, стійкі до шкідників та хвороб, покращують здатність плодів до зберігання та транспортування, збільшують продуктивність та якість продукції тощо.

Таким чином, у нове ХХІ століття людство вступило, маючи на озброєнні надзвичайно потужні та ефективні методи селекції, основані на клітинній та генетичній інженерії. Перспективи цієї галузі направлені на поєднання її з біотехнологією.

Біотехнологія

Існування людини нерозривно пов'язане з взаємодією з іншими живими організмами. Використання живих істот та їх життєдіяльності на різних етапах людського життя – характерна ознака цивілізації.

☑ Біотехнологія – це застосування живих організмів і біологічних процесів у виробництві.

Досить часто певні аспекти людської культури, відомі здавна, набувають нового змісту і значення по мірі впровадження досягнень науково-технічного прогресу. Так сталося і з біотехнологією. Термін “біотехнологія” отримав широке розповсюдження у 70-х роках ХХ століття, але окремі види людської діяльності, які також можна назвати біотехнологічними, відомі здавна. Це хлібопекарське виробництво, виноробство, пивоваріння, сироваріння тощо. З незапам'ятних часів у цих процесах застосовують мікроорганізми.

Сучасна біотехнологія значно розширила застосування живих організмів. Крім традиційних, вона включає такі напрямки виробництва:

- біологічне очищення – використання біологічних методів боротьби з забрудненням довкілля;
- біологічний захист – використання живих організмів для захисту сільськогосподарських рослин і тварин від шкідників і хвороб;
- виробництво харчових та технічних речовин;
- виробництво біологічно активних речовин для потреб господарства і медицини.

Біологічне очищення стічних вод широко застосовується у водному господарстві. Вона базується на здатності мікроорганізмів руйнувати (мініралізувати) забруднення органічного походження. Аеробна мініралізація проводиться на спеціальних очисних спорудах (полях зрошування) у особливих ємностях (аеротенках). Внаслідок дезамінування гнилісними бактеріями (амоніфікаторами) білків і автолізу клітин у воді і ґрунті накопичується аміак. Бактерії-нітрифікатори окислюють його до нітратів та нітритів. Крім того, значна кількість органічної речовини окислюється внаслідок дихання мікрофлори. При анаеробному очищенні води (у метантенках) використовуються мікроорганізми, що утворюють метан. Для розкладення і знезараження синтетичних речовин, стійких до дії звичайних мікробів, використовують спеціальні штами мікроорганізмів. Особливо ефективними виявилось очищення води від забруднення нафтою та нафтопродуктами. Цей прогресивний метод має велике майбутнє.

Біологічний захист від шкідників сільськогосподарських рослин базується на використанні живих організмів, які конкурують з шкідливими комахами, грибами і мікроорганізмами. Але інтродукція (внесення у екосистему) нових організмів може порушити екологічну рівновагу. Більш ефективним і безпечним є використання продуктів життєдіяльності живих істот. Біоциди природного походження, як правило, не забруднюють довкілля, більш легко знешкоджуються, ніж відповідні хімічні препарати. Їх виробництво – одне з найважливіших завдань біотехнології.

Мікроорганізми у відповідних умовах можуть утворювати значні кількості різноманітних речовин, які, після відповідного очищення можна використовувати у народному господарстві. Наприклад, у розвинутих країнах шляхом мікробного синтезу з нафтопродуктів отримують органічні розчинники, кормові білки та жири. Дослідження показали, що одноклітинна водорість хлорела здатна продукувати значну кількість біомаси, утилізуючи вуглекислий газ та інші продукти життєдіяльності людини. Це розкриває значні можливості для створення штучних екосистем для тривалих космічних польотів тощо.

До біологічно активних речовин відносяться антибіотики, вітаміни, ферменти, гормональні препарати тощо. Розвиток генетичної і клітинної інженерії дозволяє цілеспрямовано створювати живі системи, здатні ефективно продукувати необхідні речовини у значних кількостях. На основі мікробного синтезу розроблені методи отримання білків, амінокислот, які використовуються у якості кормових добавок при відгодівлі сільськогосподарських тварин і птиці. Біотехнологічним шляхом виробляються також різноманітні вакцини і гормони. Для виробництва таких продуктів використовують, як правило, не “дикі” природні штами, а мікроорганізми, які є результатом селекційного добору або штучного конструювання. Досягненням новітньої біотехнології є застосування іммобілізованих ферментів.

☑ Іммобілізовані ферменти – це отримані штучно препарати ферментів, молекули яких ковалентно зв'язані з полімерним носієм.

Це значно підвищує їх стійкість до денатурації. Застосовують іммобілізовані ферменти для визначення у біологічних пробах надзвичайно малої кількості речовини (до 10^{-8} грама), у тонкому органічному синтезі. Але найперспективнішим є використання цих систем у медицині і промисловості для виробництва амінокислот, антибіотиків, харчових добавок тощо.

Таким чином, завдяки новітнім досягненням молекулярної біології, генетики і біохімії, сучасна біологія з науки частково перетворюється у виробництво. Але впровадження результатів сучасних біологічних досліджень вимагає особливої уваги до їх екологічної безпеки. Її порушення може викликати неконтрольоване поширення трансгенних організмів у навколишньому середовищі. Більш стійкі до несприятливих умов та більш продуктивні, штучно створені особини можуть витіснити „дикі” природні види, порушуючи екологічну рівновагу та впливаючи на біологічне різноманіття. Продукти харчування, які містять генетично модифіковані компоненти, можуть стати причиною зростання кількості алергічних захворювань у споживача. Ці та інші можливі негативні наслідки впровадження новітніх біологічних технологій вимагають детального вивчення не лише з боку біологів, але і екологів. Адже саме біотехнології будуть визначати напрямок науково-технічного прогресу у новому тисячолітті.

Частина 2

Біологія людини

Людина посідає у природі досить своєрідне місце. З одного боку, саме вона створила техногенну цивілізацію, яка є одним з найважливіших факторів існування навколишнього середовища. Недаремно навіть терміни з'явилися відповідні — “ноосфера”, “антропосфера”, “антропогенний тиск” тощо. А з іншого боку, людина була і залишається рівноправним компонентом природного середовища. Вживаючи слово “рівноправний”, потрібно зважати не лише на права, але й на обов'язки. Як людина впливає на природу, так і природа тисне на людину, змушуючи останню пристосовуватися. Всю сутність цивілізації можна розглядати як своєрідну форму пристосування групи організмів одного виду до інших видів живих істот і до абіотичної компоненти навколишнього середовища.

Розглядаючи основні гістологічні, анатомічні і фізіологічні характеристики, за якими працює організм людини, ми повинні розуміти, що вони властиві й іншим представникам тваринного світу, особливо ссавцям. Людина, у даному випадку, є типовим представником хемогетеротрофів і консументів вищого порядку.

Розділ 2.1

Основи гістології і ембріології

Відповідно до клітинної теорії, всі клітини мають однакову будову, але, особливо на перший погляд, це здається невірним. Впадають в око значні відмінності між клітинами як за розмірами, так і за формою. Надзвичайно вражаючими ці порівняння будуть, коли ми звернемося до клітин одного і того ж багатоклітинного організму. Вважають, що у тілі людини міститься 210 окремих типів клітин. Основа такого різноманіття — спеціалізація, яка виникла як результат розвитку у процесі еволюції багатоклітинних живих організмів. Саме відмінність у функціях є причиною такого різноманіття у будові.

Спеціалізація формувалася у клітин поступово, в міру ускладнення організації багатоклітинних організмів. Спочатку однакові клітини поєднувалися, утворюючи звичайні колонії. Сучасним прикладом такого з'єднання може служити вольвокс — примітивний водний організм, який має у собі ознаки як рослин, так і тварин. За будовою всі клітини вольвоксу одноманітні. Наступний рівень еволюційного розвитку — виникнення окремих спеціалізованих клітин. Таке ми можемо спостерігати у кишковопорожнинних. Прісноводний поліп гідра має п'ять типів клітин. Наступний рівень ускладнення організації — це об'єднання клітин у тканини.

☑ Тканини — це система клітин та позаклітинних структур, спільних за походженням, подібних за будовою і функціями.

☑ Наука, що вивчає будову, функції і взаємне розташування тканин, називається гістологією.

Серед нині існуючих видів більшість багатоклітинних організмів побудовані з тканин. Наявність тканинної спеціалізації дозволяє клітинам ефективніше виконувати свої функції, але це збільшує залежність одних частин тіла від інших. Ось чому серед рослин збереглося у процесі еволюції більше безтканинних форм. Тварини, як рухливі істоти, потребують більш гнучкого пристосування. Крім того, вони, у своєму загалі, мають менші розміри. Незважаючи на велике різноманіття у будові живих організмів, ми можемо досить легко ви-

ділити основні типи тваринних і рослинних клітин (рис. 2.1). У розділі “Основи гістології і ембріології” ми будемо розглядати лише тваринні тканини і системи органів. Особливості тканинної будови рослин будуть викладені у розділі “Основи ботаніки”.



Рис. 2.1. Основні типи тканин тварин і рослин

☑ Загальним і для рослин, і для тварин є те, що чим вище організована істота, тим більш різноманітні групи клітин, з яких формується її тіло.

Тому можна зробити висновок про те, що поява тканинної організації живої матерії була значним кроком вперед у еволюційному розвитку на шляху пристосування живих організмів до умов навколишнього середовища.

Тканини і системи органів тварин

Загальна характеристика тваринних клітин включає не тільки особливості будови клітин, але й склад та характер міжклітинного середовища, який значною мірою впливає на функції тканин. У багатоклітинних організмів більшість клітин оточена позаклітинним матриксом.

☑ Позаклітинний матрикс – це складна сітка зв'язаних між собою макромолекул, головним чином, білків і полісахаридів.

Крім макромолекул, до складу матриксу входить також значна кількість маленьких молекул, наприклад, олігосахаридів. Дос-

лідження останніх десятиліть показали, що позаклітинний матрикс хребетних не інертний каркас, який лише стабілізує клітинні структури, а активний і складний комплекс, який регулює поведінку клітин, що з ним контактують. Він впливає на розмноження, розвиток, форму і метаболізм клітин.

Особливості будови тканин

Тваринні тканини відрізняються одна від одної типом клітин, їх розташуванням, співвідношенням між клітинами і міжклітинним матриксом і будовою самого матриксу.

☑ Епітеліальна тканина (епітелій) складається з клітин, які щільним шаром покривають поверхню тіла або вистилають внутрішні органи.

Різні види цього типу тканин мають ряд спільних рис і ряд відмінностей, пов'язаних з їх функціональними особливостями (рис. 2.2).

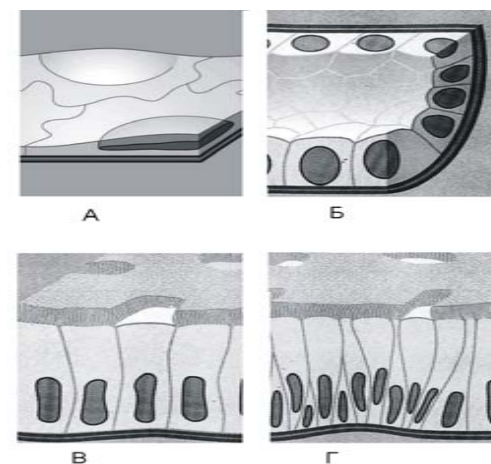


Рис. 2.2. Види епітелію

А – одношаровий плоский епітелій

Б – одношаровий кубічний епітелій

В – війчастий циліндричний епітелій

Г – багатошаровий епітелій

Головною морфологічною особливістю епітелію є наявність базальної мембрани і відсутність проміжків між клітинами.

☑ Базальна мембрана — це тонкий шар спеціалізованого позаклітинного матриксу, який відділяє епітеліальні клітини від інших тканин.

Найважливішим компонентом хімічного складу базальної мембрани є фібрилярний білок колаген особливого типу. Крім того, вона містить специфічний, властивий лише базальній мембрані, білок ламінін. Вважають, що базальні мембрани впливають на поділ клітин епітелію і їх метаболізм. Вони виконують роль активного фільтра (наприклад, у ниркових клубочках), беруть участь у регенерації пошкоджених тканин (наприклад, у ектодермі шкіри).

Залежно від особливостей будови та форми клітин епітелій підрозділяють на різні види (рис. 2.3).

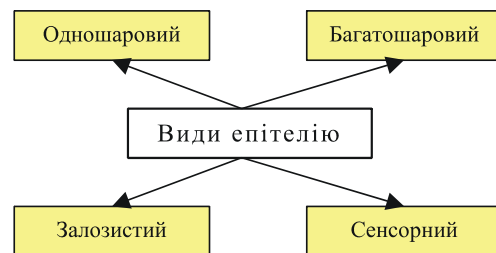


Рис. 2.3. Види епітелію

Одношаровий епітелій, у свою чергу, можна поділити на такі види:

- плоский — складається з тоненьких клітин, багатокутних за формою; ядро випирається над поверхнею клітин;
- кубічний і стовпчастий — клітини мають об'єм; ядро не випинається;
- війчастий — поверхня стовпчастої клітини направлена у сторону навколишнього середовища, має численні цитоплазматичні виступи (війки).

З одношарового епітелію складаються стінки найтонших капілярів. Він вистилає ниркові канали, шлунок і кишечник. Цей вид

епітелію виконує захисну та секреторну функції. Війчастий епітелій вистилає поверхні органів дихання, тонкий кишечник. Головні функції — захисна та всмоктувальна.

Багатошаровий епітелій, залежно від особливостей будови і функцій, поділяють на:

- некератинізований — складається з живих клітин, які не утворюють кератину;
- кератинізований — верхній шар клітин синтезує кератин; під час просування вгору у клітин зникають ядра і вони відмирають.

Ці типи епітелію широко представлені у верхньому шарі шкіри — ектодермі. Крім того, багатошаровий епітелій вистилає порожнину рота та статевих органів. Головна його функція — захист внутрішнього середовища організму.

Залозистий епітелій проникає глибоко всередину інших тканин; має секреторну частину, яка продукує біологічно активні речовини, і екскреторну, яка виділяє ці продукти. Залозистий епітелій утворений клітинами, які здатні виділяти різноманітні секрети, наприклад, молоко, піт тощо.

Особливим видом епітелію є сенсорний (чутливий). Це клітини, які здатні сприймати подразнення, наприклад, нюхові клітини носа.

Різні типи епітелію можуть виконувати одну чи декілька різних функцій, але в узагальненому вигляді епітеліальна тканина має такі функції:

- захисту (захищає нижчі шари клітин від механічних пошкоджень, висихання, шкідливих хімічних речовин та бактерій);
- всмоктування (всмоктує поживні речовини і воду);
- секреції (виділяє продукти обміну чи речовини, які використовуються організмом);
- сприйняття подразнень (чинників навколишнього середовища).

☑ Сполучні тканини — це група тканин, різних за будовою і функціями, та широко представлених у організмі, які мають подібне співвідношення між клітинами і позаклітинним матриксом.

На відміну від епітеліальної, сполучна тканина характеризується тим, що між клітинами міститься значна кількість неживого матеріалу (матриксу), який вони виділяють.

☑ Позаклітинний матрикс у сполучній тканині називають основною речовиною.

Різноманітність хімічного складу матриксу та різні типи клітин ускладнюють класифікацію сполучної тканини. Наведемо декілька способів такої класифікації.

Залежно від особливостей будови матриксу і функцій сполучної тканини основна речовина може бути:

- волокниста (наприклад, власне сполучна тканина);
- тверда (наприклад, кістка);
- рідка (наприклад, кров).

Залежно від функцій, сполучну тканину поділяють на такі групи:

- трофічна (кров, лімфа);
- опорно-трофічна (жирова, ретикулярна, пухка, щільна);
- опорна (хрящова, кісткова).

Найбільш повна і детальна класифікація сполучної тканини наведена у табл. 2.1.

Таблиця 2.1

Класифікація сполучної тканини

А	Ембріональні сполучні тканини		
	1	Мезенхімна сполучна тканина	
	2	Слизова сполучна тканина	
В	Власне сполучні тканини		
	1	Пухка сполучна тканина	
	2	Щільна сполучна тканина	
		А)	Нерегулярна сполучна тканина
		Б)	Регулярна сполучна тканина
			(1)
	(2)	Еластинова	
3	Ретикулярна сполучна тканина		
4	Жирова сполучна тканина		
С	Спеціалізовані сполучні тканини		
	1	Хрящ	
	2	Кістка	
	3	Кров	

Враховуючи різноманіття типів сполучної тканини, досить важко виділити загальні риси будови і функцій цього типу тканин, тому зупинимось на характеристиках основних її видів.

• Ембріональна сполучна тканина.

Містить клітини, які швидко діляться. Основна речовина такої тканини містить значні кількості рідини, слизу та поживних речовин. Властива ембріонам.

• Власне сполучні тканини

Цю групу складають найбільш різноманітні за будовою і функціями групи клітин. Структуру основної речовини власне сполучних тканин визначають два основних класи макромолекул:

- колагени – родина особливих фібрилярних глікопротеїдів, у яких окремі ланки б-спіралізованого білка скручені у жорстку триланцюгову структуру;

- глікозоаміноглікани – полісахариди, які мають негативно заряджені групи і своїми кінцями приєднуються до серцевинного білка, утворюючи впорядковану сітку протеогліканів.

• Пухка сполучна тканина.

Містить клітини, занурені у хвилясті переплетіння пучків колагенових і еластинових волокон. Перші забезпечують міцність цієї тканини, а другі – її еластичність. Ця тканина надзвичайно широко представлена в організмі. Вона оточує інші тканини і органи, утворює стінки трубчастих органів, входить до складу шкіри. У пухкій волокнистій тканині розташовані кровоносні судини і нерви.

• Щільна сполучна тканина.

Клітини цього типу тканин розташовані між тісно впорядкованими пучками колагенових волокон, які забезпечують надзвичайно високу міцність. Щільна сполучна тканина представлена у сухожилках, зв'язках та дермі шкіри. Саме цей шар залишається після спеціалізованого оброблювання шкіри тварин – дублення. Після обробки гарячою водою колаген перетворюється на желатину, яку використовують у харчовій промисловості.

• Ретикулярна сполучна тканина.

Прикладом ретикулярної тканини може бути тонковолокниста сітка, яка утворює основну структуру лімфатичних вузлів. Основні компоненти імунної системи — лейкоцити — зависають у петлях цієї сітки.

- Жирова сполучна тканина.

Основна функція жирової сполучної тканини — запас жиру. Міжклітинна речовина тканини цього типу наповнена великими конгломератами тригліцеридів. Клітини жирової тканини — адипоцити — накопичують у цитоплазмі значну кількість жирових крапель, що призводить до збільшення їх розмірів.

Особливості будови спеціалізованих типів сполучної тканини (кров, лімфа, кістка, хрящ) ми розглянемо у розділах, присвячених будові, відповідно, кровносною і опорно-руховою системою.

☑ М'язова тканина — це високоспеціалізована тканина, здатна до скорочень, яка забезпечує рух організму і його окремих частин.

Вона утворена тісно укладеними довгастими клітинами (м'язовими волокнами), які утримуються разом сполучною тканиною. Сполучна тканина споріднена з м'язами, містить велику кількість капілярів. Вони доносять до волокон кисень і глюкозу, необхідні для скорочення. Основними білками м'язової тканини є:

- актин (утворює тонкі волокна);
- міозин (утворює товсті волокна).

Завдяки цим білкам відбувається скорочення м'язів. У розслабленому м'язі товсті і тонкі філамени лише частково перекриваються. Коли м'яз скорочується, то товсті волокна ковзають вздовж тонких, збільшуючи довжину ділянок, що перекриваються. Уявити цей механізм можна на прикладі переплетення пальців руки.

У організмі людини м'язова тканина представлена трьома основними типами:

- посмуговані або скелетні м'язи;
- непосмуговані або гладенькі м'язи;
- особливий тип посмугованих м'язів або серцеві м'язи.

З посмугової м'язової тканини утворюється рухова частина опорно-рухової системи — скелетні м'язи. Ось чому цей тип тканини іноді називають скелетною. Але називати посмуговану м'язову тканину скелетною не зовсім вірно, адже вона зустрічається не лише у скелетних м'язах. З посмугової м'язової тканини складаються мимічні м'язи, м'язи язика, гортані, верхньої третини стравоходу, м'язи діафрагми.

Непосмугованими м'язами утворений руховий апарат внутрішніх органів — шлунково-кишкового тракту, легень, бронхів, кровноносних і лімфатичних судин, система органів сечовиділення тощо. На відміну від скелетної мускулатури цей тип м'язової тканини іноді називають гладенькими м'язами.

Особливий вид посмугової м'язової тканини утворює серцевий м'яз. Такий тип м'язових тканин не зустрічається більше у жодному органі людського організму.

Порівняння деяких особливостей різних типів м'язової тканини наведено у табл. 2.2.

☑ Нервова тканина утворена високоспеціалізованими клітинами нейронами, які здатні сприймати і передавати нервові імпульси.

Основу нервової тканини формують особливі високоспеціалізовані клітини, які мають назву нейронів, різноманітні допоміжні клітини та сполучнотканинні оболонки.

☑ Нейрон — це спеціалізована клітина, здатна сприймати і передавати електричні сигнали.

Кожен нейрон має:

- тіло (перикаріон) — розширену частину, яка містить ядро та інші клітинні компартменти;
 - відростки — один або декілька виростів цитоплазми.
- Залежно від напрямку імпульсу розрізняють:
- аксони — відростки, по яких імпульс іде від тіла клітини до інших нервових клітин або клітин робочих органів.
 - дендрити — відростки, по яких іде імпульс, направлений до тіла клітини.

Таблиця 2.2

Порівняння різних видів м'язової тканини

Ознаки	Скелетна	Непосмугована	Серцева
Місце розташування	Прикріплені до кісток	Стінки внутрішніх органів	Стінка серця
Форма волокон	Подовжені, циліндричні, з тупими кінцями	Подовжені, веретеноподібні, з загостреними кінцями	Подовжені, циліндричні, волокна розгалужуються і сплітаються одне з одним
Число ядер у клітині	Багато ядер	Одне ядро	Багато ядер
Розташування ядер	Периферичне	Центральне	Центральне
Смугастість	Поперечна	Відсутня	Поперечна
Швидкість скорочення	Велика	Мала	Проміжна
Здатність знаходитися у скороченому стані	Мала	Велика	Проміжна
Регуляція скорочень	Довільна, контрольована	Самовільна, неконтрольована	Самовільна неконтрольована

Аксони досить довгі, а дендрити відносно короткі. Деякі відростки можуть сягати довжини близько 1 м. Залежно від кількості відростків нейрони поділяють на (рис. 2.4):

- уніполярні – від тіла нейрона відходить єдиний відросток, який далі поділяється на дві гілки одного аксона;
- біполярні – від тіла відходять два відростки-аксони;
- мультиполярні – від тіла відходить один аксон і декілька дендритів.

☑ Сполучення між аксоном одного нейрона та дендритом іншого називають синапсом.

Він забезпечує передачу нервового імпульсу з одного нейрону на інший. Синапс – це своєрідний клапан, який заважає проходженню сигналу у зворотному напрямку.



Уніполярний Біполярний Мультиполярний

Рис. 2.4. Типи нейронів

☑ Сукупність тіл нейронів створюють сіру речовину мозку, а переплетіння відростків – білу речовину.

Своєрідність нервової тканини полягає також у тому, що у ролі основної речовини виступають клітини інших типів. Вони називаються підтримуючими клітинами або нейроглією.

☑ Підтримуючі клітини (нейроглія) – це клітини, які забезпечують захист і живлення нервових клітин.

Вони не здатні генерувати і проводити нервові імпульси. Існує декілька різновидів підтримуючих клітин:

- мікроглія – дрібні клітини, здатні руйнувати мікроорганізми;
- олігодендроцити – клітини з надзвичайно розвиненою плазматичною мембраною, якою вони обгортають відростки нейронів, утворюючи мієлінову оболонку волокон;
- астроцити – зіркоподібні клітини з великою кількістю цитоплазматичних відростків, які забезпечують транспортування речовин з крові у нервову тканину.

Системи органів

Тканини – це ще не останній рівень спеціалізації у багатоклітинних організмів. Тканини різних типів формують органи.

☑ Орган — це частина тіла, яка має певну форму і будову та виконує специфічні функції.

Практично кожний орган людини утворений трьома шарами тканин або оболонк:

- епітеліальною, яка, як правило, обернена до навколишнього середовища;
- м'язовою, яка утворена, головним чином, гладенькими м'язами;
- сполучнотканинною, яка обернена до внутрішнього середовища організму.

Але з цих правил є виключення. Дуже тоненькі органи, наприклад, найтонші капіляри і альвеоли легень, мають лише одну епітеліальну оболонку. Деякі органи мають м'язову оболонку, утворену серцевими (серце) і посмугованими (наприклад, перша третина стравоходу) м'язами.

У складних багатоклітинних організмів кожна конкретна функція виконується не стільки на рівні тканини чи органа, скільки на рівні систем органів.

У організмі розрізняють фізіологічні і функціональні системи органів. Фізіологічні системи органів — це їх об'єднання, направлене на виконання окремих фізіологічних функцій. На думку деяких фізіологів у людини є одинадцять фізіологічних систем органів:

- система кровообігу — переносить речовини всередині організму;
- система органів дихання — забезпечує надходження в кров кисню і звільнення від вуглекислого газу;
- система органів травлення — забезпечує надходження їжі, перетравлення її до простих речовин і всмоктування останніх;
- система органів виділення — забезпечує видалення продуктів обміну з організму;
- покривна система — покриває ззовні тіло і захищає його;
- скелетна система — служить опорою для організму, забезпечує можливість руху;
- м'язова система — виконує рухову функцію як для організму в цілому, так і для окремих органів;
- нервова система — проводить імпульси по всьому тілу і об'єднує діяльність інших систем;

- сенсорна система (система органів чуття) — сприймає подразнення від зовнішнього світу і різних ділянок тіла;

- ендокринна система — виконує роль додаткового координатора функцій організму;

- органи розмноження — забезпечують подальше існування виду.

Для виконання різноманітних функцій необхідна взаємоузгоджена діяльність органів або фізіологічних систем. Таке об'єднання називається функціональною системою органів. Наприклад, деякі автори об'єднують, виходячи з функціональної цілісності, м'язову і скелетну системи у єдину опорно-рухову.

Таким чином, організм людини і тварин — це складний комплекс взаємопов'язаних систем органів, утворених спеціалізованими тканинами.

Розмноження і індивідуальний розвиток

Здатність до відтворення собі подібних — чи не найважливіша риса живого. Саме вона є тим чинником, який підтримує життя на планеті. Крім того, це одна з основних відмінностей між живою речовиною і іншими формами знаходження хімічних елементів у біосфері.

☑ Індивідуальний розвиток організму має назву онтогенезу.

У кожному новому індивідумі з величезною точністю відтворюються особливості будови тканин та органів, а деякі органи зародка починають функціонувати ще до народження. Так, наприклад, серце людського ембріону починає скорочуватися в кінці першого місяця вагітності.

Форми розмноження організмів

У процесі еволюції сформувалося два основних види розмноження:

- безстатеве — яке відбувається без допомоги спеціалізованих клітин;
- статеве — потребує утворення спеціалізованих клітин з гаплоїдним набором хромосом (гамет).

☑ Безстатеве розмноження – примітивна форма самовідтворення, пов'язана з простим розподілом компонентів материнської клітини між двома новими організмами.

Безстатеве розмноження еволюціонувало у декілька різних за складністю типів:

- поділ (амітоз, прямий поділ) – тіло батьківської особини просто розділяється на дві частини, які стають новими частинами (головним чином одноклітинні).

- спорутворення – формування особливих клітин, які мають захисні оболонки і здатні переносити несприятливі умови (одноклітинні, гриби).

- брунькування – невелика частина батьківського організму відділяється, і розвивається новий організм (дріжджі, поліпи).

- вегетативне – розмноження за допомогою частини батьківського організму (вищі рослини, гриби).

- фрагментація – крайня форма брунькування та вегетативного розмноження, розвиток дочірніх особин з частин тіла батьківської особини (голкошкіри, черви).

☑ Поява статевих розмноження була одним з ароморфозів, який вплинув на весь хід еволюції життя на Землі.

Це значно розширило спектр пристосувань до умов довкілля і виявилось певним способом боротьби зі шкідливими мутаціями. Для багатьох живих організмів (наприклад, папоротей, кишковопорожнинних та інших) характерне чергування статевих та безстатевих поколінь.

☑ Завдяки появі гамет (статевих клітин з гаплоїдним набором хромосом) з'явилася можливість змішувати генетичний матеріал окремих особин, створювати нові комбінації.

Жіночі статеві клітини (яйцеклітини) тварин звичайно округлої форми, нерухомі. У більшості тварин, за винятком вищих ссавців, цитоплазма містить значну кількість жовтка, який є джерелом поживних речовин для розвитку зародка. Чоловічі статеві клітини (сперматозоїди) звичайно набагато менші за розмірами, рухомі. У людини та вищих тварин статеві клітини утворюються з епітеліальних клітин яєчників та сім'яників.

☑ Процес утворення статевих клітин називають гаметогенезом.

Залежно від статі гаметогенез має ряд особливостей і поділяється на:

- оогенез – процес утворення яйцеклітини;
- сперматогенез – процес утворення сперматозоїдів.

Оогенез включає мітотичний поділ первинної статевої клітини та два мейотичних поділи. Особливість мейозу у оогенезі в тому, що дочірні клітини різні за розмірами. Одна (велика) дає початок яйцеклітині, а три інших (полярні тільця) поступово деградує. Це забезпечує максимальне концентрування поживних речовин, які необхідні на перших етапах розвитку. У ссавців перший мейотичний поділ відбувається дуже рано, а другий – лише після настання статевої зрілості.

Сперматогенез також має мітотичну та дві мейотичні стадії. Але цей процес можливий лише після закінчення статевого дозрівання. Внаслідок сперматогенезу з кожної первинної статевої клітини утворюється чотири тотожні гамети.

Саме відмінності у термінах утворення і дозрівання статевих клітин лежать у основі різної чутливості жіночого та чоловічого організмів до дії іонізуючого випромінювання та інших шкідливих чинників навколишнього середовища.

Важливим етапом статевого розмноження є акт запліднення, з якого починається розвиток нового організму.

☑ Запліднення – це злиття двох статевих клітин (гамет) у одну клітину (зиготу).

При статевому розмноженні важливу роль відіграє спосіб запліднення. Ця здатність також пройшла певний еволюційний шлях від етапів, які повністю залежали від примх довкілля, до майже повної незалежності від зовнішніх процесів, тому розрізняють:

- зовнішнє запліднення;
- внутрішнє запліднення.

Більшість водних організмів просто виділяють свої статеві клітини у навколишнє середовище. Зовнішнє запліднення – це найбільш примітивний і найменш надійний спосіб запліднення, який не вимагає утворення будь-яких додаткових органів чи пристосувань. У інших тварин, особливо наземних, спостерігається

внутрішнє запліднення, яке потребує наявності спеціальних статевих органів. Еволюція запліднення супроводжувалася розвитком спеціальних форм турбування про розвиток зародку та про нащадків.

☑ Найдосконалішою формою такої турботи про потомство є виникнення плацентарних тварин та покритонасінних рослин.

У цих живих організмів розвиток зародка максимально захищений від несприятливих умов зовнішнього середовища. У тварин цим захистом служить організм матері, а у рослин — оболонка плода.

Основні етапи ембріонального розвитку та зародкові листки

Ріст, розвиток та диференціювання клітин заплідненого яйця — це мабуть один з найскладніших біологічних феноменів. Найбільш вражаючим фактом є те, що все різноманіття людського організму — це результат поділу однієї клітини. Тобто, всі клітини багатоклітинного організму — генетично тотожні.

☑ Відразу після запліднення починається серія мітотичних поділів, яким надана назва подрібнення.

Головним результатом подрібнення є перетворення зиготи у багатоклітинний одношаровий зародок. Клітини, які формують зародок подібні за зовнішньою будовою і невеликі за розмірами, порівняно з зиготою. У різних груп тварин подрібнення проходить по-різному. Виділяють:

- повне подрібнення (голобластичне);
- часткове подрібнення (меробластичне).

Голобластичне подрібнення характерне для міног, деяких риб, сумчастих і плацентарних ссавців. У цьому випадку площина першого поділу відповідає площині двохсторонньої симетрії, а площина другого поділу їй перпендикулярна. У більшості риб, плазунів і птахів, а також у однопрохідних ссавців подрібнення проходить у формі диска, тому його називають частковим.

☑ Малодиференційовані клітини, утворені внаслідок подрібнення зиготи, називають бластомерами (ембріональними клітинами).

Завдяки поділу бластомерів поступово формується ряд послідовних утворень, які називають:

- морула;

- бластоциста;
- гастрולה.

☑ Морула — це компактне скупчення клітин, яке з'являється після кількох поділів зиготи.

Морула складається з 8–12 клітин. Внаслідок поділу ембріональних клітин (бластомерів) утворюється кулька приблизно з сотні клітин, яка називається бластулою.

☑ Бластула — це утворення з одного шару клітин, яке містить всередині порожнину, яку називають бластоцелем.

Тип бластули залежить від типу і особливостей подрібнення (рис. 2.5). Незважаючи на деякі відмінності у будові бластули, наявність цієї стадії розвитку у всіх багатоклітинних організмів свідчить про єдність їх походження і є прикладом паралельності у еволюційному розвитку.

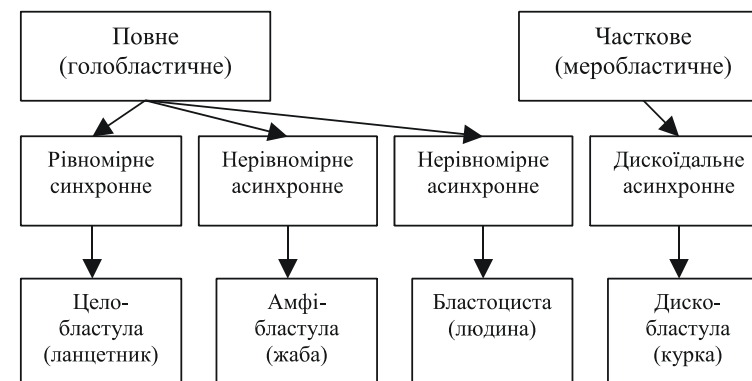


Рис. 2.5. Типи подрібнення і типи бластул хордових

Після утворення одношарової бластули відбувається вгинання (інвагінація) однієї ділянки бластули. Цей процес закінчується утворенням двошарової гастрული.

☑ Гастрולה — це двошарове утворення, яке має порожнину, яку називають гастроцелем.

Вперше гастролу описав український вчений О. О. Ковалевський, а назву запропонував пізніше німецький біолог Е. Геккель.

Порожнина з подвійною оболонкою (гастроцель) формує порожнину первинної кишки. Отвір, який при цьому утворюється, називають бластопором.

☑ Зовнішній шар клітин гастрюли називають ектодермою, а внутрішній – ентодермою.

В усіх багатоклітинних тварин, за винятком кишковопорожнинних, відбувається формування третього шару клітин.

☑ Третій шар клітин називають мезодермою, розташований він між ектодермою та ентодермою.

Механізм утворення мезодерми у різних видів тварин відрізняється. Внутрішня порожнина, яка утворюється після замикання клітин мезодерми самих на себе, називають целом (вторинна порожнина тіла).

☑ Ектодерму, ентодерму та мезодерму називають зародковими листками.

Вони дають початок різним тканинам, а первинна та вторинна порожнини тіла формують внутрішнє середовище організму (табл. 2.3).

Таблиця 2.3

Походження основних систем органів з зародкових листків

Ектодерма	Ентодерма	Мезодерма
Епідерміс шкіри Нігті та волосся Потові залози Вся нервова система (головний та спинний мозок, ганглії, нерви) Рецепторні клітини органів чуття Кришталік ока Епітелій рота, носової порожнини, анального отвору Зубна емаль	Епітелій стравоходу, шлунка, кишок Епітелій трахеї, бронхів, легень Печінка Підшлункова залоза Епітелій жовчного міхура Щитоподібна, паращитоподібна, зубна залози Епітелій сечового міхура Епітелій сечовивідного каналу	Гладка мускулатура, скелетні м'язи та серцевий м'яз Дерма Сполучна тканина, кістки, хрящі. Дентин зубів Кров і кровоносні судини Брижейка Нирки Сім'яники і яєчники

Основоположником вчення про зародкові листки у хребетних є російський дослідник Х. І. Пандер (1817). Естонський вчений К. М. Бер (1828) дослідив, як із зародкових листків формуються різні органи.

Після початку подрібнення яйце називають ембріоном (зародком), а після появи основних систем органів – плодом (рис. 2.6). У людини це відбувається на восьмому тижні вагітності.

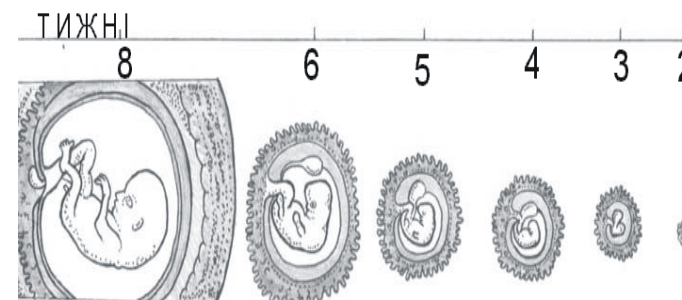


Рис. 2.6. Етапи розвитку і відносні розміри зародка людини (на восьмому тижні вагітності ембріон має довжину близько 3 см)

☑ Розділ біологічної науки, який вивчає процеси індивідуального розвитку організму, називають ембріологією.

Одним з найтаємнічіших процесів у природі є регуляція ембріонального розвитку. Питання про механізми, завдяки яким індивідуальний розвиток протікає певним чином, залишається на сьогодні практично без відповіді. Перші ембріологи вважали, що розвиток зводиться лише до простого збільшення у розмірах. У зародку начебто вже є малесенький організм. Але ще у ХІХ столітті стало відомо, що на якихось перших стадіях всі клітини зародка однакові. Коли їх розділити, то формуються два нових однакових організми. У людей це іноді виникає самовільно і тоді народжуються однайцеві близнюки. Але, ще задовго до початку видимої спеціалізації клітин, у будь-якого ембріона настає стадія потенційної спеціалізації. Його клітини, залишаючись однаковими зовні, перестають бути однаковими потенційно. Дослідження ембріонів

на цій стадії дозволило зробити схеми зародкового розвитку і виділити групи клітин, які дають початок різним тканинам. Коли таку клітину пересадити на інший зародок, то вона розвинеться у той тип тканин, який вона потенційно створює. Це абсолютно не залежить від місця на іншому ембріоні, на який ми помістили клітину. Так можна виростити око на животі, чи своєрідних сіамських близнюків з двома спинними мозками.

Критичні періоди ембріонального розвитку людини та роль навколишнього середовища у тератогенезі

Як показали дослідження, процес формування зародка дуже складний. Він регулюється на генетичному і гормональному рівнях. А чим складніший процес, тим він більш чутливий до зовнішніх подразнень. Іноді відбуваються порушення нормального розвитку зародка, які викликають появу різних вроджених спотворень.

☑ Тератогенез – це виникнення спотворень, недорозвинення органів, порушення пропорцій у будові тіла. Чинники, що викликають тератогенез, називаються тератогенними.

Розрізняють дві причини, які викликають тератогенний ефект:

- мутації у статевих клітинах;
- порушення ембріогенезу під дією різних чинників.

Важливу роль у формуванні здорових нащадків відіграють умови життя матері. Адже відомо, що первинні овоцити утворюються у ссавців до народження, або відразу після нього. Будь-які несприятливі чинники, що діють на організм жінки, накопичують мутації і аномалії в яйцеклітинах. Ось чому ймовірність народження хворої дитини зростає з віком матері. Наприклад, у жінок віком від 40–45 років з кожним роком ймовірність народити дитину з синдромом Дауна збільшується на 10%. Ця ймовірність не залежить від кількості попередніх вагітностей. У випадку ендокринної недостатності у матері відбувається гіпертрофія (збільшення) відповідної залози у ембріона. Таким чином, народжується хвора дитина.

На підставі медичних спостережень та дослідів на тваринах встановлено, що різноманітні порушення обміну речовин, недо-

стача (іноді, надлишок) вітамінів, інфекції і ендокринні захворювання можуть викликати важкі порушення ембріонального розвитку. На різних етапах розвитку ембріон (плід) має різну чутливість до несприятливих умов.

☑ Критичними називають такі періоди ембріонального розвитку, у яких зародок найбільш чутливий до впливу чинників зовнішнього середовища.

Це періоди найменшої резистентності (стійкості) ембріона. Розрізняють критичні періоди у розвитку не лише цілісного організму, але й окремих органів. Ці періоди

- видоспецифічні (для кожного виду свої);
- терміноспецифічні (у кожний із періодів найважливішим є якийсь конкретний чинник – температура, кількість кисню тощо).

Спільним для критичних періодів є те, що у зародка різко змінюється метаболізм, підсилюється дихання, змінюється вміст РНК, виявляються нові білки. Вони співпадають з активною морфологічною диференціацією, з переходом від одного періоду розвитку до іншого, зі зміною умов існування зародка. Наприклад, перехід від зиготи до дроблення вимагає інших просторових співвідношень. Імплантація у стінку матки – це перехід до іншого типу живлення і газообміну. Аналогічних змін вимагає поява і розвитку плаценти.

У розвитку людини розрізняють такі критичні періоди:

- імплантація (6–7 доба після зачаття);
- плацентация (кінець 2 тижня вагітності);
- перинатальний період (пологи).

Крім загальних критичних періодів розрізняють критичні періоди у розвитку окремих органів і систем.

Велике значення у нормальному розвитку зародка має спосіб життя та стан здоров'я матері. Встановлено, що неповноцінна дієта призводить до порушення імплантації, через невідповідність матки.

Небезпечним є також прийом деяких ліків. Наприклад, надлишок деяких гормонів викликає морфологічні спотворення плода, у тому числі у формуванні його внутрішніх органів. У Західній Європі в 50-х роках ХХ століття народилося декілька

тисяч калік від матерів, які вживали патентоване снодійне талідомід. У таких дітей були відсутні або недорозвинені кінцівки, виявилися порушення у розвитку скелета, обличчя і внутрішніх органів. Виявилося, що препарат хлоридин, який застосовується для лікування і профілактики малярії, токсоплазмозу та інших протозойних захворювань, має тератогонну дію. Антибіотик актиноміцин Д, який не впливає токсично на організм матері, у зародка порушує формування органів і тканин ектодермального походження (шкіра, вся нервова система, рецептори органів чуття, епітелій, зубна емаль). Ось чому при лікуванні вагітних жінок необхідно враховувати можливий вплив лікарських препаратів не лише на здоров'я матері, але і на розвиток зародка.

Хінін, алкоголь, нікотин та інші токсичні речовини впливають, в першу чергу на розвиток нервової системи. Іноді, після дії таких чинників, народжується мікроцефали (від гр. - Mikros - малий, Kerhale - голова) або, взагалі, у плода відсутній головний мозок. Такі дефекти розвитку можна викликати у тварин штучно.

Значний негативний вплив на індивідуальний розвиток мають деякі інфекційні захворювання. Так, захворювання на краснуху на початку вагітності, практично не шкідливе для матері, викликає пороки у будові серця, органів зору і слуху, вовчу пашеку. Причиною ряду спотворень можуть бути токсини паразитів. В останній час набув поширення токсоплазмоз, який викликається внутрішньовагінальними паразитами токсоплазмами (*Toxoplasma gondii* з типу найпростіших). Встановлено, що це може стати причиною як значних відхилень у розвитку, так і спонтанних абортів.

Для вагітних шкідливими можуть бути такі явища, як шум та стрес. У вагітних пацюків шум викликає порушення у формуванні скелета і ряд інших дефектів. Навіть такий стрес, як взяття вагітного пацюка на руки, викликає зміни емоційної поведінки у потомства.

Загальновідомий також негативний вплив на здоров'я новонародженої дитини рентгенівського та інших видів іонізуючого випромінювання. Це вказує на необхідність обережного призначення вагітним жінкам відповідних видів обстежень.

Значний негативний вплив на здоров'я вагітних жінок і їх потомства мала Чорнобильська катастрофа. У реєстр спостереження були внесені 16 тис. жінок. Було виявлено, що серед них у 1,5–2 рази зростає кількість загроз переривання вагітності, передчасних пологів, анемій, кровотеч під час пологів та інших ускладнень. Головна причина цих ускладнень – хронічний стрес. Як наслідок хронічного опромінення можна розглядати розвиток залізодефіцитних анемій. Обстеження плоду у вагітних з контрольованих районів за допомогою ультразвукового сканування та кардіотомаграфії показало, що у 35% жінок темпи росту основних показників плоду відстають. У 60% жінок виявили порушення розвитку плаценти, а у 48% - маловоддя. У 1993 р. у вагітних та новонароджених вперше було виявлено надлишкову функцію щитоподібної залози (гіпертироксинемію). У жінок, які проживають в зоні ураження, спостерігається різке зниження імунітету. Це може стати однією з причин розвитку інфекційних ускладнень як у матері, так і у майбутньої дитини.

Невтішні дані про вплив радіоактивного випромінювання на здоров'я дітей, опромінених внутрішньоутробно, були отримані внаслідок спостережень за жертвами атомних бомбардувань. Опромінення плоду у 8–12-тижневому віці призводить до відхилення у розвитку мозку, до появи у ньому атрофічних процесів. Спостерігається лінійна залежність між дозою опромінення і кількістю дітей з розумовою відсталістю. Серед групи дітей, вагітні матері яких були опромінені внаслідок аварії на ЧАЕС, були проведені комплексні обстеження. У них були виявлені відхилення у розвитку ендокринної системи, особливо щитовидної залози. Це результат надходження у організм матері радіоактивних ізотопів йоду. Комплексні дослідження нервово-психічної діяльності показали, що у дітей, опромінених внутрішньоутробно, спостерігається зниження рівня психічного розвитку за такими параметрами, як поняття, психомоторика, увага, запам'ятовування. Дослідження свідчать, що ці відхилення пов'язані з опроміненням.

Таким чином, причиною відхилень у розвитку ембріона і плоду можуть бути несприятливі чинники зовнішнього середовища та різні забруднювачі. Ось чому для народження здорової дитини потрібні не лише здорові батьки, але й здорове середовище.

Розділ 2.2

Основи анатомії і фізіології людини

Маленька дитина намагається розібрати будь-яку іграшку і з'ясувати: “А що ж там всередині?” Ця досить клопітка риса відображає особливість становлення до речей не лише індивідууму, але і людської спільноти. Перші відомості про внутрішню будову людського тіла і основні закономірності його функціонування відомі ще з стародавніх пам'яток культури Китаю, Індії, Єгипту, Месопотамії і Америки. Вони були строкатою сумішшю тонких і вдаливих спостережень та химерних і фантастичних вигадок. У більш пізніх культурах Древньої Греції і Риму будова і функціонування людського тіла стали об'єктом не лише дослідження, але й певних експериментів. У працях видатних філософів-природознавців Гіппократа, Аристотеля, Клавдія Галена та інших простежується виникнення нових біологічних наук, які стали науковою основою тогочасної медицини.

☑ Анатомія — біологічна наука, яка вивчає форму і будову окремих органів, систем і всього організму в цілому.

Розрізняють анатомію людини, анатомію тварин і анатомію рослин.

☑ Фізіологія — біологічна наука, що вивчає функціонування органів і систем організму, регуляцію життєдіяльності, взаємодію організму з зовнішнім середовищем.

Після занепаду у часи Середньовіччя, анатомія і фізіологія людини почали інтенсивно розвиватися в епоху Відродження. З'явилися не лише описові роботи і спостереження, але й суто експериментальні дослідження. Саме у цей період були зроблені важливі відкриття, пов'язані з науковим визначенням будови та функціонування більшості органів і систем. Людський організм поступово втрачав таємничий ореол Божественного творіння і ставав рівноправною частиною навколишнього органічного світу.

Кров та кровоносна система

Організм людини — складна система, яка утворена різноманітними клітинними і тканинними структурами. Існування багатоклітинного організму неможливе без існування єдиної системи сполучення, яка б об'єднувала окремі клітини і їх групи у єдине ціле. Саме цю функцію і виконує кровоносна система. Вона містить спеціалізовану рідку тканину — кров. Саме рідина виявилася зручним способом перенесення простих хімічних речовин, макромолекул та окремих клітин. Такі властивості як плинність, пружність, значна теплоємність зробили кров не лише важливим способом транспорту речовин у організмі, але і необхідним компонентом підтримки постійних фізичних умов.

Еволюція крові та кровоносної системи

Кров та кровоносна система, як і будь-яка система організму, утворилася як результат еволюційного розвитку. Найпростішою системою транспорту у живих організмах була проста дифузія. Тіло одноклітинних через всю свою поверхню контактувало з довкіллям.

У багатоклітинних організмів більша частина клітин не контактує з зовнішнім середовищем. Для таких контактів у примітивних тварин виникли спеціальні міжклітинні канали, по яких рідина просочувалася у міжклітинний простір. Цю рідину називають гідролімфою. Вона мало чим відрізняється від води.

Наступним етапом розвитку було виникнення спеціальних порожнин тіла, по яких рухалася відмінна від води гемолімфа. Гемолімфа не тільки переносила поживні речовини і продукти обміну, але й брала участь у транспортуванні газів. У ній присутні спеціальні пігменти, такі як гемоціаніни, гемоглобіни тощо. Гемолімфа рухалася по незамкнутій кровоносній системі.

З появою замкнутої кровоносної системи виникло декілька різновидів рідкого середовища — кров, лімфа, міжклітинна рідина. Вони відрізняються як за складом, так і за функціями. Кров — це не просто рідина, а своєрідна сполучна тканина. Вона не лише містить різні хімічні речовини, але й складається з клітин.

Еволюційний розвиток пройшла вся система кровообігу в цілому. Найпростіший тип замкнутої кровоносної системи у дощових черв'яків представлений двома поздовжніми судинами, з'єднаними між собою кільцевими судинами. З появою серця (у членистоногих та моллюсків) з'явилася можливість прискорити рух крові. Це, у свою чергу, дозволяє прискорити метаболізм.

У риби відбувся розподіл на окремі системи кровообігу та лімфообігу – кровоносна та лімфатична системи. Крім того, значних змін зазнала система кровообігу у зв'язку з виходом тварин на сушу. Стінки кровоносних судин потовщали, виросла маса серця. У амфібій та рептилій розпочалося виділення двох кругів кровообігу та поділу серця на камери. Вперше поділ серця на чотири камери відбувся у крокодилів. З появою теплокровності у птахів та ссавців чітко сформувалася сучасна кровоносна система, яка включає два круги кровообігу, чотирикамерне серце та судини трьох типів.

Склад і властивості крові

Кров – це основна транспортна тканина організму. Вона складає приблизно 7,7% від загальної маси організму людини. У людини з масою тіла 70 кг є близько 5 літрів крові.

Формування крові пройшло складний еволюційний шлях і відображає вдалу відповідність між будовою і функціями. Це рідка тканина, що складається з плазми та формених елементів (рис. 2.7). Кров відноситься до специфічних сполучних тканин. Плазму розглядають як міжклітинну речовину, а формені елементи – як клітини.

Кров виконує багато функцій, але до основних з них можна віднести такі:

- дихальна;
- живильна;
- екскреторна;
- гомеостатична;
- регуляторна;
- терморегуляторна;
- захисна.

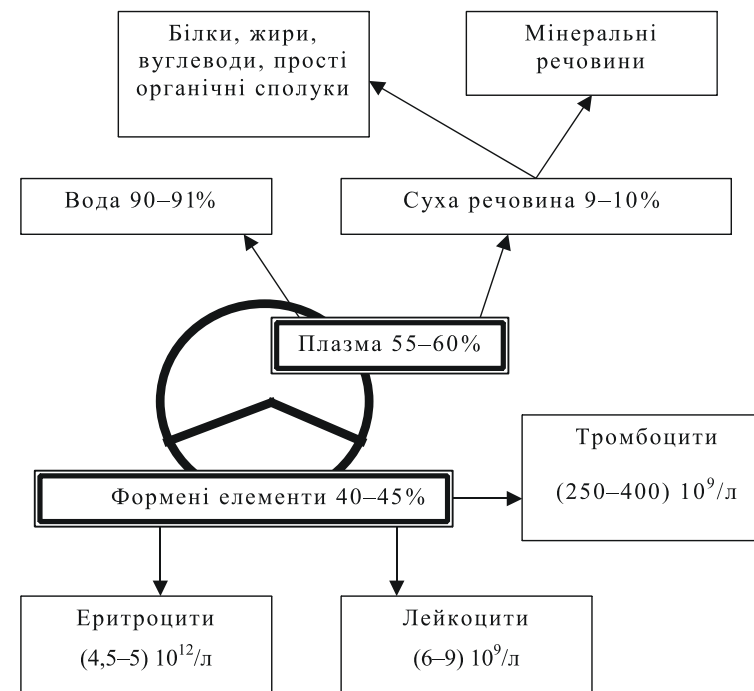


Рис. 2.7. Склад крові людини

Дихальна функція – це процес перенесення кисню від органів дихання до тканин і вуглекислого газу від тканин і органів до органів дихання. Більша частина (90%) вуглекислоти транспортується у крові у розчиненому вигляді (карбоніві сполуки), а менша (10%) – у вигляді карбоксигемоглобіну. Газообмін здійснюється внаслідок дифузії завдяки різниці парціального тиску. Кисень у крові може знаходитися лише у зв'язаному з гемоглобіном вигляді. Вуглекислий газ може також реагувати з водою з утворенням слабкої вугільної кислоти і бікарбонатів. Вміст вуглекислого газу у крові значно вищий, ніж кисню. Перепади його концентрації між артеріальною та венозною кров'ю відповідно менші. Крім цих двох газів у крові знаходиться 1,2% розчиненого азоту.

Живильна функція включає перенесення кров'ю поживних речовин від шлунково-кишкового тракту до клітин організму. Всі поживні речовини спочатку потрапляють через ворітну вену у печінку, а потім розподіляються по організму.

Екскреторна функція проявляється у видаленні з організму кінцевих продуктів обміну, надлишку води, мінеральних та органічних речовин.

Гомеостатична функція пов'язана з тим, що кров бере участь у підтриманні певного постійного внутрішнього середовища організму (рН, водного балансу, рівня глюкози та інше).

Регуляторна функція полягає у перенесенні біологічно активних речовин, які виділяються деякими тканинами (наприклад, гормонів).

Внаслідок неперервного руху та великої теплоємності кров не тільки сприяє перерозподілу тепла в організмі, але й підтриманню постійної температури тіла.

Захисну функцію виконують різні складові частини крові, які забезпечують клітинний імунітет. Ця функція також включає систему зсідання крові.

Об'єм крові залежить від виду тварин, розмірів тіла, статі та інтенсивності обміну речовин. У людини це приблизно 6–8 % від маси тіла, що відповідає у середньому 4–6 л. Кількість крові в організмі постійна, але не вся кров включена у кругообіг. Частина її знаходиться у так званих депо крові (від загальної кількості у організмі):

- у печінці – до 20%,
- у селезінці – до 16%,
- у шкірі – приблизно 10%.

Плазма крові – це рідина, яка містить близько 90% води, 7–8% білка, 1,1% інших органічних речовин, 0,9% мінеральних речовин.

- Білки крові виконують різноманітні функції і поділяються на:
- альбуміни (60%);
 - глобуліни (40%).

Альбуміни менші за розмірами, відіграють важливу роль у створенні онкотичного тиску при транспорті речовин. Глобуліни, за-

лежно від маси, поділяють на альфа-, бета- і гамма-глобуліни. При нормальному харчуванні в організмі людини виробляється за 1 добу близько 17 г альбумінів та 5 г глобулінів. Період напіврозпаду альбумінів 10–15 днів, а глобулінів – 5 днів.

Серед інших органічних речовин крові найважливішою є глюкоза. Її концентрація підтримується на постійному рівні. Це дуже важливе джерело енергії для головного мозку. Зменшення концентрації глюкози у крові, яка надходить до голови, призводить до втрати свідомості, а у крайньому випадку – до смерті. Зростання концентрації глюкози у крові призводить до видалення її надлишку з сечею.

☑ Водні розчини, що містять однакову з кров'ю концентрацію мінеральних речовин, відносять до групи фізіологічних.

Вони використовуються для відновлення кількості рідини при крововтратах (табл. 2.4).

Таблиця 2.4

Склад найпоширеніших фізіологічних розчинів для теплокровних тварин і людини

Розчин	Концентрація, г/л						
	NaCl	KCl	CaCl ₂	NaHCO ₃	MgCl ₂	NaHPO ₄	Глюкоза
Фізіологічний	9,0	-	-	-	-	-	-
Рінгера	9,0	0,42	0,24	0,15	-	-	-
Тироде	8,0	0,2	0,2	1,1	0,1	0,05	1,0

Найпростішим і найбільш вживаним є фізіологічний розчин, який містить 0,9% NaCl. Його найчастіше називають просто фізіологічним розчином. Розчин Тироде найбільш складний, але він краще за інші відповідає фізико-хімічним властивостям плазми крові.

Формені елементи крові поділяють на:


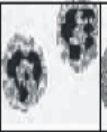





- білі (лейкоцити), які не мають забарвлення;
- червоні (еритроцити і тромбоцити), які забарвлені у червоний колір.

Вони відрізняються формою, розмірами, кількістю, терміном перебування у кров'яному руслі, фізіологічними та біохімічними

властивостями (табл. 2.5). Серед формених елементів лейкоцити – найбільш древня форма кров'яних клітин. Вони – єдині клітини гемолімфи більшості безхребетних. Еритроцитів у крові безхребетних немає. У них кров'яні пігменти знаходяться у плазмі. Тромбоцити, як виняток, зустрічаються у деяких безхребетних, але у птахів їх немає.

Таблиця 2.5

Характеристика формених елементів крові

							
Тип клітини	Лімфоцити	Нейтрофіли	Еозинофіли	Базофіли	Моноцити	Еритроцити	Тромбоцити
Розміри, мкм	6–15	12–14	12–17	14–16	16–20	6,7–7,7	1,5–3,5
Кількість у 1 літрі, ($\times 10^9$)	0–0,1	2–7,5	1,3–3,5	0–0,44	0,2–0,8	3900–6500	150–400
Лейкоцитарна формула, (%)	20–50	40–75	1–6	<1	2–10	-	-
Тривалість дозрівання, (дні)	1–2	6–9	6–9	3–7	2–3	5–7	4–5
Тривалість життя зрілих клітин, (дні)	?	0,4–декілька	8–12	?	30–365	120	8–12

☑ Лейкоцити – це безкольорові клітини, які мають ядро і входять до складу крові і лімфи.

Загальна кількість лейкоцитів менша, ніж інших клітин крові. У ссавців вона складає приблизно 0,1–0,2%, у птахів – 0,5–1,0% від кількості еритроцитів.

☑ Збільшення кількості лейкоцитів називають лейкоцитозом, а зменшення – лейкопенією.

Розрізняють фізіологічний та реактивний лейкоцитоз. Перший виникає відразу після вживання їжі, при вагітності, м'язовій роботі, сильних емоціях, больових відчуттях. Другий – стійка реак-

ція на запалювальні процеси та інфекцію. Крім того, існує злоякісний лейкоцитоз – лейкоз.

Лейкопенія пов'язана з певними інфекціями. Неінфекційна форма лейкопенії – одна з перших реакцій організму на радіоактивне опромінення. Крім того, вона може виникнути від отруєння та приймання деяких ліків.

Всім видам лейкоцитів властива амебоїдна рухливість. Її швидкість може сягати 40 мкм/хв. Лейкоцити можуть виходити через стінки капілярів. Їм властивий фагоцитоз. Один лейкоцит може захопити 15–20 бактерій. Крім того, лейкоцити виділяють захисні речовини, у першу чергу:

- антитіла антибактеріальної та антиоксидантної природи;
- речовини фагоцитарної реакції;
- речовини, необхідні для заживання ран.

Лейкоцити здатні адсорбувати на своїй поверхні і переносити деякі речовини. Більше половини лейкоцитів розташовано за межами судинного русла, з них 30% – у кістковому мозку. Можна сказати, що відносно лейкоцитів кров виступає лише як переносник.

Найголовніша функція лейкоцитів у організмі – формування імунологічної відповіді. Вона надає хребетним здатність відрізнити „своє” від „чужого”. Завдяки імунологічній відповіді організм знищує інфекції (віруси, бактерії, найпростіші), відкидає чужорідні тканини (трансплантанти), а також протидіє новоутворенням і паразитам.

Залежно від стану цитоплазми та її реакції на різні фарбники розрізняють 5 основних видів лейкоцитів, які поділяють на дві групи (рис. 2.8).

☑ Кількісне співвідношення різних видів лейкоцитів складає лейкоцитарну формулу.

У нормальних умовах вона досить стала, а відхилення у лейкоцитарній формулі свідчать про різноманітні захворювання.

Гранулоцити складають 60% всіх лейкоцитів, тривалість життя – приблизно 2 доби. Вони мають зернисту цитоплазму. Поділяють їх на:

- еозинофіли – фарбуються кислими фарбами;

- базофіли – фарбуються лужними фарбами;
- нейтрофіли – сприймають обидві фарби.

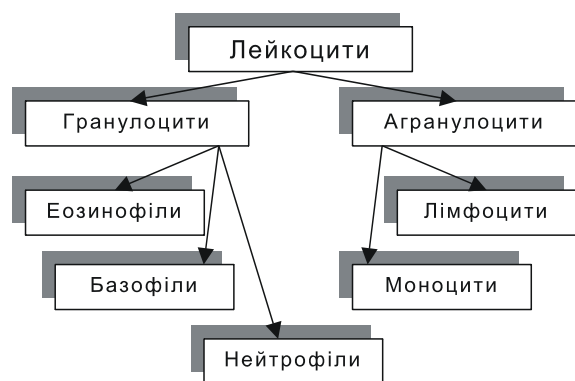


Рис. 2.8. Класифікація лейкоцитів

Перші фарбуються у рожевий колір, другі – у синій, треті – у рожево-фіолетовий. Зростання кількості еозинів – еозинофілія – супроводжує автоімунні реакції і є ознакою алергії. Базофіли продукують гепарин, який не дає крові зсідатися. Нейтрофіли, залежно від віку, мають кругле, паличкоподібне чи сегментоване ядро. Вони є найважливішим функціональним елементом неспецифічної системи захисту. За допомогою фагоцитозу нейтрофіли здатні знешкоджувати мікроби і чужі білки.

Агранулоцити поділяються на лімфоцити та моноцити. Максимальна тривалість їх життя – 8–10 діб, але дуже часто вона скорочується до годин. Лімфоцити – основна складова частина імунітету. Їх називають імунологічно компетентними клітинами. Вони здатні розпізнавати антигени і формувати імунологічну відповідь на них. В-лімфоцити виробляють специфічні антитіла, забезпечують імунологічну відповідь гуморального типу. Т-лімфоцити забезпечують відповідь клітинного типу, а також співпрацюють з В-лімфоцитами у процесі відповіді гуморального типу. Моноцити – найбільші клітини крові, вони мають найвищу фагоцитарну активність.

☑ Еритроцити – високоспеціалізовані, у дозрілій формі без’ядерні клітини, пристосовані до перенесення кисню, вуглекислого газу та інших речовин.

Вони дуже еластичні, легко входять у капіляри, які мають вдвічі менший діаметр, ніж сама клітина. Завдяки своїй формі еритроцити мають значну поверхню. Загальна площа поверхні еритроцитів тіла дорослої людини приблизно 3800 м² (у 1500 разів більша поверхні тіла). Еритроцити містять близько 95% гемоглобіну. Їх мембрани мають вибіркочувальну проникність, а поверхня здатна сорбувати і переносити поживні речовини (амінокислотні залишки, ліпіди, біологічно активні речовини). Крім того, еритроцити за допомогою спеціальних рецепторів зв’язують імунні комплекси і беруть участь у їх виведенні.

☑ Процес, при якому гемоглобін виходить з еритроцитів у плазму крові, називають гемолізом.

Гемоліз може бути навіть без розриву мембрани. У жінок еритроцитів менше, ніж у чоловіків, а у немовлят більше, ніж у дорослих. Після крововтрат, пошкодження чи зменшення утворення еритроцитів розвивається захворювання – анемія. Коли кров, яка втратила можливість зсідатися, помістити у вертикальну піпетку, то еритроцити будуть зсідати вниз. Швидкість, з якою вони осідають (ШОЕ) – важливий показник фізіологічного стану організму. Вона прискорюється під час вагітності, при гострих запальних процесах.

При деяких захворюваннях та втраті крові роблять переливання крові – від донора (людини, що дає кров) до реципієнта (людини, що отримує кров). Щоб кров не зсідалася і тривалий час була придатна до переливання, її можна консервувати за допомогою специфічних хімічних сполук, наприклад, гепарину. Кров однієї людини не завжди можна переливати іншій, оскільки може виникнути несумісність. Вона пов’язана з тим, що еритроцити донора можуть склеюватися між собою, що викликає закупорювання невеликих кровоносних судин, яке порушує нормальний кровообіг. Кров людини за системою АВО ділиться на 4 групи за наявність особливих речовин, що викликають склеювання (аглотинацію) еритроцитів. У еритроцитах є аглотиногени А і В, а у плазмі

крові аглютиніни б і в. Склеювання еритроцитів донора відбувається у тому випадку, коли аглютиноген А зустрічається з аглютиніном б, а аглютиноген В — з аглютиніном в. Тому у однієї крові людини одночасно не можуть знаходитися аглютиногени і парні до них аглютиніни. При переливанні крові потрібно враховувати, що кількість крові донора, як правило, незначна, у порівнянні з кількістю крові реципієнта. Плазма донора значно розбавляється плазмою крові реципієнта, тому аглютиніни плазми крові донора не склеюють еритроцити реципієнта. У той же час, аглютиногени в еритроцитах донора не можуть розбавлятися плазмою крові реципієнта, тому що вони обмежені клітинною оболонкою. Виходячи з цього, а також наявності тих чи інших аглютиногенів та аглютинінів, існують певні правила переливання крові, які наведені у табл. 2.6.

Таблиця 2.6

Характеристика формених елементів крові

Група крові	Аглютиногени у еритроцитах	Аглютиніни у плазмі крові	Може віддавати кров групам	Може приймати кров груп
I (O)	Відсутні	α , β	I, II, III, IV	I
II (A)	A	β	II, IV	I, II
III (B)	B	α	III, IV	I, II, III
IV (AB)	A, B	Відсутні	IV	I, II, III, IV

Групи крові успадковуються і не змінюються протягом життя людини (див. розділ 1.5). Для визначення груп крові використовуються стандартні сироватки. Найпоширенішою серед європейців є кров I (O) групи. Люди з такою групою крові — універсальні донори, оскільки у їх еритроцитах відсутні аглютиногени. Найменш поширена група крові — IV (AB). Люди з такою групою крові — універсальні реципієнти, у них відсутні аглютиніни. В Україні 36% населення має групу крові I (O), 38% — II (A), 18% — III (B), 8% — IV (AB).

☑ Тромбоцити або кров'яні пластинки — це плоскі клітини неправильної округлої форми, які у ссавців не мають ядра і відіграють важливу роль при з'єднанні крові.

Вони, як і інші клітини периферійної крові, утворюються у кістковому мозку. Період визрівання — 8 днів, а тривалість пе-

ребування у кров'яному руслі — 5–11 днів. Тромбоцити здатні склеюватися один з одним і приклеюватися до стінок судин. Завдяки цьому вони відіграють значну роль в утворенні кров'яного згустку, що особливо важливо при кровотечах, в післяопераційний період.

Крім того, ці клітини виділяють ферменти, які беруть участь на всіх етапах з'єднання крові. Тромбоцити мають здатність до фагоцитозу, тому беруть участь у імунитеті.

Будова кровоносної системи людини

У 1628 році англійський лікар, фізіолог та ембріолог У. Гарвей (1576–1657) внаслідок багаторічних кропітких досліджень показав, що у вищих тварин і людини кров знаходиться у безперервному руслі в замкнутому колі. На той час було відомо, що кровоносна система складається з серця та судин.

☑ Судини, по яких кров рухається від серця, називають артеріями. А судини, по яких кров рухається до серця, називають венами.

У. Гарвей припускав, що замкнутість кровоносної системи забезпечується тим, що артерії і вени сполучаються між собою за допомогою маленьких трубочок. Лише через чотири роки після його смерті італієць М. Мальпігі відкрив капіляри.

☑ Капіляри — це найтонші кровоносні судини, що з'єднують вени і артерії.

Стінки капілярів надзвичайно тонкі. У найменших капілярів вони утворені одношаровим епітелієм, який знаходиться на базальній мембрані. Такий епітелій має назву ендотелію. Саме загибеллю клітин ендотелію пояснюється чутливість кровоносної системи до такого негативного фактору навколишнього середовища, як радіоактивне опромінювання.

Поштовх, необхідний для руху крові по судинах, дає серце (рис. 2.9). Воно складається з двох половин: лівої (системної) та правої (легеневої). Кров між цими половинами не зміщується, тому що серце поділене поздовж товстою перегородкою. Крім того, кожна половина серця складається з передсердя та шлуночка. Шлуночки і передсердя з'єднуються між собою за допомогою стулчастих

клапанів, які не дозволяють крові рухатися зі шлуночка у передсердя. Лівий клапан двостулковий, а правий – тристулковий. У передсердя відкриваються венозні судини. У праве – верхня і нижня порожнисті вени. Вони збирають кров, відповідно, з голови і верхніх та нижніх кінцівок, таза і живота. У ліве передсердя відкриваються легеневі вени. Від шлуночків відходять артерії. Вони мають півмісяцеві клапани, які відкриваються лише при скороченні шлуночків. Це заважає крові рухатися у сторону серця. Від правого шлуночка відгалужується легенева артерія, а від лівого – аорта.

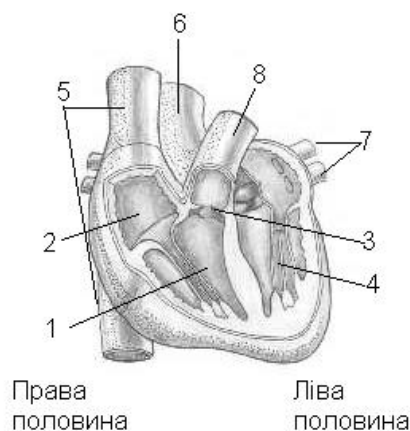


Рис. 2.9. Будова серця

- 1 – шлуночок;
- 2 – передсердя;
- 3 – півмісяцевий клапан;
- 4 – стулковий клапан;
- 5 – верхня і нижня порожнисті вени;
- 6 – аорта;
- 7 – легенева вена;
- 8 – легенева артерія.

Робота серця здійснюється скороченням серцевого м'яза, який має власний нервовий центр, що забезпечує автоматизм у його роботі.

☑ Скорочення серцевого м'яза називають систолою, а розслаблення – діастолою.

Серцевий цикл включає скорочення передсердь (систола передсердь), шлуночків (систола шлуночків), їх розслаблення і загальну паузу. У нормі систола і діастола чітко узгоджені за часом (рис. 2.10). Загальна тривалість серцевого циклу приблизно 0,8 секунди.

У людини, як і у всіх ссавців, розрізняють два кола кровообігу – велике і мале. Велике коло кровообігу розпочинається аортою, яка відходить від лівого шлуночка. Велике коло кровообігу включає всі судини, які забезпечують артеріальною кров'ю всі внутрішні органи. Закінчується велике коло кровообігу верхньою та нижньою порожнинними венами у правому передсерді, куди збирається венозна кров.

Лівий і правий шлуночки серця людини при кожному скороченні виштовхують, відповідно у аорту і легеневу артерію, приблизно по 70–75 мл крові. Хвилинний об'єм крові, яка виштовхується з серця, становить 4,5–5,0 літрів. Ці величини не постійні. При навантаженні хвилинний об'єм може зростати до 20–30 літрів. У нетренованих людей це відбувається за рахунок збільшення скорочень, а у тренуваних – головним чином внаслідок збільшення систолічного об'єму серця.

Мале коло кровообігу розпочинається у правому шлуночку легеневою артерією. На відміну від аорти, легенева артерія переносить венозну кров. По малому колу кровообігу венозна кров надходить у легені, де, внаслідок газообміну, перетворюється у артеріальну. Повертається артеріальна кров у ліве передсердя по легеневій вені.

Ліва половина серця значно товща, ніж права. Це пов'язане з тим, що велике коло кровообігу переносить кров на значні відстані.

☑ Головна функція великого кола кровообігу – транспортування кисню до всіх систем тіла та перенесення вуглекислого газу від усіх систем.

☑ Головна функція малого кола кровообігу – газообмін через легеневі капіляри, видалення вуглекислого газу з організму та забезпечення надходження кисню ззовні.

Всі компоненти кровеносної системи, за винятком капілярів, створені трьома шарами тканин. Від порожнини тіла серце і суди-

ни відділяються серозною сполучнотканинною оболонкою. За нею знаходиться м'язова оболонка (у судинах — непосмугована, у серці — міокард). Внутрішню порожнину вистилає епітеліальна тканина. Незважаючи на спільний принцип побудови, у судин різних типів є певні специфічні відмінності, пов'язані з особливостями їх функціонування. Так, наприклад, м'язовий шар у артерій набагато товщий, ніж у вен. Останні, крім того, мають додаткові клапани, які компенсують низький тиск крові і перешкоджають її зворотному рухові. Стінки капілярів, на відміну від артерій і вен, утворені лише епітелієм. Для поліпшення газообміну капіляри сильно розгалужуються, утворюючи капілярну сітку.

Майже в усіх відділах судинної системи кровоток має ламінарний характер — кров рухається окремими, паралельними осі судини, шарами. Формені елементи рухаються ближче до центру судини, а плазма — до стінок. У тонких судинах швидкість руху крові менша, ніж у товстих (табл. 2.7). Час, за який частка крові проходить велике і мале кола кровообігу, визначають за допомогою спеціальних міток. Він залежить від виду, розміру тварин та швидкості метаболічних процесів (табл. 2.8). У людини на проходження малого кола кровообігу витрачається 4,6 секунди (1/5 від всього часу), а на проходження великого — 18,4 секунди (4/5).

Таблиця 2.7

Швидкість руху крові у різних типах судин (см/сек)

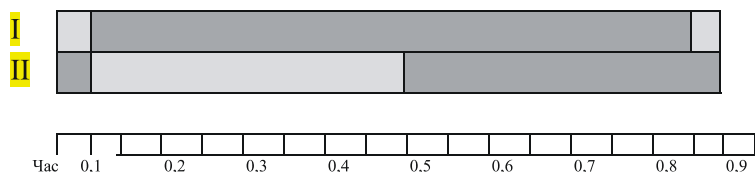


Рис. 2.10. Фази серцевого циклу у людини (пульс 75 ударів за хвилину)

I – передсердя
II – шлуночки

□ – систола
■ – діастола

Рухаючись по судинах, кров тисне на їх стінки. Найвищий тиск крові у артеріях. Він характеризує такі параметри, як робота серця, гнучкість судин, густину крові. Рівень кров'яного тиску виражається у міліметрах ртутного стовпчика і вимірюється у плечовій артерії. Більше показання тиску називають систоличним, а менше — діастоличним. У людини середнього віку систоличний тиск становить 110–125 мм рт. ст., а діастоличний — на 20–30 мм рт. ст. менше (70–80).

Регуляція роботи серця і кровоносних судин дуже складна, адже нормальне функціонування організму можливе лише при його достатньому кровозабезпеченні. Вона включає як нервові сигнали, які йдуть від центральної нервової системи та периферійних нервів, так і гуморальні механізми різної природи.

Лімфа і лімфатична система

Крім крові у організмі людини є інші рідини, серед яких важливе місце посідає лімфа. Це прозора рідина жовтуватого кольору, яка подібна до плазми крові, але у ній міститься менше білків (3 – 4%). Вміст глюкози у лімфі складає 0,1%, а мінеральних солей — 0,8 – 0,9%. Лімфа містить також ферменти, жири та інші речовини. Менший, ніж у крові, вміст фібриногену призводить до того, що при зсіданні лімфи утворюється пухкий тромб. В 1 л лімфи міститься від $2 \cdot 10^9$ до $2 \cdot 10^{10}$ формених елементів, які представлені певними типами лейкоцитів — лімфоцитами (до 55% від усіх формених елементів), моноцитами, еозинофілами.

Склад лімфи непостійний, він змінюється в залежності від обміну речовин. Так, лімфа, яка відтікає від травного тракту (тонкого кишечника), після споживання багатих на жири продуктів насичується жирами (їх вміст підвищується до 3 – 4%). Завдяки великій кількості мікроскопічних крапель жирів, лімфа набуває молочною кольору.

☑ Лімфа є складовою частиною внутрішнього середовища організму, а лімфатична система — складова частина судинної системи.

Основними чинниками, які викликають лімфоутворення є:

- підвищення кров'яного тиску;

- посилення притоку артеріальної крові;
- венозний застій;
- збільшення загальної маси крові;
- посилення діяльності органів (м'язів, печінки тощо).

Напрямок руху лімфи — від тканин до серця. Рух лімфи відбувається за рахунок стискання лімфатичних судин при скороченні скелетних м'язів, м'язів стінок судин та внаслідок присмоктувальних рухів грудної клітки при вдихові. За добу у кров людини повертається 1 — 3 літри лімфи. Вона тече по лімфатичних судинах повільно, при малому тискові з периферії до центральних лімфатичних судин і, в кінцевому випадку, до великих вен шиї. Лімфатична система становить начебто додаткове русло венозної системи, вона містить у судинах клапани, яких більше, ніж у венах. Клапани розміщені, як правило, попарно.

Основні функції лімфатичної системи такі:

- транспортна — повернення у кров розчинених у тканинній рідині речовин з кишечника (повернення жирів може розцінюватися як поживна функція);
- дренажна (пов'язана з резорбційною) — забезпечення повернення води від тканин у систему кровообігу (венозне русло);
- захисна (бар'єрна) — затримання та знешкодження бактерій, токсинів та інших сторонніх тіл, які потрапили в організм;
- кровотворна — утворення та дозрівання лімфоцитів. Остання функція тісно переплітається з захисною, оскільки лімфоцити беруть участь в утворенні імунітету.

Лімфатична система утворена системою судин, замкнених на периферійному і відкритих на центральному кінці. Найтонші судини з тупими кінцями — це лімфатичні капіляри. Вони об'єднуються у лімфатичні судини. Великі лімфатичні судини вливаються у лімфатичні стовбури, які, в свою чергу, переходять у лімфатичні протоки.

☑ Структурною і функціональною одиницею лімфатичної системи є клапанний сегмент або лімфангійон.

Він містить усі елементи, необхідні для самостійного перенесення лімфи у сусідні відрізки судин — клапани та м'язову оболонку лімфатичних судин. Лімфатичні судини пронизують

більшість тканин органів, за винятком центральної нервової системи, епітелію, шкіри, слизових оболонок, хрящів, кон'юктиви.

Лімфатичні капіляри замкнені з одного боку і мають пальцеподібну форму. Вони утворюють лімфатичну сітку, яка пронизує тканини органів. Лімфокапіляри більші за діаметром (від 0,01 до 0,2 мм), ніж кровоносні. Це дає можливість резорбувати розчини білкових речовин, які не здатні всмоктуватися у кровоносні капіляри. Крім того, в лімфатичних капілярах, на відміну від кровоносних, є клапани. Деякі з лімфокапілярів знаходяться всередині ворсинок кишечника. Лімфокапіляри у внутрішніх органах переходять у сплетення дрібних судин. Ці судини зливаються і впадають у лімфовузли.

Лімфатичні судини утворюють широкопетлясті сплетіння, разом з кровоносними судинами проходять і розміщуються у сполучнотканинних прошарках органів. Ці судини називають колекторами. Вони, у свою чергу, з'єднуються у лімфатичні стовбури, які відповідають числу і розміщенню частин тіла. Так, для нижніх кінцівок і тазу основним лімфатичним стовбуром є крижовий, для верхніх кінцівок — парні підключичні, для голови і шиї — парні яремні стовбури. У грудній порожнині, крім того, є ще парний бронхосередостінний і непарний кишковий стовбур.

Всі лімфатичні стовбури з'єднуються у два протоки — правий і грудний. Правий і грудний лімфатичні протоки відкриваються у венозне русло (у вени шиї).

Правий лімфатичний протік має довжину приблизно 10 — 12 см і збирає близько 25% всієї лімфи. Він впадає у праву підключичну вену і утворюється із злиття правих яремного, підключичного і бронхосередостінного стовбурів. У деяких випадках правий лімфатичний протік відсутній. Тоді перераховані вище стовбури впадають у — правий венозний кут (місце злиття правих внутрішньої яремної і підключичної вен).

Грудний лімфатичний протік має довжину 30 — 40 см і утворюється при злитті правого і лівого крижових стовбурів у великі вени шиї. Він бере початок у черевній порожнині і вливається у внутрішню яремну вену або у внутрішній венозний кут (місце з'єднання відповідних яремних і підключичних вен). Загальна

кількість лімфи, яка збирається грудним лімфатичним протоком складає приблизно 75% від усєї кількості лімфи.

По ходу лімфатичних судин розміщені лімфатичні вузли. Вони є одним з місць утворення антитіл і лімфоцитів, біологічними фільтрами, у яких затримуються і знешкоджуються бактерії та інші чужорідні тіла. Лімфатичні вузли здатні перебудовуватися протягом життя. Їх кількість у літніх людей (60 – 75 років) у 1,5 – 2 рази менша, ніж у юних (17 – 21 рік).

В нижніх кінцівках лімфатичні вузли розміщені у підколінних ямках, паховій області. У тазі практично всі вузли розташовані на поверхні нутрощів тазу, а також вздовж кровоносних судин. У череві є декілька сотень лімфатичних вузлів. Так, вздовж аорти і нижньої порожнистої вени їх приблизно 30 – 50, вздовж брижових артерій – більше 300.

Особливу систему лімфатичних вузлів і судин має тонкий кишечник. У ворсинках знаходяться заокруглені кінці лімфатичних капілярів до яких надходять продукти розщеплення жирів. З цих продуктів синтезуються нові жири, що з потоком лімфи потрапляють у кров. Проходячи у брижі, лімфатичні капіляри зливаються у лімфатичні судини, а потім, у свою чергу, у лімфатичні вузли, розміщені у чотири ряди.

Велика кількість лімфатичних вузлів знаходиться у грудній клітці. Частина з них розміщена на задній стінці (передхребтові, міжреберні), частина – на передній стінці (білягрудинні та інші), а частина – на нижній стінці (верхні діафрагмальні). Тут є також внутрішні лімфатичні вузли – передперикардіальні, латеральні, перикардіальні, передні та задні середостінні тощо.

Лімфатичні вузли голови та шиї розміщені в основному вздовж граничної лінії між головою та шиєю. Вони є поверхневими (лицьові, потиличні, нижньощелепні тощо) та глибокі (двочеревно-яремні, яремно-лопаткові, під'язичний тощо).

Лімфатичні вузли верхніх кінцівок розміщені поблизу плечового і ліктьового суглобів, а також під пахвою.

До органів лімфатичної системи відноситься також селезінка. Вона розташована у лівому підребер'ї від 9-го до 11-го ребра. Її маса у середньому складає 100 – 200 грам, довжина – 12 см, ширина –

8 см, а товщина – 3 – 4 см. Після 40-ка років маса та розміри селезінки починають зменшуватися. Основні функції селезінки:

- участь її лімфоцитів у імунологічних реакціях;
- руйнування частини формених елементів крові, строк життєдіяльності яких закінчується;
- повернення у печінку заліза, яке знаходилося у гемоглобіні зруйнованих еритроцитів.

Селезінка – це місце, де кровоносна система тісно взаємодіє з лімфатичною, завдяки чому кров збагачується лейкоцитами, що розвиваються у цьому органі. Кров, яка проходить через селезінку, завдяки фагоцитарній діяльності макрофагів, звільняється від еритроцитів, що загинули, та чужорідних тіл.

Таким чином, лімфатична система – це важлива складова частина внутрішнього середовища організму, яка приймає участь у метаболічних та імунних реакціях.

Система органів дихання

Як відомо, основним місцем протікання енергетичних процесів у тварин є мітохондрії. Вони здатні перетворювати енергію хімічних зв'язків у форми, які клітина легко використовує. Кисень, необхідний для таких перетворень, надає система органів дихання, а його транспортні функції всередині організму забезпечує система кровообігу. Ось чому ці дві системи внутрішніх органів тісно пов'язані між собою.

Еволюція типів дихання

Фізіологічне поняття “дихання” відрізняється від біохімічного. На відміну від біохімії, у фізіології не розглядаються процеси, пов'язані з використанням кисню у клітинах.

☑ У фізіології у поняття “дихання” включають всі процеси, які пов'язані з надходженням з навколишнього середовища кисню всередину клітини і видалення вуглекислого газу з клітини.

Всі ланки газообмінного ланцюга у тварин направлені на забезпечення постійного рівня кисню у клітинах. Суть дихання полягає у поглинанні живими організмами молекулярного кисню і

виділенні вуглекислого газу. Такий транспорт газів між клітиною і довкіллям складається з двох процесів:

- дифузія — рух часток речовини, направлений на вирівнювання концентрації речовини у середовищі;
- конвекція — це перенесення газів з потоком газової суміші чи рідини.

Молекули газу завдяки дифузії переміщуються за градієнтом концентрації з області низького парціального тиску у область високого. У випадку конвекції перенесення газів забезпечується рухом того середовища, у якому вони знаходяться.

☑ Газообмін, який забезпечується лише дифузією, називають простим диханням.

Саме цей тип характерний для одноклітинних та примітивних багатоклітинних (губки, кишковопорожнинні, плоскі черви, личинки деяких комах). У цих тварин газообмін відбувається через всю поверхню тіла, він не відділений від харчування та виділення.

Дифузія — це доволі повільний фізичний процес. На початку ХХ ст. А. Крог показав, що коли відстань, на яку повинен транспортуватися кисень, перевищує 0,5 мм, то дифузія не встигає покривати використання цього газу. Ось чому збільшення розмірів тіла та підвищення рівня організації викликало потребу у виникненні спеціалізованих систем. Вони використовували як засіб газотранспорту конвекцію. Швидкість перенесення газів у цьому випадку забезпечувалася швидкістю руху рідини. Спочатку такою рідиною було водне середовище, яке оточувало водних безхребетних. З появою кровоносної системи зовнішнє конвекційне перенесення газів доповнилося внутрішнім. Саме тому розвиток і ускладнення системи дихання невідривно пов'язані з розвитком системи кровообігу.

На думку вчених, однією з причин виходу живих організмів на сушу було збіднення водою киснем при одночасному збільшенні його вмісту у атмосфері. Молекулярний кисень у повітряному середовищі доступніший, ніж у водному. Швидкість дифузії у повітрі у 300 тис. разів більша, ніж у воді.

У перших наземних тварин системи органів дихання були дуже примітивними. У кільчастих червів газообмін відбувався через зво-

ложену шкіру. У м'якотілих з'явилися перші спеціальні органи — зябра. Різноманітні форми дихання у комах пов'язані з роботою м'язів. Трахейне дихання, в основі якого лежить дифузний спосіб газообміну, було однією з причин, які не дозволили представникам найбільш численного класу тварин набути значних розмірів.

Всі хребетні мають спеціалізовані органи дихання, які розвиваються з виростів кишкової трубки. Лише у водних (риб) та напівводних тварин (амфібій) у газообміні велику роль відіграє шкіра.

☑ Головний принцип функціонування органів дихання у хребетних — це динамічний контакт крові з повітряним середовищем.

Будова та функції органів дихання

Система органів дихання складається з порожнини носа, гортані, трахеї, бронхів та легенів. Стінки дихальних шляхів побудовані з кісткової та хрящової тканин. Внутрішня поверхня, обернена до зовнішнього середовища, вистелена епітелієм. Дрібні слизові залози постійно виділяють секрет, який зволожує поверхню. Це не лише сприяє газообміну, але й захищає внутрішнє середовище організму від проникнення чужорідних речовин. Значна роль у захисті від мікробів та пилу належить війкам епітелію.

Порожнина носа обмежена кістками черепа. Вона розділена на дві симетричні перегородки. Повітря тут зігрівається, зволожується і очищається від крупних часток пилу. Із порожнини носа повітря через хоани потрапляє у носову, а потім у ротову частини глотки і гортань.

☑ Порожнину носа і носову частину глотки називають верхніми дихальними шляхами.

Гортань розташована вздовж IV—VI шийних хребців у передній ділянці шиї. Ззаду до неї прилягає глотка, а з боків — щито-подібна залоза і великі кровоносні судини. У верхньому відділі гортані розташований надгортанник, який рефлекторно закриває органи дихання при ковтанні. Спереду глотку прикриває великий хрящ — щитоподібний, який ми легко прощупуємо у верхній частині шиї. У середньому відділі гортані на бокових стінках слизова оболонка утворює складки — голосові зв'язки. Внаслідок коливання цих зв'язок, роботи спеціальних голосових м'язів, рухів язика,

губ, щік виникає звук. Роль резонаторів виконують порожнина носа і глотка. Звукоутворення — це тісна взаємодія, яка регулюється нервовими імпульсами, що надходять з центральної нервової системи. Друга, не менш важлива, функція гортані — проведення повітря у трахею.

Трахея — це трубка завдовжки 12 см у чоловіків і 9–10 см — у жінок. Її скелет складають 18–20 хрящових напівкілець. Вони незамкнуті й відкриваються ззаду, де трахея контактує зі стравоходом. Така особливість опорної системи не заважає вільному проходженню їжі, активному рухові трахеї при кашлі та диханні.

☑ Роздвоєння трахеї на два бронхи називають біфуркацією.

Воно відбувається на рівні IV–V грудних хребців. У місці біфуркації знаходиться багато лімфатичних вузлів.

Лівий та правий бронхи називають головними. Далі вони розгалужуються на часткові, сегментарні і часточкові бронхи, які закінчуються кінцевими бронхіолами. Такий поділ відбувається за дихотомічним (кожний на два) принципом.

☑ Вся система розгалуження бронхів називається бронхіальним деревом.

Легені розташовані у грудній клітці, яка обмежена ребрами, спинним хребтом і особливим м'язом — діафрагмою. Цей м'яз зустрічається лише у ссавців. Ззовні легені покриті подвійною серозною оболонкою, яка однією стороною прилягає до легенів, а іншою — до грудної клітини. Порожнину між легеневою і пристінковою плеврою називають плевральною.

Поверхня легенів утворена дихальними бронхіолами з легеневицими пухирцями (альвеолами), якими закінчуються кінцеві бронхіоли бронхіального дерева.

☑ Від кожної дихальної бронхіоли відходять альвеолярні ходи, які закінчуються альвеолярними мішечками. Все це разом утворює структурно-функціональну одиницю легенів — ацинус.

Загальна кількість ацинусів у легенях сягає 30 тисяч. Саме у них відбувається газообмін.

☑ Сукупність ацинусів складає первинну часточку. Це близько 16 альвеолярних пухирців останнього порядку.

☑ Ділянку легені, що відповідає первинній гілочці часткового бронха і супроводжуючій його частці легеневої артерії, називають бронхолегеневим сегментом.

Такий сегмент відокремлений від інших перегородкою із сполучної тканини. У кожній легені нараховується 10 бронхолегневих сегментів.

Кожна легеня борознами поділяється на частки. Права легеня має три частинки (верхню, середню і нижню), а ліва — дві (верхню і нижню). У кожній легені розрізняють основу і верхівку. Основа прилягає до діафрагми, а верхівка міститься на рівні шийки I-го ребра ззаду і на 3 см вище з'єднання I-го ребра з грудиною.

☑ Місце входження головних бронхів у легені називають воротами. Ворота разом з легеневою артерією, легеневицими венами, лімфатичними вузлами та нервами створюють корінь легенів. Корінь легенів розташований на внутрішній поверхні легенів.

Дихальний акт і вентиляція легенів

У людини та інших ссавців будова грудної клітки дає можливість довільно змінювати її об'єм.

☑ Дихальний акт складається з фаз вдиху та видиху.

Дихальний акт забезпечується шарнірним прикріпленням ребер до хребта, подвійним шаром грудних м'язів, склепінням діафрагми та різницями тиску у плевральній порожнині і ацинусах.

☑ Вдих — це результат комплексу взаємозв'язаних активних м'язових рухів, а видих може відбуватися як самочинно, так і внаслідок м'язових скорочень.

При вдихові:

- міжреберні м'язи скорочуються, відтягують передні кінці ребер вперед і ввверх;
- діафрагма скорочується і сплющується, збільшуючи об'єм плевральної порожнини;
- тиск у плевральній порожнині зменшується за рахунок збільшення об'єму і стає нижчим атмосферного;
- повітря ззовні поринеться через дихальні шляхи у легені.

При видихові повітря виштовхується завдяки еластичності самих легенів, вазі стінок грудної клітки, тискові на розслаблену

діафрагму органів черевної порожнини. Але при м'язовій роботі такого самовільного процесу не досить. Більш глибокий видих відбувається внаслідок додаткових м'язових скорочень:

- скорочується інша група міжреберних м'язів, які опускають передні кінці ребер, зменшуючи об'єм грудної клітки.

- скорочуються м'язи черевної стінки, збільшуючи тиск на внутрішні органи, які, у свою чергу, збільшують тиск на діафрагму.

☑ Чханья — це глибокий вдих, який змінюється різким коротким видихом, а кашель — це напруження дихальної мускулатури і короткий сильний видих.

Чханья і кашель — захисні рефлекси, що перешкоджають попаданню різних речовин у дихальні шляхи і допомагають їх видаленню. Центри кашлю і чханья розташовані у довгастому мозку.

Трахея, глотка й інші дихальні шляхи не відіграють у дихальній механіці активної ролі. Вони лише проводять повітря. У механіці процесу дихання важливим є те, що при будь-яких умовах стінки грудної клітки ніколи не надавлюють на легені і не вижимають з них повітря.

☑ Збільшення і зменшення об'єму легенів відбувається завдяки різниці тисків та еластичності тканин самих легенів.

Доросла людина у стані спокою здійснює 16–20 дихальних рухів за хвилину. Співвідношення частоти дихання і серцевих скорочень становить $1/4$ – $1/5$. Розрізняють декілька легеневих об'ємів (рис. 2.11):

- загальна ємність легенів — кількість повітря, яка вміщується в усьому просторі легенів та дихальних шляхів (5200 мл);

- залишковий об'єм — кількість повітря, що залишається у легенях після найглибшого видиху (1200 мл);

- життєва ємність легенів (ЖЄЛ) — максимальний об'єм повітря, який людина може видихнути після одного максимального вдиху (4000 мл);

- дихальний об'єм — об'єм повітря, який вдихається і видихається при нормальному диханні (500 мл);

- мертвий об'єм — частина дихального об'єму, яка не бере участі у газообміні, а знаходиться у дихальних шляхах (150 мл);

- резервний об'єм вдиху (видиху) — об'єм повітря, який можна додатково вдихнути (видихнути) після спокійного вдиху (видиху). У першому випадку — 1500–2000 мл, а у другому — 1500 мл;

- хвилинний об'єм дихання — це добуток дихального об'єму на частоту дихання. У спокійних умовах дорівнює 6000–9000 мл.

Повітря, яке вдихається і видихається, а також повітря, яке заповнює альвеоли, значно різняться за хімічним складом (табл. 2.9).

Таблиця 2.9

Склад сухого повітря

Повітря	Кількість газів, %		
	O ₂	CO ₂	N ₂ та інші
Вдихуване (атмосферне)	20,94	0,03	79,03
Видихуване	16,30	4,50	79,70
Альвеолярне	14,20	5,50	80,60

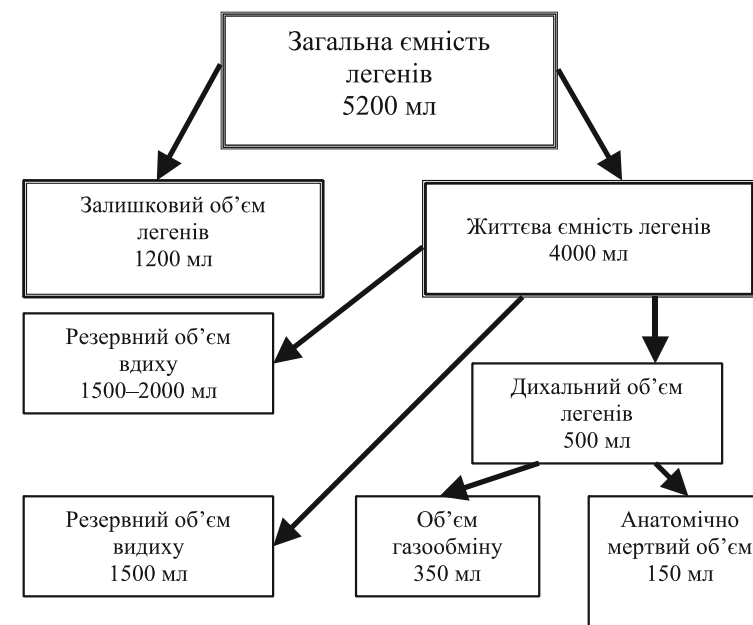


Рис. 2.11. Легеневі об'єми

Газообмін у легенях відбувається за рахунок дифузії кисню з альвеолярного повітря у кров (близько 500 л на добу) і вуглекислого газу з крові у повітря (близько 450 л на добу). Механізмом такого газообміну є дифузія внаслідок різниці парціальних тисків. Конвективне перенесення газів всередині організму забезпечується рухом крові по системі кровообігу (рис. 2.12).

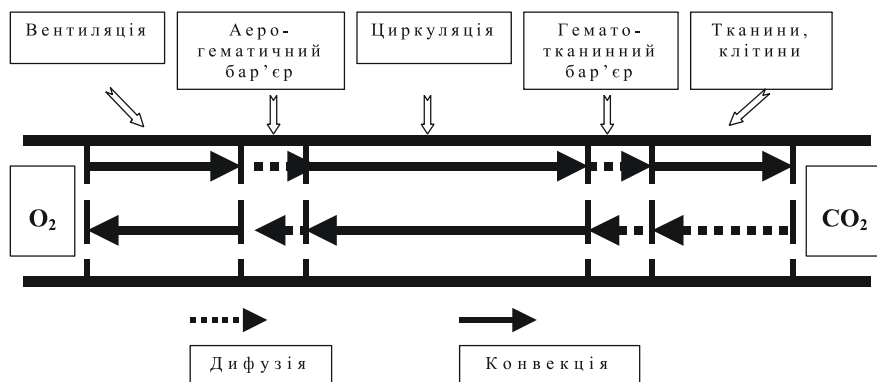


Рис. 2.12. Основні механізми газообміну у різних ланках газотранспортного ланцюга людини

Регуляція дихання

Людина може змінювати частоту дихання. Вона може навіть на деякий час взагалі його зупинити. Але затримка дихання на період, що може завдати будь-яку шкоду організму, автоматично переривається і викликає вдих. Такі реакції свідчать про наявність не тільки свідомої, але й несвідомої регуляції дихання.

Скорочення окремих груп м'язів, які беруть участь у дихальному акті, регулюється за допомогою двох спеціальних груп клітин, розташованих у різних відділах головного мозку:

- дихальний центр довгастого мозку посилає кожні 4–5 секунд сигнал, який скорочує дихальну мускулатуру;
- пневмотаксичний центр середнього мозку посилає сигнали, які пригнічують збудження дихального центру.

Злагоджена робота цих центрів відповідає за дихальні рухи. Крім того, дихальні нейрони зустрічаються і поза межами органів

дихання: у стінках альвеол, слизовій оболонці гортані і глотки. Завдяки останнім відбувається затримка дихання при попаданні їдких газів чи кришок їжі. Сильний біль у будь-якій частині тіла викликає прискорення дихання.

Крім нервової регуляції, важливе значення має також гуморальна.

☑ Гуморальна регуляція – це регуляція життєвих процесів за допомогою хімічних речовин.

Спеціальні дослідження показали, що концентрація кисню у крові мало впливає на процес дихання.

☑ Головною речовиною, яка регулює частоту дихання, є вуглекислий газ.

Саме його концентрація – головний чинник у крові, який впливає на механізм дихання. Підвищення вмісту вуглекислоти у крові, яка надходить до головного мозку, збільшує збудження дихального і пневмотаксичного центрів. Збудження першого приводить до посилення скорочень дихальної мускулатури, а другого – до зростання частоти дихання.

Для більшої надійності виконання дихальних рухів виробився ще один механізм регуляції. Біля основи кожної з внутрішніх сонних артерій знаходиться невеличке розширення – каротидний синус. Він містить рецептори, які чутливі до зміни хімічного складу крові. При підвищенні рівня вуглекислого газу та зниження рівня кисню ці рецептори посилають імпульси у дихальний центр довгастого мозку і стимулюють його роботу.

Особливості кровообігу та газообміну плода

Плід, який знаходиться у матці, не контактує безпосередньо з навколишнім середовищем, тому його шлунок і легені не працюють. Доставка поживних речовин та газообмін відбувається за рахунок кровоносних судин плаценти та пупкового канатика.

☑ Прямого сполучення між кров'ю матері і плода немає.

Кров плода утворюється у його власних тканинах, головним чином у селезінці та печінці. Але тонка капілярна сітка, яка утворюється у місці сполучення плаценти і пупкового канатика, забезпечує повний обмін речовин між матір'ю і дитиною. Кисень і по-

живні речовини дифундують з організму матері до плода, а вуглекислий газ і продукти обміну — у зворотному напрямку.

У пупковому канатику, який з'єднує плід і плаценту, знаходяться:

- дві пупкові артерії, які відходять від нижньої частини аорти;
- пупкова вена, яка проходить через печінку і впадає у нижню

порожнисту вену.

У зв'язку з тим, що легені у плода не функціонують, перехід крові з лівої половини серця у праву ускладнюється. Ця проблема вирішується за допомогою двох тимчасових утворень:

- овальний отвір між правим і лівим передсерддями;
- наявність спеціального артеріального протоку, який сполучає ниркову артерію і аорту.

Тобто серце у плода фактично трикамерне. Але, на відміну від типового трикамерного серця нижчих хребетних, де сполучаються шлуночки, у плода сполучаються передсердя. Ці анатомічні особливості зникають після народження. Неповне заростання овального отвору призводить до “синьої” хвороби. У таких дітей капіляри заповнені неокисленим гемоглобіном, який і надає шкірі специфічного кольору. Повне незаростання отвору, без відповідного хірургічного втручання, викликає смерть немовляти.

Відразу після народження переривається зв'язок між кровоносною системою матері і немовляти. Це викликає накопичення у крові вуглекислого газу. Він стимулює дихальний центр, після чого відбувається перший вдих. Легені і легеневі капіляри розправляються і починають функціонувати. Коли перший вдих немовляти затримується, то його стимулюють вдиханням повітря, яке містить 10 % вуглекислоти.

Заповнення легенів повітрям — це ознака, за якою можна визначити народилася дитина живою чи мертвою. Легені немовляти легші води і плавають на її поверхні. У мертвонароджених легені не містять повітря і тонуть у воді. Такі прості ознаки дозволяють криміналістам встановити істину.

Опорно-рухова система

Коли ми говоримо про тіло людини, то найчастіше уявляємо те, що являє собою кістково-м'язову систему, обтягнуту шкірою. Саме кістки, м'язи і шкіра створюють опору і захист для внутрішніх органів і забезпечують їх переміщення у просторі.

☑ Апарат руху і опору — це сукупність кісток, скелетних м'язів і з'єднань між ними.

Загальна характеристика апарату руху і опору

Кістки за допомогою хрящів, суглобів і фасцій об'єднуються у єдину функціональну систему, яка приводиться у рух м'язами, що одержують сигнали від нервів.

Кістковий скелет людини нараховує більше 200 кісток:

- 29 кісток черепа;
- 26 кісток хребтового стовпа;
- 25 кісток грудної клітки;
- 64 кістки скелета верхніх кінцівок;
- 62 кістки скелета нижніх кінцівок.

Скелет виконує функції:

• опори — ця функція полягає у підтримці м'яких тканин, утворенні стінок порожнин тіла, наданні тілу відповідної форми і положення у просторі;

• руху — ця функція зумовлена тим, що кістки відіграють роль важелів для м'язів;

• захисту — це пов'язано з тим, що формуючи порожнини (черепа, грудна клітка, тазова і черевна порожнини та інше), кістки захищають внутрішні органи від пошкоджень й інших впливів.

М'язи виконують рухову функцію організму як в цілому, так і для його окремих частин. В організмі дорослої людини нараховується майже 400 м'язів, які скорочуються відповідно до його волі. Їх називають посмугованими або скелетними м'язами. Перша назва відображає особливості будови відповідної м'язової тканини. Друга назва відповідає функціям. Вона менш точна, адже крім скелетних до посмугованих відносяться також мімічні м'язи.

М'язи виконують два види роботи:

- динамічну — рух тіла у просторі або переміщення частин тіла відносно одна одної;
- статичну — утримання частин тіла у відповідному положенні, протидія силам, які намагаються це положення змінити.

Обидва види роботи тісно пов'язані між собою. Статична діяльність забезпечує вихідне положення тіла, що є основою виконання динамічної роботи.

☑ М'язи в організмі знаходяться у стані деякого напруження — тонуусу.

Він підтримується імпульсами, які ідуть від центральної нервової системи. При тривалій роботі м'язи стомлюються.

☑ Стомлення — нормальний фізіологічний стан тимчасового зменшення функціональних можливостей організму внаслідок тривалої діяльності. Перевтомлення — стан організму, викликаний надмірним одноразовим перевантаженням або прогресуючим нагромадженням його.

У відповідь на нервові імпульси м'язи скорочуються і здійснюють формоутворюючий вплив не лише на кістки, зв'язки і суглоби, але й на внутрішні органи — легені, шлунково-кишковий тракт та інші. Удосконалення рухових реакцій забезпечується тренуванням:

- зростає у 2–3 рази швидкість рухів м'язів;
- збільшується у 1,5–3 рази сила скорочень;
- хвилинний об'єм серця зростає у 2–3 рази;
- об'єм легеневої вентиляції збільшується у 1,5–2 рази.

Правильно дозована фізична праця і спеціальні навантаження впливають не лише на фізичний, але й на розумовий розвиток людини. Адже ще великий фізіолог І. П. Павлов казав, що кращий відпочинок — це зміна роду діяльності.

Анатомія опорного апарату

Опорний апарат людини утворений кістками. Це особливі тверді структури, пристосовані до значних навантажень. Зовні кістка покрита тонкою оболонкою — окістям, яке складається з волокнистої сполучної тканини. В окісті містяться кровоносні та

лімфатичні судини і нерви. Кістка утворена кістковою тканиною, яка пронизана системою тонких кісткових каналців. Вона має міцність сталі, а масу алюмінію. Зовнішній шар кістки більш компактний, а внутрішній — губчастий.

☑ Спеціалізовані кісткові клітини, розташовані у позаклітинній речовині, називають остеоцитами.

Міжклітинна речовина містить різноманітні білки та тверді мінеральні речовини — гідроксиапатити. Вони зумовлюють твердість і пружність кістки.

☑ Структурною одиницею кістки є остеон або гаверсова система — це система остеоцитів і кісткових пластинок, концентрично розташованих довкола центрального каналу.

Кожен остеон складається з 5–20 кісткових пластинок, які розходяться у різних напрямках, а ззовні і з середини розташовані концентрично (рис. 2.13).

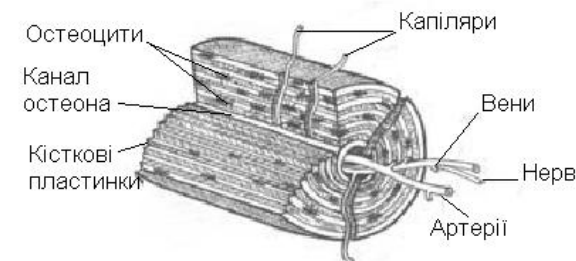


Рис. 2.13. Будова остеону

Кістки мають різноманітну будову, тому їх можна класифікувати по-різному. Вони відрізняються за формою, структурою та функціями (рис. 2.14).

Форми кісток зумовлені різним призначенням їх у організмі. Трубчасті кістки мають всередині порожнину, заповнену жовтим кістковим мозком. Вони виконують функції важелів. Губчасті кістки не мають порожнини, проміжки між пластинками губчастої речовини заповнені червоним кістковим мозком. Як правило, такі кістки є містками, які з'єднують між собою довгі кістки. Плоскі кістки не мають ніяких порожнин. Це ефективні захисні пластинки, які обмежують і прикривають важливі внутрішні органи. У повітронос-

них кістках утворюються глибокі западини – пазухи, вистелені слизовою оболонкою. Змішані кістки складаються з кісток різної будови. До неправильних кісток належить клубова кістка, хребці та деякі кістки черепа. Всі вони мають складну геометрію і забезпечують або заповнення простору у різних заглибинах, або прикріплення численних м'язів.

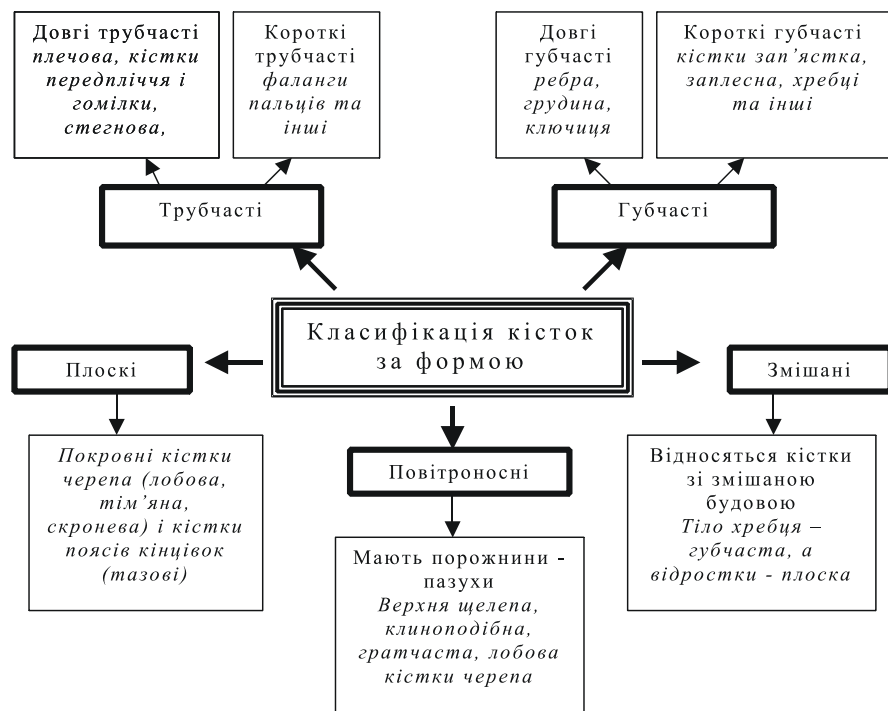


Рис. 2.14. Класифікація кісток за формою

Кістки з'єднані між собою різними способами, які відповідають функціонально заданим потребам. Розрізняють три типи з'єднання кісток:

- неперервне;
- симфіз;
- перервне.

☑ Неперервне з'єднання кісток – це з'єднання, у якому між з'єднаними кістками відсутня щілина або порожнина і є прошарок сполучної тканини.

Залежно від типу сполучної тканини, яка розташована між поверхнями кісток, розрізняють:

- фіброзне – з'єднання за допомогою сполучної волокнистої тканини по типу зв'язок (зв'язки хребтового стовпа, кісток передпліччя та ін.), швів (кістки черепа) та забивання (зуби);
- хрящове – з'єднання за допомогою хрящової тканини (тіла хребців, ребра з грудиною тощо);
- кісткове – це з'єднання змінює хрящове (з віком), виникає внаслідок переродження хряща у кістку.

☑ Симфіз – це з'єднання кісток, у товщині якого міститься невелика щілиноподібна порожнина.

У цих з'єднаннях обмежена рухливість, можливі лише невеликі зміщення кісток одна відносно одної (з'єднання лобових кісток, хребців, грудини), тому цей тип з'єднання називають також напіврухомим.

☑ Перервні з'єднання кісток – це з'єднання за типом суглоба.

Суглоб – це поширена і спеціалізована структура, яка забезпечує максимальне пристосування до руху кісток одна відносно одної. Він складається з:

- поверхонь кісток, що з'єднуються, покритих суглобовим хрящем;
- суглобової порожнини;
- суглобової капсули.

Внутрішня порожнина суглоба герметично закрита і заповнена рідиною. Тиск всередині суглоба від'ємний.

У скелеті людини розрізняють дві частини:

- осьовий скелет;
- додатковий скелет.

☑ Осьовий скелет складається з черепа, хребтового стовпа і грудної клітки. Він симетричний і є основою, до якої прикріплюються скелети кінцівок.

Скелет голови називають черепом. У ньому розрізняють такі відділи:

- лицьовий;
- мозковий.

Лицьовий череп утворює кісткову основу дихального апарата і травного каналу, а мозковий містить головний мозок, органи зору, слуху і рівноваги. Еволюційний розвиток людини супроводжувався зміною співвідношення між лицьовою та мозковою частинами черепа на користь останньої. Обидва відділи черепа складаються з кісток, з'єднаних нерухомо. Єдиною рухливою кісткою черепа є нижня щелепа. Кістки черепа бувають парними і непарними. Лицьовий череп складається з:

- парних кісток – піднебінних, скроневих, слізних і носових кісток, нижніх носових раковин;
- непарних кісток – верхньої і нижньої щелеп, лемеша і під'язикової кістки.

Мозковий череп ділиться на склепіння (дах) і основу. Внутрішня мозкова поверхня склепіння черепа нерівномірна, зі швами і витисненнями. Вона крихкіша, ніж зовнішня, тому її називають склоподібною. При травмах голови вона розтріскується і утворює велику кількість осколків. Поверхня основи черепа містить отвори, через які проходить мозковий канал, судини. Крім того, вона має велику кількість хоан. Основні кістки мозкового черепа:

- парні – тім'яна, скронева;
- непарні – потилична, лобова, клиноподібна.

Хребтовий стовп складається з 33–34 хребців, з яких 24 у дорослої людини вільні (7 шийних, 12 грудних, 5 поперекових), а решта зрослись і утворили крижову (5 хребців) та куприкову (4–5 хребців) кістки. У рідкісних випадках кількість хребців досягає 35–37 за рахунок куприкових. Незалежно від відділу хребта, всі хребці, крім першого шийного (атланта), мають однакову будову (рис. 2.15). Вони складаються з таких частин:

- тіло, розташоване спереду;
- дуги, оберненої назад, з 7 відростками, до яких кріпляться м'язи;

- парних ніжок, які з'єднують дугу і тіло;
- хребцевого отвору, який, разом з іншими хребцями, формує хребцевий канал, де проходить спинний мозок і його оболонки.

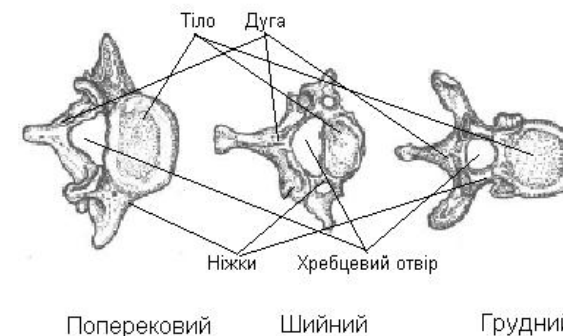


Рис. 2.15. Будова хребців людини

Грудна клітка утворена грудними хребцями, 12 парами ребер і грудиною. До бокових поверхонь грудини прикріплюються 7 пар ребер, які називають справжніми. Хрящі VIII – X пар ребер з'єднуються між собою. Це несправжні ребра. XI і XII пари ребер вільно закінчуються в м'язах передньої стінки живота, називають коливальними. Вони мають більшу рухливість, ніж інші ребра. У кожному ребрі розрізняють головку, шийку і тіло. Всі ребра побудовані однаково.

☑ Простір, обмежений грудною кліткою і діафрагмою, називають грудною порожниною.

Додатковий скелет людини утворюють кінцівки і зв'язані з ними кістки. Він поділяється на:

- пояс кінцівки;
- скелет вільної кінцівки.

☑ Пояс кінцівки – це частина скелета, яка кріпиться до осевого скелета і задіяна у формуванні грудної і черевної порожнин.

☑ Вільні кінцівки – це рухлива частина додаткового скелета.

Пояс верхньої кінцівки складається з парних кісток лопаток і ключиць. Лопатка – це плоска трикутна кістка, яка покриває груд-

ну клітку ззаду. На спинній поверхні лопатки міститься кістковий гребінь, який називають ость лопатки. Ключиця має S-подібну форму і з'єднується з грудиною і лопаткою. Її легко прощупати крізь шкіру.

Скелет вільної верхньої кінцівки поділяється на:

- плече;
- передпліччя;
- кисть.

Плече утворене плечовою кісткою. Це довга типово трубчаста кістка. Передпліччя, утворене двома кістками — ліктьовою (розміщена збоку мізинця) і променевою (розміщена збоку великого пальця). Це також типово трубчасті кістки. При переломах ці кістки здатні зазнавати ушкоджень на різних рівнях, але найбільш вразливе місце — у нижній третині.

Кисть утворена кістками, які можна об'єднати у такі групи:

- зап'ясток;
- п'ясток;
- кістки пальців кисті (фаланги пальців кисті).

Зап'ясток складається з восьми невеликих кісток. П'ясток утворений з коротких трубчастих кісток. Великий палець складається з двох фаланг, а всі інші — з трьох. Фаланги — це короткі трубчасті кістки.

Пояс нижньої кінцівки відноситься до наймасивнішої частини скелета людини, адже він повинен утримувати вагу всієї верхньої маси кісток і м'язів та слугувати порожниною для нутрощів. Він складається з тазових кісток, які парним крижово-клубовим суглобом з'єднуються з крижовою кісткою. Тазова кістка — це результат зрощення трьох кісток. Їх тіла утворюють заглиблення сферичної форми — кульшову западину. Розрізняють малий і великий таз.

☑ Малий таз — це нижня частина кульшової западини, у якій знаходяться нижні відділи сечостатевої та травної систем.

☑ Великий таз формує черевну порожнину знизу.

Форма та розміри тазу мають статеві відмінності. У жінок таз ширший і нижчий, ніж у чоловіків. Його форма і розміри значно змінюються під час пологів. Повне окостеніння кісток тазу завершується у 20 — 25 років.

Скелет вільної нижньої кінцівки поділяється на такі відділи:

- стегно;
- гомілка;
- стопа.

Стегно утворене стегновою кісткою. Це найбільша і найдовша кістка у скелеті людини. Гомілка складається з двох кісток — мало-гомілкова (розміщена збоку мізинця) і великогомілкова (розміщена збоку великого пальця). Це також типово довгі трубчасті кістки.

Стопа за загальним планом будови нагадує кисть. Її частини називаються:

- заплесно;
- плесно;
- кістки пальців стопи (фаланги пальців стопи).

Заплесно складається з семи губчастих кісток. Найбільша з них називається п'ятковою. Плесно — це п'ять трубчастих коротких кісток, а кістки пальців стопи — це фаланги.

У будові верхніх та нижніх поясів та вільних кінцівок спостерігається значна подібність, що свідчить про походження людини від тварин, які пересувалися на чотирьох кінцівках. Всі наявні відмінності пов'язані з прямоходінням та перерозподілом функцій.

Анатомія і фізіологія м'язового апарату

М'язи — це не лише м'язові клітини, але й вся сукупність сполучнотканинних оболонок і сухожилок. Сухожилкова частина м'яза за допомогою колагенових волокон приєднується до кісток. М'язи мають додатковий апарат, який складається з фасцій, слизових сумок, піхв сухожилок та інших оболонок.

☑ Фасція — це сполучнотканинна оболонка, побудована з колагенових та еластичних волокон, яка вкриває м'язи і внутрішні органи хребетних тварин і людини.

Фасції виконують опорну і трофічну функції, по них до органів і м'язів підходять судини і нерви. Відростки фасцій, які вкривають окремі м'язи, утворюють міжм'язові перегородки, які можуть бути місцем початку або приєднання м'яза. На кінці м'яза фасція зростається з сухожилками і кістками.

☑ Сухожилок — це сполучнотканинна частина посмугованих м'язів хребетних тварин і людини.

Сухожилки або прикріплюють м'язи до кісток скелету, або утворюють внутрішню основу складних м'язів. Основу сухожилків складають пучки товстих, щільно упакованих паралельних колагенових волокон, які на одному кінці тісно переплітаються з м'язовими волокнами, а на другому – вплетені в окістя. Між пучками волокон розташовані прошарки сухожилкових клітин – фіброцитів.

Існує багато способів класифікації м'язів. М'язи розділяють на групи за відповідними ознаками:

- за положенням у тілі людини (м'язи кінцівок, спини і т. п.);
- за формою (одноголові, двооголові – біцепси, триоголові – трицепси тощо);
- за напрямком волокон (поздовжні і поперечні);
- за характером роботи (статичні, динамічні);
- за функцією і напрямом руху.

Найпоширенішою і дуже зручною для користування є класифікація за функцією і напрямом руху (рис. 2.16). Ця класифікація має також найбільше практичне значення.

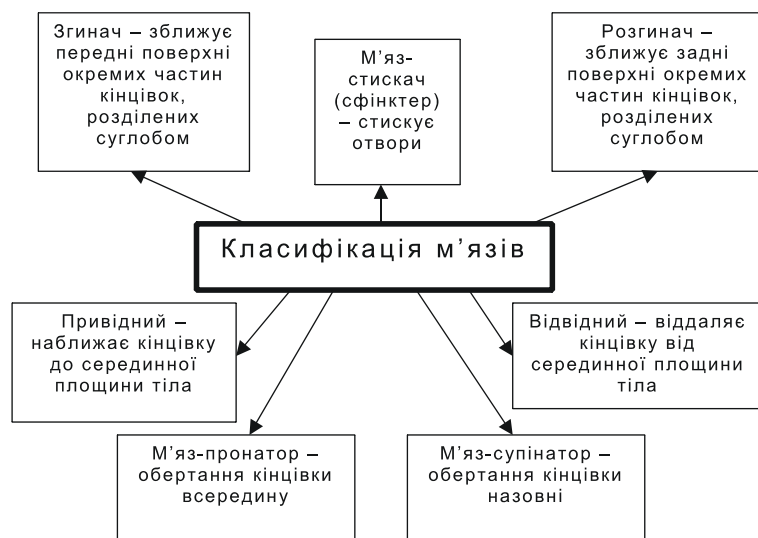


Рис. 2.16. Класифікація м'язів за функціями і напрямом руху

Для скорочення м'язів необхідна енергія і відповідний стимул. Джерело енергії залежить від типу м'язів і впливає на зовнішній вигляд м'язів, особливо на їх колір. Існує два типи м'язових волокон – швидкі і повільні.

☑ Швидкі м'язові волокна (білі волокна) служать для швидких рухів.

☑ Повільні м'язові волокна (червоні) служать для виконання тривалих рухів.

Головне джерело енергії, що використовується для роботи швидких волокон, – це вуглеводи, особливо глюкоза (див. розділ 1.2). Основним джерелом енергії для червоних м'язів служать запаси жиру. На відміну від глюкози, для розщеплення жиру необхідний кисень, адже жирні кислоти відразу двовуглецевими фрагментами вступають у цикл Кребса. Такий запас кисню повинен зберігатися безпосередньо у м'язах. Місцем зберігання кисню є спеціалізований білок міоглобін. Саме цей білок, родич гемоглобіну, надає повільним м'язам специфічного червоного кольору.

Скелетні м'язи риб побудовані головним чином з швидких м'язів, тому їх м'ясо має блідий колір. У молоденьких курчат також переважають білі м'язи грудей і червоні м'язи ніг. У диких тварин, які змушені пересуватися на значні відстані, переважають червоні м'язи, тому їх м'ясо темніше, ніж м'ясо свійських тварин. Особливо темний колір м'яса у тварин, що пірнають – кити, тюлені. Після смерті тварин м'язи частково втрачають міоглобін, тому м'ясо світлішає (дозріває).

Механізм м'язового скорочення дуже складний і тісно пов'язаний з просторовою перебудовою м'язових білків – актину і міозину.

☑ Головна особливість механізму м'язового скорочення полягає у тому, що загалом м'яз не може скорочуватися максимально, а кожне окреме м'язове волокно, навпаки, може бути або скороченим або ні.

Цілий м'яз складається з великої кількості м'язових волокон, тому його скорочення залежить від кількості м'язових волокон, які скорочуються, і синхронності їх дії. Коли м'яз отримує одинар-

ний стимул, то він відповідає скороченням, тривалість якого у людини становить близько 0,05 сек.

☑ Після скорочення м'язам потрібен деякий час на розслаблення, який називають періодом відновлення.

М'язи здатні використовувати для скорочень від 20 до 40% хімічної енергії молекул поживних речовин, наприклад, глюкози.

☑ Анаеробне окислення глікогену і накопичення молочної кислоти у м'язах при інтенсивній роботі називають кисневою заборгованістю.

У всіх тварин, які рухаються за допомогою клітинних скорочень, скоротні системи утворені волокнами, які здатні скорочуватися завдяки білковим ланцюгам. Але існують і відмінності. У більшості безхребетних є лише непосмугована мускулатура, тільки у членистоногих зустрічається посмугована мускулатура. Всі типи м'язових скорочень зв'язані з електричними явищами. У деяких тварин, наприклад, електричного ската, утворилися спеціальні м'язові клітини, у яких скорочення зведене до мінімуму, а створення електрики — до максимуму.

Основи антропології

Анатомія вивчає узагальнену “середню” людину. Але очевидно, що зовнішній вигляд людей значно відрізняється і залежить від віку, статі та інших особливостей.

☑ Антропологія — наука про людину, яка вивчає походження людини, розвиток її фізичного типу протягом всього життя, варіації фізичного типу людини.

На відміну від анатомії, антропологія вивчає індивідуальні особливості конкретної людини: статеві, вікові, конституційні, професійні, етнічні й расові. Антропологія підрозділяється на:

- антропогенез — вивчає місце людини у системі тваринного світу, процес становлення людини як виду;

- антропоморфологія — вивчає індивідуальні мінливості фізичного типу людини, вікові зміни, ознаки, пов'язані зі статевим диморфізмом, з впливом різних умов життя і праці;

- етнічна антропологія (расознавство) — досліджує антропологічний склад народів планети, його зміни у часі, формування рас,

зв'язки між антропологічними групами, історію розселення та ізоляції народів;

- фізіологічна антропологія — вивчає фізіологічні і біохімічні особливості різних груп людей.

Методи антропології близькі до методів медицини. Їх можна розділити на:

- якісні (антропоскопія) — опис пігментації, форми обличчя і тіла, кольору очей тощо;

- кількісні (антропометрія) — уніфіковані методики вимірювань розмірів тіла, його частин і співвідношення між ними.

Класичні приклади застосування цих методів можна знайти у криміналістиці. До антропоскопічних методів відноситься складання словесного портрета (опис обличчя людини за певними параметрами). У ХІХ столітті криміналісти і поліцейські широко використовували антропометричний метод француза А. Бертильйона. Це ідентифікація людини шляхом співставлення вибраних вимірних параметрів тіла (зросту, довжини пальців, розмаху рук тощо). Бертильйонаж дозволяв виявляти тих злочинців, які раніше вже потрапляли у виправні заклади. На зміну цьому методу прийшов антропометричний метод ідентифікації за відбитками пальців (папілярні лінії шкіри). Він залишається актуальним не лише у криміналістиці, але й в інших галузях, які потребують встановлення особи тощо.

У наш час антропометричні методики повністю уніфіковані. Вимірювання проводяться від чітко визначених точок тіла, які називають антропометричними точками. Вони знаходяться, головним чином, на виступах кісток і відростках, які легко виявити під м'якими тканинами.

Особливо важливим об'єктом антропометричних досліджень є череп. На голові людини виділяють не менше 11 стандартних точок вимірювання. Є навіть спеціальний розділ антропології — краніологія (від лат. *cranium* — череп). За співвідношенням між лицьовим і мозковим відділами черепа судять про етапи еволюції людини. У сучасної людини співвідношення між найбільшою шириною обличчя (між виступами виличних кісток) і поперечним діаметром мозкового відділу черепа (найбільш виступаючі

ділянки тім'яних кісток, визначається спеціальним циркулем) складає 87–100%. За особливостями будови черепа можна встановити:

- стать (чоловічий череп має грубий рельєф);
- зріст (об'єм черепа корелює зі зростом);
- вік (з віком зростає заростання швів);
- расу (кожна раса має свої усереднені пропорції) тощо.

Генетично визначені параметри опорно-рухової системи людини розвиваються з віком. У немовлят на голову припадає близько четвертої частини тіла. В міру росту дитини відносні розміри голови зменшуються. У дорослої людини висота голови – це, приблизно, восьма частина від довжини тіла. Крім того, на формування пропорцій тіла впливають харчування, фізичні вправи й інші умови зростання та навколишнє середовище.

☑ Конституція – це сукупності морфологічних і функціональних особливостей організму, яка склалася на основі спадкової програми під дією чинників середовища.

З конституцією людського тіла тісно пов'язані певні фізіологічні особливості організму. За сучасними уявленнями, конституція визначає реактивність (ступінь реакції на дію різних чинників) організму. Наприклад, від неї залежить стійкість до захворювань, особливості обміну речовин, розвиток ендокринної, нервової та інших систем.

Існує багато типів конституції. У першій половині ХХ ст. отримала поширення класифікація типів конституції французького лікаря Сиго (рис. 2.17). Він виходив з припущення, що організм людини вступає у зв'язок з навколишнім середовищем через взаємодію основних систем, які забезпечують функції життя, дихання, руху і нервових реакцій. Залежно від того, яка з систем, що забезпечує ці функції, краще розвинута, виділяють 4 типи:

- м'язовий;
- респіраторний (дихальний);
- дигестивний (травний);
- церебральний (мозковий).

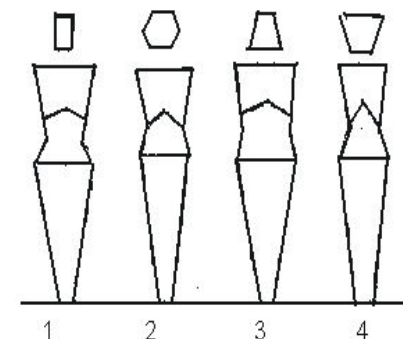


Рис. 2.17. Типи конституції:

- 1–м'язовий;
- 2–дихальний;
- 3–травний;
- 4–мозковий.

Для кожного типу характерне певне співвідношення між шириною плечей, грудної клітки і стегнового відділу скелета. Крім того, вони відрізняються будовою обличчя, яке поділяють умовно на три частини: верхню, середню і нижню.

М'язовий тип характеризується сильним розвитком мускулатури, довгими кінцівками. Грудна клітина циліндрична, плечі широкі. Обличчя прямокутне.

Респіраторний (дихальний) тип має переважно розвинуту грудну клітку, широкі плечі і вузькі крижі. Кінцівки довгі, а обличчя ромбовидного типу.

Дигестивний (травний) тип характеризується сильно розвинутою системою органів травлення (великий живіт, товстий жировий шар, коротка і широка грудна клітка, тупий міжреберний кут). Плечі широкі, а кінцівки короткі. Нижня частина обличчя більш розвинена, ніж середня і верхня (пірамідальна форма обличчя з основою до низу).

Церебральний (мозковий) тип має тонкий скелет, відносно велику голову. Грудна клітка видовжена і плоска з гострим

міжреберним кутом, розміри тулуба невеликі, маленькі кисті і стопи ніг. Обличчя пірамідальне з основою зверху.

Коли придивитися до людського тіла більш пильно, то стає зрозумілим, що крайні типи з повним набором ознак зустрічаються доволі рідко. Більшість людей не включається у такі жорсткі рамки, займаючи проміжне положення. Ось чому американський антрополог У. Шелдон у середині ХХ століття запропонував систему класифікації конституційних типів, виходячи не з дискретних типів, а з проміжних форм. За основу він взяв те, що розвиток систем організму починається з трьох зародкових листків. Відповідно, він виділив три типи:

- екторморфний;
- мезоморфний;
- ендоморфний.

Розвиток кожного типу оцінюється у балах антропоскопічним методом (від 1 до 7). Теоретично Шелдон нарахував близько 300 можливих варіантів, а реально у популяції описав 76 соматотипів (від лат. soma – тіло). Для визначення соматотипу найкраще проводити дослідження людей у віці 20–25 років, при умові нормального харчування.

Подальший розвиток досліджень конституційних типів був направлений на поєднання характеристик зовнішньої будови тіла, температури, психологічних особливостей тощо. Звичайно, не можна просто поєднати будь-які особливості психіки з конституцією. Змістовна сторона особистості формується на базі індивідуального життєвого досвіду, засвоєння морально-етичних цінностей, традицій, звичаїв, наукових знань. Але динамічна сторона значною мірою пов'язана з вродженими особливостями певної системи і конституційним типом. У людей, які належать до різних конституційних типів, є відмінності в інтенсивності секреції гормонів та в інших біохімічних показниках.

Лікарі давно звернули увагу на те, що люди з різною конституцією мають різну схильність до захворювань. Наприклад, збудник туберкульозу легень з однаковою ймовірністю може потрапити в організм людини не залежно від конституційного

типу. Але при вираженій екторморфній будові тіла і відносно низькій його масі клінічні прояви туберкульозу більш виражені, а захворювання протікає важче. Даний тип конституції не є причиною захворювання, однак, при відповідних провокуючих умовах середовища (інфікування, погане харчування), ці люди виявляються більш вразливими до збудника туберкульозу. У свою чергу, люди пікнічної будови тіла (великі розміри внутрішніх порожнин голови, грудей, черева), які працюють в умовах високого пилового забруднення (гірнична промисловість, цементні заводи, шахти), більш схильні до розвитку силікозу легень. Для цього типу встановлено статистично достовірну більшу схильність до жовчнокам'яної хвороби, атеросклерозу, захворювань серцево-судинної системи. У астеників (незначний розвиток у ширину, всі діаметри тіла нижче середніх) є більший ризик захворіти на виразку шлунка, вегетативно-судинну дистонію.

Таким чином, особливості будови опорно-рухового апарату залежать не лише від вроджених властивостей, але й підлягають впливу середовища. У свою чергу, вони можуть визначати тип реакції організму на дію чинників довкілля.

Зовнішні покриви – шкіра та її похідні

Шкіра – це особлива самовідтворювальна система, яка покриває зовні тіло людини. За площею – це найбільший орган людського тіла. Вона виконує важливі функції:

- захист внутрішніх порожнин від зовнішнього середовища;
- орган чуття і сприйняття подразнень;
- терморегуляція;
- орган виділення.

Шкіра – це досить складний орган, який побудований з двох частин (рис. 2.18):

- епідерміс – зовнішній шар, утворений епітеліальною тканиною;
- дерма – внутрішній шар, який утворений волокнистою сполучною тканиною.

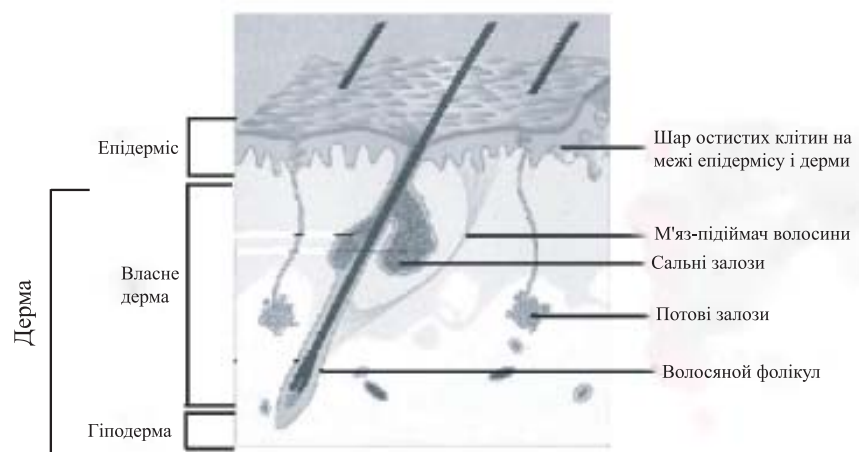


Рис. 2.18. Схема будови шкіри

Дерма поділяється на:

- власне дерму, де розташовані кровоносні судини, волосяні фолікули і залози;
- гіподерму, за допомогою якої шкіра прикріплюється до прилеглих тканини.

Епідерміс складається з 4–5 шарів клітин, в основі яких лежить базальна мембрана. Клітини, розташовані на базальній мембрані, постійно розмножуються і, в міру дозрівання, піднімаються вгору. Цикл оновлення клітин епідермісу приблизно 7–12 днів. У епідермісі є клітини декількох типів. Найважливіші з них – кератиноцити і меланоцити. Кератиноцити виробляють фібрилярний білок кератин, кількості якого в міру руху на поверхню у клітинах зростає, а самі вони втрачають ядро і відмирають. Поверхня шкіри вкрита мертвими клітинами, які поступово злущуються. Це не лише захищає нижні живі шари клітин, але і перешкоджає випаровуванню вологи. Меланоцити утворюють коричневий пігмент меланін. Він надає шкірі смаглявого відтінку. Це захист від шкідливого ультрафіолетового випромінювання.

Дерма містить кровоносні судини, лімфатичні та нервові закінчення, жирові клітини, колагенові та еластинові волокна. Залежно від розташування, дерма буває:

- тонка (папілярна) – утворена пухкою сполучною тканиною, має товщину 0,5 – 2 мм, більша частина шкіри;
- товста (ретикулярна) – утворена щільною сполучною тканиною, має товщину до сантиметра, розташована на п'ятах, підшві нігтощо.

Дерма містить велику кількість кровоносних судин. Артеріоли і вени розгалужуються, утворюючи капілярну сітку. Це важливий засіб терморегуляції. Значну роль у терморегуляції відіграють також потові залози. Вони виділяють рідину, яка, випаровуючись, сприяє охолодженню. Крім того, піт видаляє з організму деякі продукти обміну. Нервові закінчення у дермі утворюють тактильні (дотик), больові і терморцептори. Сальні залози виділяють жирний секрет, який змащує шкіру і сприяє її пружності.

До похідних шкіри відносять волосся і нігті. Волосся росте з фолікулів, що локалізуються у дермі. Кожна волосина вкрита плоскими кератинозованими клітинами. Росте волосся з клітин кореня, які інтенсивно діляться. Нігті також складаються з кератину. Ніготь лежить на поверхні нігтьового ложа. Воно містить значну кількість кровоносних судин. Ріст нігтів відбувається за рахунок поділу клітин матриксу, які знаходяться у його основі. Еволюційно волосся і нігті походять від шерсті і кігтів. У людини волосяний покрив тіла втратив своє біологічне значення (захист від низьких температур). Він зберігся у достатній кількості лише на голові, поблизу статевих органів та у деяких інших частинах тіла.

Травна система і травлення

Структура і функції травної системи у людини – це наслідок тривалого еволюційного розвитку.

☑ Головна функція органів травлення – це розщеплення складних поживних речовин їжі до більш простих та транспорт речовин як вздовж шлунково-кишкового тракту, так і у внутрішнє середовище організму, або з нього назовні.

Розвиток травної системи тісно пов'язаний з розвитком і становленням різних типів травлення.

☑ Травлення — це розщеплення складних компонентів їжі до більш простих сполук, здатних проникати у внутрішнє середовище організму. Травлення протікає під дією гідролітичних ферментів.

У сучасному тваринному світі розрізняють, в залежності від місця, де відбуваються гідролітичні процеси, три типи травлення:

- внутрішньоклітинне — ферментний гідроліз харчових речовин відбувається всередині клітини;
- позаклітинне (дистантне) — ферменти, які синтезуються клітинами травного тракту, виділяються у позаклітинне середовище, де і відбувається їх гідроліз;
- мембранне (пристінне, контактне) — займає проміжне місце між першими двома типами.

Внутрішньоклітинний тип травлення поширений у найпростіших і примітивних багатоклітинних. Він також спостерігається у окремих клітин хребетних (фагоцитоз).

Позаклітинний тип травлення є більш прогресивним. Він властивий кільчастим червам, ракоподібним, комахам, головоногим моллюскам та іншим. Особливо цей тип травлення розвинутий у хребетних. Травлення при ньому може виконуватися не лише у спеціальних травних порожнинах (порожнинне травлення), але й за межами організму. Таким чином харчуються деякі комахи та павуки.

Мембранне травлення здійснюється ферментами, які розташовані на мембранних структурах кишкових клітин. Цей тип травлення був відкритий у 1958 році російським дослідником О. М. Уголевим.

На перший погляд здається, що позаклітинне та контактне травлення походять від внутрішньоклітинного. Але, за сучасними уявленнями, ні один з цих типів травлення не може вважатися більш древнім, ніж інший. На всіх рівнях організації тварин (від найпростіших до людини) зустрічаються всі названі типи. Незважаючи на це, у вищих тварин внутрішньоклітинне травлення в основному втратило своє значення. Воно виступає як захисний механізм.

Типи травлення характеризуються не лише за місцем дії, але й за джерелами ферментів:

- власне травлення — джерелом ферментів є сам організм;
- симбіонтне травлення — реалізується за рахунок симбіотичної мікрофлори (жуйні, терміти, сумчасті);
- аутолітичне травлення — перетравлювання їжі завдяки ферментам, що у ній містяться.

Власне травлення характерне для людини і багатьох видів тварин. Цей тип травлення найбільш поширений у тваринному світі. Симбіонтний тип травлення зустрічається у деяких видів хребетних тварин і комах. Найвищого розвитку симбіонтне травлення досягло у жуйних. Їх шлунок складається з чотирьох відділів — рубця, сітки, книжки і сичуга. Лише останній є шлунком у загальному розумінні. Рубець жуйних — це величезна бродильна камера, заселена мікробами (анаеробними і аеробними бактеріями, грибами, інфузоріями). Аутолітичне травлення має місце, наприклад, при поїданні трав'яними тваринами рослин. Рослинні клітини можуть частково розщеплюватися власними ферментами. Такі ж аутолітичні ферменти містить грудне молоко ссавців.

Будова органів травлення

Загальна довжина травного каналу людини 8–10 м. Система органів травлення складається з:

- шлунково-кишкового тракту (ротова порожнина, глотка, стравохід, шлунок, тонка і товста кишки);
- травних залоз, які виділяють у порожнину шлунково-кишкового тракту різні речовини, необхідні для розщеплення їжі (слинні залози, печінка, підшлункова залоза).

☑ Порожнина рота — це початок шлунково-кишкового тракту.

У неї відкриваються протоки слинних залоз, тут містяться зуби та язик. Головна функція порожнини рота — механічне подрібнення їжі, формування грудки їжі, її змочування та часткове розщеплення вуглеводів.

Зуби — це окостенілі сосочки слизової оболонки. Кожен зуб має коронку, яка виступає у ротову порожнину, шийку, охоплену яснами, та корінь, який утримується у зубній альвеолі щелепи і закінчується верхівкою (рис. 2.19). Зубні корені оточені окістям —

періодонтом, збагаченим кровоносними судинами. Зуб складається з видозміненої кісткової тканини — дентину, який на коронці покритий емаллю, а в ділянці шийки і кореня — цементом. Внутрішня порожнина зуба заповнена зубним м'якушем — пульпою. У риб, гризунів та примітивних ссавців зуби майже однакові. У людини, хижаків та деяких інших тварин зуби відрізняються за формою.

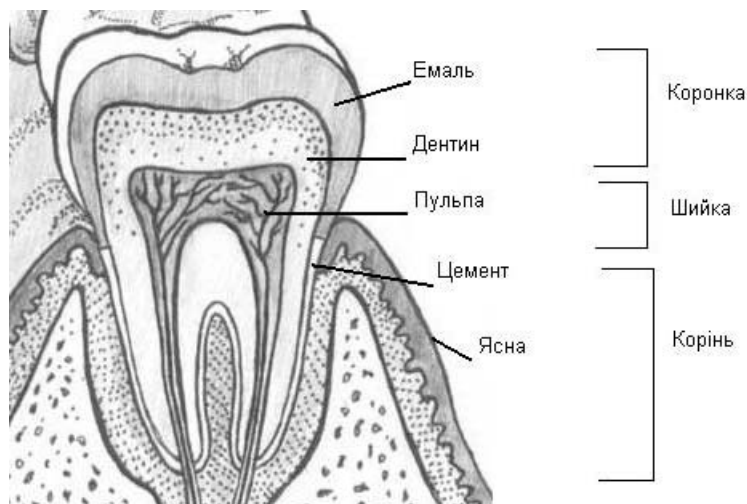


Рис. 2.19. Будова зуба

☑ Короткий запис кількості зубів називають зубною формулою.

Для кожної систематичної групи тварин можна скласти власну й зубну формулу. Зубна формула дорослої людини наведена на рис. 2.20.

2 різці	1 ікло	2 малі корінні (премоляри)	3 великі корінні (моляри)
2 різці	1 ікло	2 малі корінні (премоляри)	3 великі корінні (моляри)

Рис. 2.20. Зубна формула людини

У людини зуби ростуть двічі: спочатку 20 молочних, а потім 32 постійних. Ріст молочних зубів, їх випадання та ріст постійних зубів відбуваються у певному порядку і залежать від віку. Молочні зуби за своєю будовою дуже подібні до постійних. Вони мають коронку, шийку і корінь. Їх випадання — це включення генетично зумовленого процесу деградації. Воно починається випадінням різців у 6—8-річному віці. Але перші постійні зуби з'являються у 5—8 років — великі кутні. Треті великі кутні зуби називаються зубами мудрості, вони прорізаються у дорослому віці. Гігієна та збереження зубів — важлива проблема для сучасної людини.

Язик складається з посмугованої м'язової тканини, покритої слизовою оболонкою. На випуклій поверхні язика (спинці) розташовані сосочки. У них залягають нервові рецептори загальної та смакової чутливості.

☑ Глотка — це спільна частина дихальних та травних шляхів.

Цей спільний орган вказує на єдність ембріонального походження органів дихання і органів травлення. Під час ковтання хрящ надгортанник рефлекторно перекидає вхід у гортань, запобігаючи проникненню у неї їжі.

☑ Стравохід — м'язово-слизова трубка, по якій їжа проходить у шлунок.

Він починається на рівні VI шийного хребця, а закінчується на рівні XI грудного хребця під діафрагмою. Стравохід має три фізіологічні звуження — на початку, на рівні біфуркації трахеї, на місці проходження через діафрагму. У цих місцях нерідко затримуються випадково проковтнуті сторонні предмети, погано пережована їжа і токсичні речовини (алкоголь, кислоти, луги і т.п.). Верхня третина м'язової оболонки стравоходу утворена посмугованими м'язами, а нижні відділи — гладенькими. На межі зі шлунком знаходиться особливий круглий м'яз — сфінктер. Звичайно його отвір закритий. Він відкривається лише тоді, коли до сфінктера доходить хвиля скорочень від ковтального руху. Рідина, яка проходить по стравоходу швидше, ніж перистальтична хвиля, затримується у стравоході до тих пір, поки не відкриється сфінктер.

Довжина стравоходу — 23–25 см, а довжина шляху від передніх зубів до шлунка — 40–42 см.

☑ Шлунок — це товстий м'язовий мішок, де відбувається хімічне і механічне перетворення їжі.

Більша частина шлунка знаходиться у лівій половині тіла, а менша — у правій. Він поділяється на три частини:

- дно шлунка (кардіальна область) — розташоване зверху, найближче до серця;
- тіло шлунка — середня частина;
- пілорична область — частина, від якої відходить кишечник.

Верхній край шлунка, обернений догори і вправо, називають малою кривиною. Нижній (випуклий) край шлунка, обернений донизу і ліворуч, називають великою кривиною. Довжина шлунка — 21–25 см, об'єм — 1–3 л. Форма шлунка змінюється залежно від його наповнення. При ковтанні шлунок рефлекторно розширюється, щоб дати місце їжі, яка має надійти. Під дією перистальтичних хвиль та шлункового соку їжа перетворюється у хімус.

☑ Хімус — це кашоподібна рідина, утворена з їжі і насичена травними ферментами і соками.

На межі між шлунком і тонкою кишкою знаходиться пілоричний сфінктер, який періодично випускає невеликі порції хімусу у кишку. Шлунок звільнюється від їжі залежно від її виду через 1–4 години.

Іноді у шлунок потрапляє недоброякісна їжа, яку потрібно звідти видалити. У більшості ссавців, за виключенням гризунів, існує захисний рефлекс — блювання. Його можна викликати не лише сторонньою речовиною у шлунку, але й надавлуванням на корінь язика та напівкružних каналів вуха. Центр блювання знаходиться у середньому мозку і координує скорочення шлунка, черевної стінки, розкривання сфінктерів і закривання входу у гортань.

☑ Тонка кишка — це відділ шлунково-кишкового тракту, у якому відбуваються основні хімічні процеси травлення і всмоктування перетравленої їжі.

Вона розпочинається за пілорусом. У тонку кишку не лише відкриваються протоки великих травних залоз, але й містяться численні маленькі залози, які виділяють кишковий сік. Відносна довжина тонкої кишки у різних тварин залежить від типу харчування. У рослиноїдних вона довга, у хижаків — коротка, а у всеїдних (в тому числі і у людини) — проміжної довжини. Тонка кишка людини завдовжки 2,8–4 м і товщиною — 2,5 см. Розрізняють три відділи тонкої кишки:

- дванадцятипала кишка;
- порожня кишка;
- клубова кишка.

Дванадцятипала кишка — починається від пілоруса на рівні першого поперекового хребця, має довжину 25–30 см і форму підкови. У неї відкривається загальна жовчна протока та протока підшлункової залози. Пошкодження слизової оболонки дванадцятипалої кишки називають виразкою. Іноді це захворювання плутають з виразкою шлунка. Функціонально дванадцятипала кишка є місцем, де відбувається насичення хімусу головними ферментами травлення.

Порожня і клубова кишки мають на своїй поверхні складки слизової оболонки та кишкові ворсинки. Це необхідно для забезпечення контактного травлення і для збільшення поверхні всмоктування.

Кожна кишкова ворсинка — це пальцеподібний виріст висотою близько 1 мм, утворений одношаровим війчастим епітелієм (рис. 2.21). Вона складається з клітин, які утворюються у її нижній частині, а в міру дозрівання переміщуються у верхню частину. Цей цикл триває близько трьох днів. Келихоподібні клітини утворюють слиз.

У місці впадання тонкої кишки у товсту знаходиться клубово-сліпокишковий клапан. Він перешкоджає зворотному надходженню вмісту товстої кишки у тонку.

Рух їжі у тонкій кишці відбувається за рахунок двох типів скорочень:

- перистальтичних, які рухають хімус вздовж кишки;
- маятникоподібних, які просто перемішують вміст кишки.

Окрема перистальтична хвиля не розповсюджується далі 10–12 см, маятникоподібні рухи повторюються майже 10 разів на хвилину. Вздовж тонкої кишки їжа проходить приблизно за 8 годин.

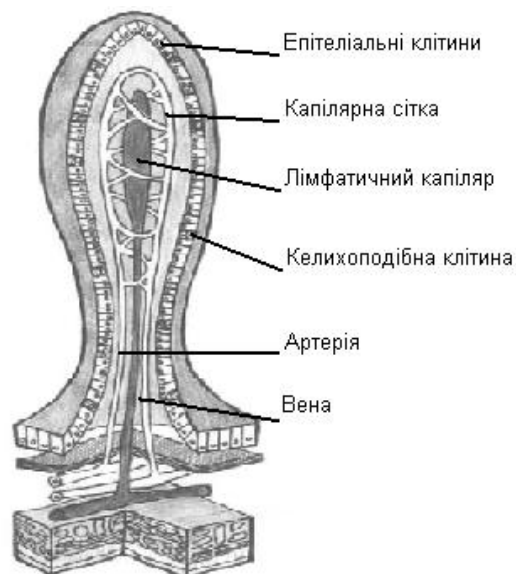


Рис. 2.21. Будова ворсинки

☑ Товста кишка – кінцевий відділ травного каналу.

Вона товща та коротша за тонку і поділяється на:

- сліпу кишку з червоподібним відростком;
- висхідну ободову кишку;
- поперечну ободову кишку;
- низхідну ободову кишку;
- сигмоподібну ободову кишку;
- пряму кишку.

Довжина товстої кишки – 1–1,5 м. Слизова оболонка товстої кишки на відміну від тонкої не має ворсинок, а утворює складки місяцеподібної форми. Сліпа кишка у людини втратила своє

значення при травленні. Але іноді вона накопичує частки не розщепленої до кінця їжі, і тоді виникає запалення – апендицит. Коли таке запалення призводить до пошкодження цілісності кишкового тракту, то воно стає джерелом важкої інфекції – перитоніту.

Таким чином, шлунково-кишковий тракт – це досить довга трубка, у різних відділах якої їжа затримується на різний час і поступово розщеплюється на складові частини, які всмоктуються (рис. 2.22). Травлення відносять до катаболічних процесів. Але енергія, яка утворюється при розщепленні полімерів до мономерів, не використовується, а виділяється у вигляді тепла.

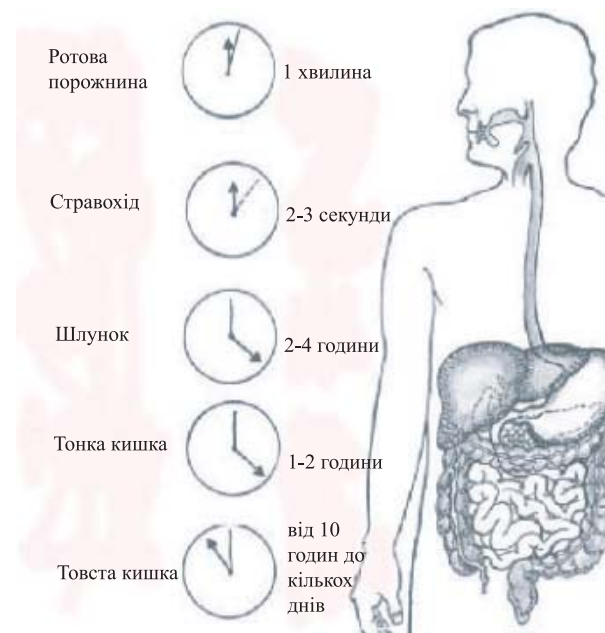


Рис. 2.22. Час проходження їжі через шлунково-кишковий тракт

Травні залози

Шлунково-кишковий тракт – це травна трубка, яка забезпечує пересування і механічні перетворення їжі. Хімічні перетворення відбуваються під дією речовин, які виділяються травними залозами.

☑ Травні залози – це екзокринні органи, які виділяють ферменти та інші речовини, що сприяють хімічним перетворенням компонентів їжі.

Екзокринні залози, на відміну від ендокринних, мають спеціальні трубки (протоки), по яких їх секрет поступає у порожнину травної трубки. Травні залози розділяються на великі та дрібні:

- великі – розташовані поблизу шлунково-кишкового тракту;
- дрібні – знаходяться у слизовій оболонці травного каналу.

До великих травних залоз відносяться великі слинні залози, печінка, підшлункова залоза. Малі травні залози розміщені у слизових оболонках язика і ротової порожнини, шлунка та тонкого кишечника. Великі і малі травні залози виділяють різні речовини, які забезпечують процес травлення.

☑ Великі слинні залози розташовані у лицьовій частині голови і відкриваються у ротову порожнину.

У людини три пари великих слинних залоз, які виробляють водянисту та слизисту слину. Перша необхідна для змочування сухої їжі, а друга склеює частки їжі і полегшує їх проходження по травному каналу. Кожна залоза має масу близько 30 г, а разом вони виробляють 1,5–2 літри слини. Розрізняють:

- привушні залози, які розташовані безпосередньо перед вухами;
- підщелепні, які розташовані перед кутами нижньої щелепи.
- під'язикові, які розташовані на дні ротової порожнини.

Привушні залози виділяють лише водянисту слину, підщелепні та під'язикові – водянисту та слизову.

Слина – це рідкий секрет, який має слабокислу реакцію з рН 6,5–6,8. Вона на 98,5 – 99,5% складається з води, у якій розчинені мінеральні речовини. Крім того, до складу слини людини і деяких ссавців (гризуни, зайцеподібні, примати) входять такі ферменти, як кисла амілаза (птиалін) та мальтаза. Травну функцію виконує також слина деяких комах і моллюсків. У них вона містить основні травні ферменти. У змії у слині є отрута, яка використовується як засіб захисту і нападу. У кровосисних тварин (п'явки, комарі, кліщі) слина містить антикоагулянти,

які запобігають згортанню крові. Діяльність слинних залоз контролюється нервовими центрами, розташованими у довгастому мозку.

☑ Печінка – найбільша екзокринна залоза тіла людини, яка практично не виробляє травних ферментів, за невеликим виключенням.

Її маса сягає 1,5–2 кг. Вона розташована у правому підбер'ї, верхньою поверхнею прилягає до діафрагми, а нижньою – до шлунка. Особливе місце печінки у організмі підкреслюється особливостями її кровопостачання. Місце входження у печінку печінкової артерії, ворітної вени, лімфатичних судин та супутніх нервів називають воротами печінки. Ворітна система печінки – це капілярна сітка, створена розгалуженнями печінкової артерії, яка збирається у ворітну вену. Особливість цієї капілярної системи полягає у тому, що у ній не відбувається кровообіг. Ворітна система забезпечує інтенсивні метаболічні процеси печінки.

Участь печінки у травленні полягає у виробленні жовчі, яка сприяє перетравленню жирів шляхом їх емульгації. Протягом доби у здорової людини виділяється 500–1200 мл жовчі. Розрізняють два види жовчі:

- печінкову – яка виділяється безпосередньо у кишечник, не залежно від травлення (світла злегка в'язка рідина);
- міхурову – яка накопичується у жовчному міхурі (жовто-бура або зеленкувата в'язка рідина).

Та жовч, яка виділяється безпосередньо у кишечник сприяє перистальтиці і приймає участь у емульгації жирів. Більша частина жовчі збирається у грушоподібному жовчному міхурі місткістю 25–70 см³. Жовчні протоки довжиною 3,5 см відкриваються у дванадцятипалу кишку. Виділення міхурової жовчі відбувається окремими порціями у відповідь на вживання їжі. Жовч містить жовчні кислоти, пігменти і холестерин.

Жовчні кислоти синтезуються з холестерину, а в кишкову порожнину потрапляють у вигляді натрієвих і калієвих солей. Такі солі мають амфіпатичні властивості й виступають у ролі детергентів. Головна функція жовчних кислот це емульгація жирів, яка

сприяє їх перетравленню. Після обробки жовчними кислотами утворюються краплі жиру, які містять лише близько мільйона молекул. Така тонка емульсія може переходити через кишковий бар'єр у лімфу. До 90 % жовчних кислот повертається у печінку після всмоктування у нижніх відділах кишечника. Фонд жовчних кислот за добу проходить 6–10 обертів.

Жовчні пігменти (білірубін та білівердин) – це продукти розпаду гемоглобіну, які мають характерний колір. У людини і хижаків переважає білірубін, який має золотисто-жовтий колір, а у травоядних – білівердин, який має зеленкуватий колір. Саме жовчні пігменти надають колір калу.

Холестерин – це простий ліпід, який утворюється під час процесу засвоєння насичених жирних кислот і відіграє важливу роль у організмі. Холестерин є попередником різних гормонів і жовчних кислот, використовується для побудови клітинних мембран. При порушеннях обміну холестерин може створювати практично нерозчинні утворення, які називають жовчними камінцями. Вони викликають запалення жовчного міхура – холецистит. У дуже важких випадках жовчні камінці закривають жовчну протоку. Надлишок жовчі потрапляє у кров і розноситься по всьому організму, а жовчні пігменти фарбують слизові оболонки, очні яблука і шкіру у жовтий колір. Такий стан називають жовтухою. Жовтуха може виникнути не лише при закупорці жовчної протоки, але й при різних захворюваннях печінки – гепатитах. Важкою формою гепатиту є вірусний гепатит (хвороба Боткіна). Підвищений вміст холестерину у крові є причиною однієї з найстрашніших хвороб сучасності – атеросклерозу (у пер. з грецького – “тверда каша”). При атеросклерозі на внутрішніх гладеньких стінках артерій утворюються жироподібні відкладення з холестерину та інших ліпідів, які поступово накопичують ще й іони кальцію. Такі затверділі бляшки частково закривають судини, обмежують доступ артеріальної крові до життєво важливих органів. Коли це міокард, то виникає ішемічна хвороба серця (“грудна жаба”). Головний шлях боротьби з підвищенням вмісту холестерину у крові – спеціальні дієти, перехід на харчування ненасиченими жирами.

Печінка не лише приймає участь у травленні, це один з ключових метаболічних органів. Вона відіграє велику роль у знешкодженні токсичних речовин, обміні глюкози, перетворенні аміаку в сечовину, синтезі білків сироватки крові, фосфоліпідів та в інших метаболічних процесах. Роль печінки у обміні речовин розглядається у подальшому підрозділі (“Всмоктування у шлунково-кишковому тракці та основні шляхи перетворення поживних речовин”).

☑ Підшлункова залоза – це залоза, яка виділяє основні травні ферменти, здатні гідролізувати більшу частину поживних речовин їжі.

Підшлункова залоза розташована позаду шлунка і відкривається у дванадцятипалу кишку поряд з жовчною протокою. Одна її третина міститься праворуч від середньої лінії тіла, а дві третини – ліворуч. У людини і у більшості хребетних тварин (за винятком деяких риб) у цій залозі анатомічно з'єднано відразу два різних типи внутрішніх залоз:

- екзокринна – залоза зовнішньої секреції, пов'язана з виділенням секрету у травний канал;
- ендокринна – залоза внутрішньої секреції, мікроскопічні скупчення (острівки Лангерганса), які виробляють гормони і виділяють їх безпосередньо у кров.

Екзокринна частина підшлункової залози виділяє проферменти головних травних ферментів, які містяться у прозорому підшлунковому (панкреатичному) соку. Крім того, підшлункова залоза виділяє значну кількість бікарбонату, який, нейтралізуючи HCl, змінює рН з сильно кислого (у шлунку) до лужного (рН соку підшлункової залози у середньому 7,5–8,8). За добу ця залоза людини виробляє близько 1,5–2 л соку. При закупорці протоки підшлункової залози у людей розвивається посилений апетит, але маса тіла зменшується через недостатність травлення. Порушення роботи підшлункової залози називають панкреатитом. Характеристика і особливості дії основних ферментів підшлункової залози наведено у наступному підрозділі (“Біохімічні механізми процесу травлення”).

☑ Малі травні залози розташовані у слизових оболонках відповідних відділів шлунково-кишкового тракту і утворені залозистим епітелієм.

Малі слинні залози, розташовані у слизовій оболонці ротової порожнини і язика, як і великі, виділяють слину. Її хімічний склад і властивості подібні до слини, яку продукують великі слинні залози.

У слизовій оболонці шлунка є численні шлункові ямки, у кожному з яких відкривається 3–7 шлункових залоз. Вони містять клітини трьох типів:

- обкладочні – виділяють соляну кислоту, яка створює кисле середовище;
- головні – виробляють комплекс протеолітичних ферментів (пепсиноген, гастрин, ренін тощо);
- додаткові – секретують слиз, бікарбонат тощо. Слиз захищає стінки шлунка від хімічного самопошкодження, а бікарбонат, разом з соляною кислотою, регулює рН шлункового соку.

Секрет шлункових залоз, змішуючись з їжею, перетворюється у хімус. У людини об'єм секреції шлункового соку становить 2,0–3,0 л на добу. Натщесерце реакція шлункового соку нейтральна або лужна, а після прийому їжі – сильно кисла. У першому випадку соляна кислота не виділяється, а у другому вона активно секретується. Величина рН чистого шлункового соку після їжі близько 1, але звичайно, коли він розбавлений їжею, то рН складає близько 3.

Величина рН шлункового соку – це важливий клінічний показник. Захворювання шлунка називають гастритами. Розрізняють гастрит з підвищеною кислотністю (навіть натщесерце та при наявності їжі рН шлункового соку і хімусу залишається дуже кислим), зі зниженою кислотністю (рН шлункового соку недостатньо кисле через недостатню кількість у ньому соляної кислоти) і з нульовою кислотністю (шлунковий сік має реакцію, близьку до нейтральної, або слаболужну).

Ферменти шлункового соку (пепсин, гастрин, ренін тощо) відрізняються від більшості інших тим, що вони мають оптимум рН у кислій області. Як правило, у порожнину шлунка вони виділяються у форму зимогенів, які потім активуються шляхом відщеплення певних груп.

Кишкові залози поділяють на дві групи, у залежності від їх розташування:

- брунерові – розташовані у дванадцятипалій кишці;
- ліберк'юнові – розташовані у інших відділах тонкої кишки.

Вони продукують за добу майже 2,5 л кишкового соку. Він має рН близько 7,2–7,5, але при підвищеній секреції соку рН вмісту кишечника змінюється до 8,6. Значна частина соку складається зі слизу та відмерлих епітеліальних клітин, а рідка частина – з ферментів, мінеральних речовин і мукопротеїдів. Кишковий сік містить більше 20 різних травних ферментів.

Характеристика основних ферментів, які виділяються малими травними залозами наведена у наступному підрозділі (“Біохімічні механізми процесу травлення”).

Біохімічні механізми процесу травлення

Вживання їжі – необхідна складова частина людського життя. З часом від простого споживання сирих продуктів людська цивілізація перейшла до їх обробки і створила справжнє мистецтво – кулінарію. Але фізіологічна і біохімічна основа травлення залишається незмінною, спільною для всіх тварин.

☑ У шлунково-кишковому тракті ссавців відбуваються гідролітичні реакції, внаслідок яких складні біомолекули розщеплюються на мономери і у такому вигляді всмоктуються.

Реакції гідролізу біополімерів, з яких складається їжа, каталізуються специфічними ферментами, котрі виділяються у різних відділах травного каналу (табл. 2.10). Ці реакції відбуваються у відділах шлунково-кишкового тракту при значеннях рН, які змінюють одне одного і охоплюють інтервал від 1 до 9.

Таблиця 2.10

Ферментативна характеристика процесу травлення

Фермент	Місце утворення	Середовище	Зв'язки, які розщеплюються	Субстрат	Продукт
Амілаза слини	Слинні залози	Нейтраль - не	α -глікозидні	Полісахариди	Дисахариди
Мальтаза	Слинні залози	Нейтраль - не	α -глікозидні	Дисахариди	Моносахариди
Ліпаза	Слинні залози	Нейтраль - не	Ефірні зв'язки між кислотами і спиртами	Жири молока	Гліцерин, жирні кислоти
Пепсин	Шлунок	Кисле	Внутрішні пептидні зв'язки	Білки	Пептиди

(продовження)

Ренін (хімозин)	Шлунок	Кисле	Пептидні зв'язки у казеїні	Казеїн	Пептиди
Трипсин	Підшлункова залоза	Лужне	Внутрішні пептидні зв'язки	Білки	Пептиди
Хімотрипсин	Підшлункова залоза	Лужне	Внутрішні пептидні зв'язки	Білки	Пептиди
Ліпаза	Підшлункова залоза	Лужне	Ефірні зв'язки між кислотами і спиртами	Жири	Гліцерин, жирні кислоти
Амілаза	Підшлункова залоза	Лужне	α -глікозидні	Полісахариди	Дисахариди
Рибонуклеаза	Підшлункова залоза	Лужне	Фосфорноефірні зв'язки	РНК	Рибонуклеотиди
Дезоксирибонуклеаза	Підшлункова залоза	Лужне	Фосфорноефірні зв'язки	ДНК	Дезоксинуклеотиди
Карбоксипептидаза	Залози тонкої кишки	Лужне	Пептидні зв'язки з карбоксильного кінця	Білки	Пептиди, вільні амінокислоти
Амінопептидаза	Залози тонкої кишки	Лужне	Пептидні зв'язки з амінного кінця	Білки	Пептиди, вільні амінокислоти
Ентерокиназа	Залози тонкої кишки	Лужне	Пептидні зв'язки трипсиногене	Трипсиноген	Трипсин
Мальтаза	Залози тонкої кишки	Лужне	α -глікозидні	Мальтоза	Глюкоза
Сахараза	Залози тонкої кишки	Лужне	α -глікозидні	Сахароза	Глюкоза, фруктоза
Лактаза	Залози тонкої кишки	Лужне	β -галактозидні	Лактоза	Глюкоза, галактоза

Ферментативний гідроліз їжі розпочинається у ротовій порожнині, продовжується у шлунку й закінчується у тонких кишках.

☑ Вуглеводи — одні з найпоширеніших складових різних видів харчових продуктів.

Людина споживає, головним чином, крохмаль, глікоген, сахарозу, лактозу. Ферменти, які розщеплюють ці полісахариди,

розривають α -глюкозидні зв'язки. Розщеплення вуглеводів, за майже однаковими механізмами, відбувається у людини в ротовій порожнині та тонкій кишці. Фермент амілаза розщеплює крохмаль до мальтози, а фермент мальтаза закінчує процес утворенням глюкози. Різниця між амілазою та мальтазою, які виділяються у різних відділах шлунково-кишкового тракту, полягає у їх походженні та оптимальному значенні рН. Кислі амілаза та мальтаза виділяються слинними залозами, лужна амілаза — підшлунковою залозою, а лужна мальтаза — кишковими залозами. Для перших двох ферментів оптимальне значення рН 6,5–6,8, а для других — 7,5. У більшості ссавців (людина як виняток) амілаза виділяється лише підшлунковою залозою. Крім полісахаридів, у раціон людини входять дисахариди, сахароза та лактоза. Їх розщеплення відбувається під дією кишкових ферментів сахарази (інвертази) і лактази (β -галактозидази). Активність останнього ферменту змінюється з віком — у малят вона вища, ніж у дорослих. У багатьох представників африканської та азійської рас і у деяких людей індивідуально лактазна активність у дорослому віці зникає зовсім. Виникає неприйнятність молока. У таких людей лактоза молока залишається у кишечнику і починає бродити під дією мікробів. Це викликає діарею і метеоризм. Крім того, з рослинною їжею до шлунково-кишкового тракту потрапляє значна кількість целюлози і пектинів. Ці полісахариди у організмі людини та більшості тварин власними ферментами не перетравлюються через відсутність ферментів, здатних розщеплювати β -глюкозидні зв'язки.

☑ Ферменти, які розщеплюють білки, називають пептидазами.

Розщеплення білків розпочинається у кислому середовищі шлунка. Головні клітини слизової оболонки виділяють профермент пепсиноген, який автокаталітичним шляхом у шлунковому соку перетворюється у пепсин. Кисле середовище шлунка розгортає білкові молекули. Денатурація полегшує перетравлювання білків, адже ферментам стають доступні всі пептидні зв'язки. Пепсин розриває пептидні зв'язки, які утворені ароматичними та деякими іншими амінокислотами. Це основний фермент шлункового травлення. Крім того, у шлунку знаходяться також інші пептидази:

- гастрин (гастрин), який має близьку до пепсину ферментативну активність;

- пепсин В, який розщеплює желатину сполучної тканини;
- ренін, котрий звурджує молоко.

Зміна кислотності середовища з кислого у шлунку до лужного у тонкій кишці дезактивує шлункові пептидази. Подальше розщеплення білків відбувається під дією ферментів, які виділяються у порожнину тонкого кишечника з підшлункової та кишкових залоз. Ферменти підшлункової залози виділяються, як і пепсин, у вигляді попередників — трипсиногена, хімотрипсиногена і прокарбоксіпептидази. Така особливість є захистом проти самоперетравлення цими пептидазами клітин, у яких вони виробляються. При гострому панкреатиті, який зумовлений порушеннями процесу виділення панкреатичного соку, попередники ферментів перетворюються у пептидази занадто рано. Внаслідок цього вони починають руйнувати клітини підшлункової залози. Це дуже важкий хворобливий стан, який може закінчитися смертю хворого. Хімотрипсиноген і прокарбоксіпептидаза перетворюються у хімотрипсин і карбоксіпептидазу під дією трипсину. А трипсин утворюється з трипсиногену за допомогою ферменту ентерокинази, яку виділяють кишкові залози. Вони також виділяють амінопептидазу. Кожна з пептидаз діє на специфічні ділянки білків, розщеплюючи їх до пептидів і амінокислот (табл. 2.11).

Таблиця 2.11

Механізми дії пептидаз шлунково-кишкового тракту

Ферменти	Пептидні зв'язки, які розщеплюються
Пепсин	Тирозин, фенілаланін, триптофан, лейцин, глутамін, глутамінова кислота
Трипсин	Лізин, аргінін
Хімотрипсин	Тирозин, фенілаланін, триптофан
Карбоксіпептидаза	Послідовне відщеплення амінокислот з С-кінця молекули білка
Амінопептидаза	Послідовне відщеплення амінокислот від N-кінця молекули білка (за виключенням проліну)

У кишечнику людини більшість тваринних білків гідролізується повністю. Виняток становлять деякі фібрилярні білки, наприклад, кератин. Багато рослинних білків, особливо білки зерен злаків, перетравлюються погано. Це пов'язане з тим, що насіння рослин покрите целюлозною оболонкою. Для того, щоб покращити перетравлення білків зерен, їх досить розмолоти. Але зустрічається захворювання стіаторея, при якому ферменти тонкої кишки не здатні гідролізувати окремі водорозчинні білки. Ці білки (наприклад, гліадин) пошкоджують епітелій кишок. Дійовим засобом лікування при такій хворобі є виключення зернових продуктів з харчування.

☑ Перетравлювання жирів і ліпідів ускладнюється тим, що це гідрофобні речовини.

Перетравлювання жирів можливе лише при наявності жовчі, яка їх емульгує і робить доступними для ферментів. Ліпаза виділяється у порожнину кишечника у вигляді проліпази. При наявності жовчних кислот і білка коліпази вона відщеплює одну або дві крайні жирні кислоти від тригліцеридів, утворюючи натрієві або калієві мила та 2-моноацилгліцерили.

У товстих кишках відбувається розщеплення їжі, у якому беруть участь ферменти кишкових, молочних та гнильних бактерій, котрі утворюють корисну мікрофлору кишок. Кишкова мікрофлора людини у незначних кількостях розщеплює целюлозу, утворюючи леткі жирні кислоти, які мають бактерицидні властивості. Бактерії є важливим джерелом деяких вітамінів для людини. Порушення нормальної мікрофлори товстої кишки (дисбактеріоз) — важке захворювання, особливо для дітей, яке спричиняє обезводнення організму. Воно може розвинутися після приймання великої кількості антибіотиків. Розпад білків у товстому кишечнику протікає за типом гниття з виділенням токсичних продуктів (індол, фенол, скатол). Якщо печінка не встигає їх знешкодувати, то розвивається інтоксикація (отруєння) організму.

Всмоктування у шлунково-кишковому тракті та основні шляхи перетворення поживних речовин

Мономери, які утворилися у порожнині кишечника повинні потрапити у внутрішнє середовище організму, подолавши клітинний бар'єр, який створює епітелій.

☑ Всмоктування – це транспорт різноманітних речовин з травного каналу через мембрану епітеліальних клітин до внутрішнього середовища організму.

Це складний процес, який включає як просту та полегшену дифузію, так і активний транспорт. Основним місцем всмоктування є тонка кишка, особливо порожня і клубова. Тут у процесі еволюції виник складний всмоктувальний апарат зі складок, ворсинок і мікрворсинок, який збільшує поверхню всмоктування.

☑ За винятком жирів, які надходять спочатку у лімфу, хімічні речовини, що всмокталися, потрапляють у кров, а звідти – у печінку.

Печінка – основний центр розподілу поживних речовин у хребетних. Це один з ключових органів не тільки у системі органів травлення, але й у всьому обміні речовин. Саме вона є центром розподілу і подальших перетворень поживних речовин у ссавців. У печінці для основних класів поживних речовин існують свої шляхи біохімічних перетворень.

Всмоктування вуглеводів відбувається у формі водних розчинів моносахаридів. Цей процес іде за механізмом активного транспорту. Галактоза всмоктується швидше, ніж глюкоза, а глюкоза – швидше, ніж фруктоза. Моносахариди перетворюються у глюкозу. У печінці глюкоза фосфорилується і надалі використовується у п'яти основних напрямках (рис. 2.23):

- для підтримування постійного рівня глюкози у крові;
- для синтезу глікогену, який відкладається у печінці та м'язах;
- надлишок глюкози перетворюється у жирні кислоти (відкладаються у формі жирів у запас) та холестерин (використовується на синтез фосfolіпідів для побудови мембран);
- окислювальне фосфорилування з утворенням АТФ;
- перетворення на пентози, необхідні для синтезу нуклеїнових кислот (пентозофосфатний шлях).

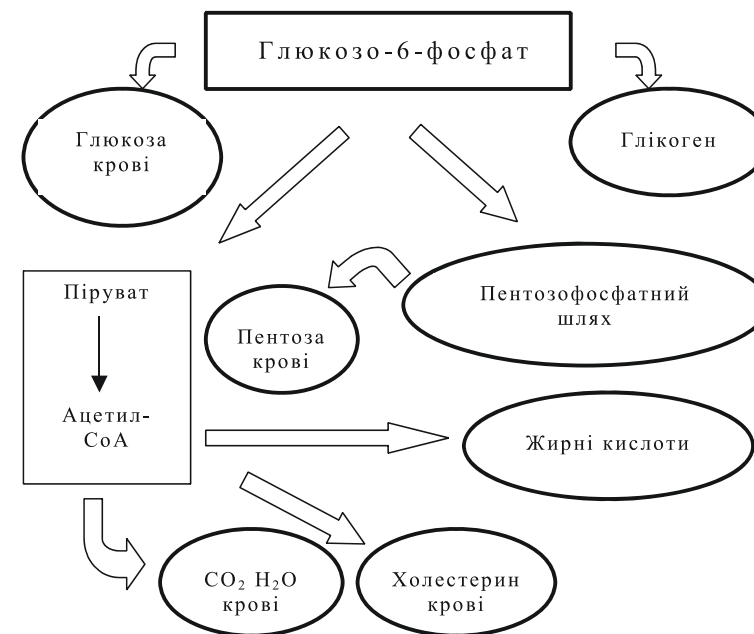


Рис. 2.23. Шляхи перетворення глюкози у печінці

Білки всмоктуються у вигляді амінокислот. У печінці амінокислоти використовуються також у п'яти можливих напрямках (рис. 2.24):

- амінокислоти можуть транспортуватися у інші тканини для забезпечення біосинтезу білка;
- амінокислоти використовуються у печінці для забезпечення біосинтезу білків плазми крові і печінки;
- амінокислоти служать початковим продуктом для синтезу нітрогеновмісних речовин (азотистих основ, гемів та інших);
- амінокислоти можуть дезамінуватися і вступити у цикл Кребса;
- амінокислота аланін може дезамінуватися і перетворитися на глюкозу крові. Ця система бере участь у підтриманні постійного рівня глюкози у крові.

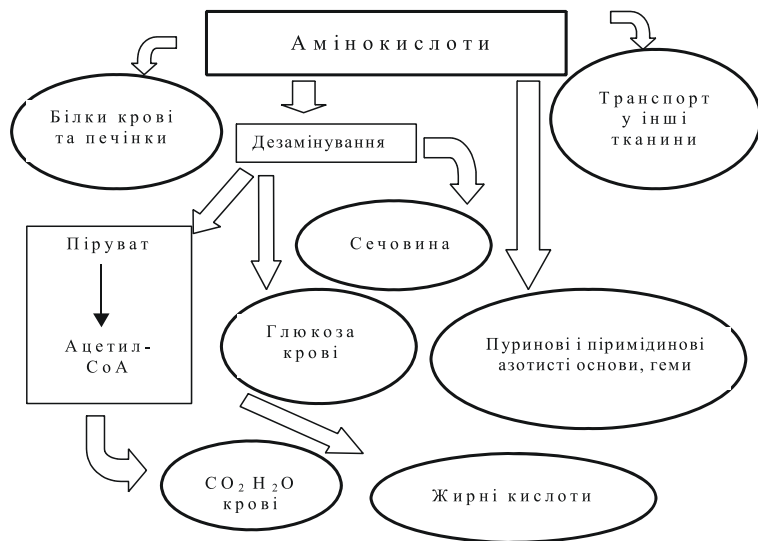


Рис. 2.24. Шляхи перетворення амінокислот у печінці

Всмоктування жирів починається з того, що мила та 2-моноацил-гліцероли емульгуються і поглинаються клітинами кишечника. У цих клітинах знову синтезуються тригліцериди, які проникають у лімфу. Діаметр емульгованих крапель жирів (хіломікронів) близько 1 мкм, тому лімфа набуває молочного кольору. Хіломікрони мають гідрофільну оболонку з фосфоліпідів і спеціальний білок, який не дає їм злипатися. Через грудну протоку вони проходять у підключичну вену. Через 1–2 години тригліцериди виводяться з крові і перетворюються у жирову тканину.

Стінки шлунка набагато гірше пристосовані до всмоктування, ніж інші частини шлунково-кишкового тракту. Тут всмоктуються лише вода, лікарські речовини, алкоголь, електроліти, моносахариди, гормони.

Товста кишка — головне місце всмоктування води та електролітів. Крім того, тут у невеликих кількостях всмоктуються амінокислоти, моносахариди, вітаміни та інші речовини. Пору-

шення всмоктування води у товстій кишці та швидкості її скорочень викликає розлади діяльності шлунково-кишкового тракту. Деякі інфекційні захворювання викликають подразнення слизової оболонки (дизентерія тощо). Від цього посилюється перистальтика і виникає понос (діарея). Протилежне явище — запор — зв'язане з тим, що вміст кишечника рухається дуже повільно і всмоктується надлишок води. Запори часто супроводжуються головними болями і загальним погіршенням самопочуття. Це виникає не через всмоктування у кров отруйних речовин, які містяться у калі, а через механічне подразнення прямої кишки.

Складові частини раціону людини

У стародавні часи, коли обробка їжі була лише термічною, а єдиним способом зберігання продуктів — їх засолення, проблем з повноцінністю раціону не було. З розвитком промисловості з'явилася можливість консервувати продукти, а термічна обробка супроводжувалася ще й обробкою тиском. Ось тоді і виявилось, що тривале зберігання харчів, одноманітна дієта — це чинники, які можуть викликати порушення здоров'я людини. Дослідження медиків встановили, що такі хвороби, як цинга, рахіт, бері-бері тощо, пов'язані з неправильним харчуванням. Розробка теорії повноцінного харчування — одне із значних досягнень сучасної науки. Дослідження показали, що їжа має містити не лише джерела енергії, але й конкретні речовини, які є незамінними компонентами харчування (рис. 2.25).

☑ Незамінні компоненти раціону — це речовини, відсутність яких у харчуванні викликає серйозні порушення метаболізму та розвитку.

Вуглеводи, жири і білки є основним джерелом енергії. Калорійність вуглеводів 17,6 кДж/г, жирів — 39,8 кДж/г, білків — 18,0 кДж/г. Крім того, ці речовини є основним пластичним матеріалом для клітин. Деякі жири та білки можуть виступати також як незамінні компоненти раціону. У цьому випадку вони містять, відповідно, незамінні жирні кислоти або незамінні амінокислоти.

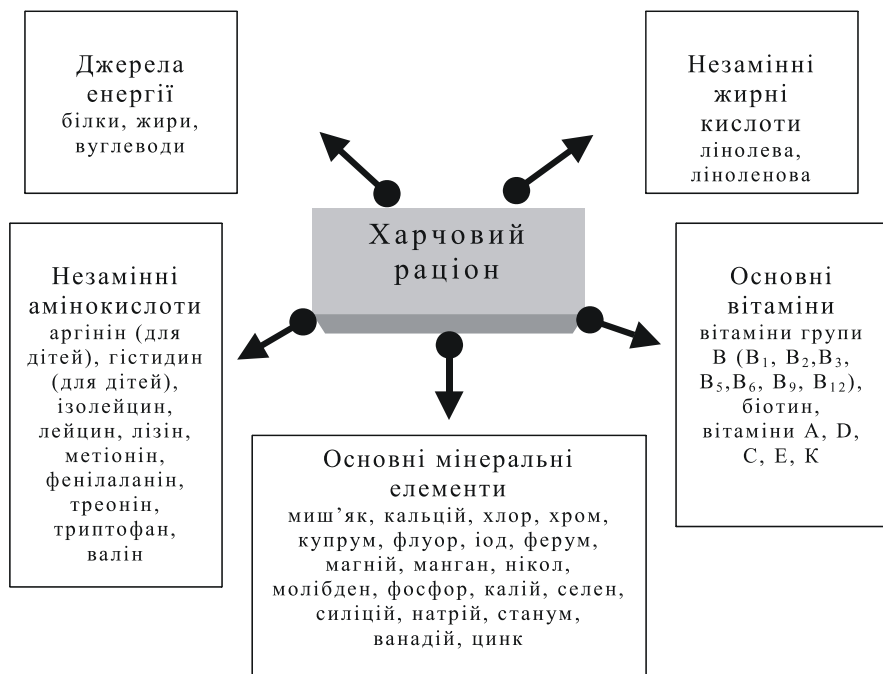


Рис. 2.25. Необхідні складові частини раціону людини

Незамінні жирні кислоти (лінолева та ліноленова) у достатніх кількостях містяться у рослинній їжі, рибі та птиці. У м'ясі копитних та молочних продуктах їх недостатньо для задоволення потреб організму. Лінолева кислота ($C_{18}H_{32}O_2$) – жирна кислота з двома подвійними зв'язками. Вона є основою багатьох рослинних масел, у тому числі соєвого, кукурудзяного, рапсового. Ліноленова кислота входить до складу лляного масла. Вона має три подвійних зв'язки.

Білки їжі не тільки джерело амінокислот для побудови нових білків організму, але й основа синтезу багатьох нітрогенвмісних молекул. Тваринні організми, на відміну від мікробів, не можуть синтезувати всі 20 стандартних амінокислот. Тому амінокислоти, які не синтезуються в організмі, повинні поступати з їжею. Для дорослої людини незамінними є 8 амінокислот, добова потреба у

яких варіює від 0,5 г (триптофан) до 2 г (лейцин, фенілаланін). Немовлятам та дітям потрібна ще амінокислоти аргінін і гістидин. У дорослих вони утворюються у достатніх кількостях у печінці внаслідок синтезу сечовини.

Поживна цінність білків залежить не лише від їх амінокислотного складу, але і від засвоюваності. Тваринний білок більш повноцінний, ніж рослинний. Незамінні амінокислоти повинні поступати з їжею постійно, адже амінокислоти не запасуються. Для характеристики якості білкової їжі використовують поняття хімічної та біологічної цінності.

☑ Хімічна цінність – це відповідність амінокислотного складу білків стандартному білкові (білкові молока чи яєць).

☑ Біологічна цінність – це величина, обернена до кількості даного продукту, необхідного для підтримки азотного балансу.

Коли білок містить всі необхідні компоненти і всі вони всмоктуються, то його біологічна цінність становить 100 (табл. 2.12). Якщо біологічна цінність їжі менша 100, то це не означає, що деякі харчові продукти погані. Просто, для того, щоб задовольнити мінімальну потребу у незамінних амінокислотах, їх потрібно споживати дуже багато. Так, наприклад, у одному шматку білого хліба міститься 2 г білка. Добова потреба у білкові для дорослого 20-літнього чоловіка становить 54–56 г. Враховуючи те, що менше третини цього білка не відповідає нормі, за добу потрібно з'їсти 70 шматків білого хліба. Підвищити амінокислотну повноцінність рослинної дієти можна комбінуючи різні продукти. Наприклад, блюда з кукурудзи і бобів містять весь набір амінокислот, хоча жоден з цих продуктів окремо не є біологічно повноцінним.

Таблиця 2.12

Якість білків деяких харчових продуктів

Продукт	Хімічна цінність	Біологічна цінність
Жіноче молоко	100	95
Яловичина	99	93
Яйце	100	87
Коров'яче молоко	95	81

(продовження)

Очищений рис	67	63
Кукурудза	49	36
Білий хліб	47	30

Раціон людини змінювався відносно основних харчових речовин (табл. 2.13). Змінювалася не лише пропорція між основними харчовими продуктами, але й хімічний склад цих основних продуктів. Ідеальний раціон враховує сучасні рекомендації щодо вкладу різних продуктів у сумарну калорійність раціону.

Таблиця 2.13

Зміни харчового раціону, % (на прикладі США)

Продукти	Раціон 1910 р.	Сучасний раціон	Ідеальний раціон
Вуглеводи	56	46	58
Крохмаль	38	28	48
Цукор	18	18	10
Білки	12	12	12
Жири:	32	42	30
– насичені	-	16	10
– мононенасичені	-	19	10
– поліненасичені	-	7	10

Регуляція процесів травлення

Споживання їжі – це такий же ритмічний фізіологічний процес, як сон, дихання тощо. Його регуляція дуже складна, включає як гуморальні, так і нервові механізми.

☑ Гуморальний рівень регуляції споживання їжі виконується спеціальними гормонами, залежить від концентрації поживних речовин у крові і травних шляхах.

☑ Нервова регуляція споживання їжі включає як свідому, так і несвідому регуляцію за рахунок нервових імпульсів.

Важливий внесок у дослідження всіх видів регуляції зробив видатний російський вчений І. П. Павлов. Розроблені ним методи досліджень та зроблені за їх допомогою відкриття були справ-

жньою революцією у фізіології. Але регуляція цих процесів настільки складна, що багато тонких механізмів травлення залишаються загадкою і до нашого часу.

Важливим органом, який регулює процеси травлення, є гіпоталамус – частина проміжного мозку. Встановлено, що пошкодженням ділянок гіпоталамусу можна викликати збільшення і відсутність споживання їжі, зниження рухливості стінок травної трубки. Гіпоталамус впливає на центри харчової мотивації і підвищення розбірливості у їжі та інше. Центральна нервова система регулює споживання їжі за допомогою таких процесів як голод, апетит, ситість та анорексія.

☑ Голод – це відчуття необхідності прийому їжі.

Він може супроводжуватися складним комплексом проявів, включаючи муки голоду та інші складні фізіологічні й психологічні реакції.

☑ Апетит – це бажання прийому їжі.

На відміну від голоду, який виникає при виснаженні запасів поживних речовин, апетит може зберігатися навіть після їжі. На апетит сильно впливають емоції та різні стимули. Ситість – це відсутність бажання їсти, яка виникає після прийому їжі.

☑ Анорексія – це стан, при якому фізіологічні сигнали голоду залишаються, але харчова поведінка повністю відсутня.

Функції організму людини і тварин підкоряються загальним законам термодинаміки. Тому споживання надмірної кількості їжі викличе зростання маси тіла, а недоїдання – її зменшення. Для визначення оптимального харчування велике значення має спосіб життя і ступінь фізичних навантажень. Сучасне людство стикається з двома протилежними проявами у проблемі харчування – недоїданням і виснаженням та ожирінням.

У зв'язку з економічними та демографічними проблемами у країнах, що розвиваються, гостро стоїть проблема продовольства. За приблизними оцінками кількість людей, що знаходяться на межі голодування, становить 500 мільйонів. За даними Всесвітньої організації охорони здоров'я близько 12 000 чоловік щоденно вмирають з голоду. Але це крайні випадки. Найчастіше виникає виснаження – хронічна недостача енергії у раціоні.

Особливо воно небезпечне для маленьких дітей. Недостатнє надходження калорій у ранньому дитинстві, навіть коли воно потім компенсується, приводить до затримки розвитку організму.

Для нормального розвитку дитини необхідна не лише достатня кількість енергії, але й забезпечення білками. Постійна недостача цього компонента їжі викликає захворювання квашіоркор. Ця назва походить від африканського слова, яке перекладається як “відлучення від грудей”. Зазвичай, коли у таких регіонах дитину відлучали від материнської груді і переводили на загальну дієту, то вона поступово починала відчувати недостатність білка. Ріст дітей уповільнювався, у них розвивалася анемія, розпухали кінцівки, розвивалися дегенеративні процеси у печінці, мозку та інших важливих органах. Серед таких дітей висока смертність.

Протилежна проблема — ожиріння. Вона особливо актуальна у розвинених країнах, де люди не стільки переїдають, скільки ведуть малорухомий спосіб життя. Вважається, що до 30% світового населення харчується надмірно. Ожиріння і надлишкова маса тіла — це не синоніми.

☑ Ожиріння — це збільшення відкладання тригліцеридів у клітинах жирової тканини адипоцитах.

Вважається, що ожирінням — це стан, при якому маса тіла перевищує нормальну на 20%. Подібно до анемії чи гіпертонії, ожиріння — не захворювання, а симптом. Воно свідчить про порушення енергетичного балансу і може бути викликане різними причинами. Розрізняють:

- регуляторне ожиріння — яке є наслідком порушення споживання їжі;
- метаболічне — це дефекти обміну речовин, досить часто вроджені.

Жирова тканина — це своєрідний енергетичний банк, вклад у який робиться під час їжі, а витрати — в міру потреб. Жирове депо людини майже необмежено розтягується, а його маса може скласти до 50 % маси тіла.

☑ Адипоцити — це високоспеціалізовані клітини, які накопичують велику кількість жирових крапель.

Їх поділ (проліферація) відбувається лише у два періоди — у немовлят та у підлітків. У всі інші періоди кількість жирових клітин не змінюється. При зміні маси тіла вони змінюють свої розміри. Тому ожиріння може бути:

- гіпертрофічне — за рахунок збільшення розмірів клітин;
- гіперпластичне — за рахунок збільшення їх кількості.

У зв'язку з тим, що ожиріння — це складний комплекс не лише фізіологічних, але й психологічних реакцій, з ним дуже важко боротися. Є дані про те, що перегодовування немовлят закріплює відчуття голоду на більш високому рівні, ніж у нормі. Вчені встановили, що деякі речовини можуть бути активаторами харчової поведінки. До них відносяться адреналін та деякі інші катехоламіни. Ось чому у багатьох людей нервово перевантаження чи хвилювання викликає бажання поїсти. Підвищують апетит також опіати (похідні опіуму). Були відкриті також інгібітори апетиту. Це гормони інсулін і серотонін. Але ці гормони не підходять на роль “ліків від ожиріння”. Перший є центральним гормоном вуглеводного обміну, а другий — нейрогормоном. Серед речовин, які викликають анорексію (відсутність бажання їсти), виділяють аміни — речовини, які впливають на діяльність центральної нервової системи. Так, наприклад, амфетамін — це потужний стимулятор центральної нервової системи, який знижує масу тіла за рахунок зменшення споживання їжі та збільшення спонтанної фізичної активності. Більш безпечний препарат — фенфлурамін. Він не стимулює центральну нервову систему, але його відміна може викликати депресію.

Таким чином, регуляція маси тіла — це досить складна проблема. Вона потребує зважених рішень. Найбільш вдало її можна вирішити, узгодивши склад раціону, режим харчової поведінки та фізичних навантажень. Але, у будь-якому випадку, до проблеми регуляції маси тіла потрібно підходити без надмірностей і грубих втручань, враховуючи генетичну заданість організму.

Система органів виділення

Більше трьох мільярдів років назад у солоній воді виникли живі істоти. На перших етапах існування хімічний склад їх внутрішнього середовища мало відрізнявся від довкілля. Але в міру розвитку живих організмів вони все більше відокремлювалися від навколишнього середовища. Така особливість клітин вимагала утворення механізму, котрий забезпечував би постійність внутрішнього середовища. Одним з таких механізмів стала видільна система, яка пройшла складний шлях еволюційного розвитку.

Виникнення багатоклітинних організмів супроводжувалося утворенням внутрішніх рідин. У дорослої людини вода становить близько 60% маси тіла. У чоловіків вміст води більший, ніж у жінок через меншу кількість жиру. Коли загальну кількість води в організмі прийняти за 100%, то на частку клітин припадає 55%, а на позаклітинну рідину – 45% (рис. 2.26).

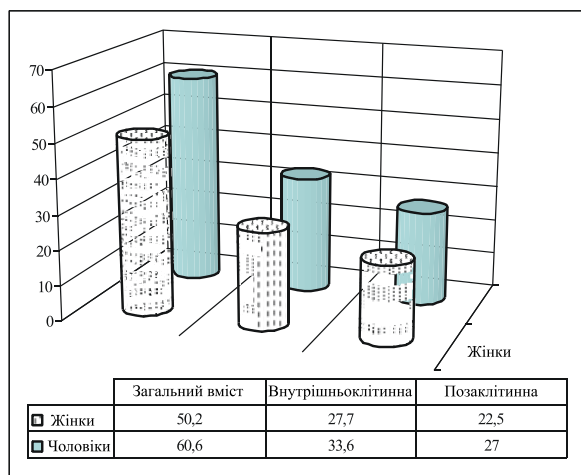


Рис. 2.26. Об'єм рідкої фази тіла людини, % (відносно маси)

До сечовидільних органів людини належать органи, які виробляють сечу (нирки) і органи, які нагромаджують і виводять її назовні (сечоводи, сечовий міхур, сечівник). Анатомічно близькими

до сечовидільних органів у людини є статеві органи. У жінок вони ізольовані один від одного, а у чоловіків сполучаються у передміхуровій частині сечівника.

Еволюція систем виділення

Внутрішні рідини живих організмів характеризуються постійністю концентрацій різних розчинених речовин. Крім того, певну концентрацію мають речовини, які знаходяться у навколишньому середовищі. Зовнішні покрови тіла живих організмів можна розглядати як напівпроникні мембрани, а зміна концентрацій речовин у організмі та довкіллі пов'язана з осмотичними явищами. Залежно від здатності живих організмів регулювати різницю осмотичного тиску, вони поділяються на пойкилоосмічні та гомойосмотичні.

☑ Організми, які змінюють осмотичний тиск своїх внутрішніх рідин залежно від його значення у навколишньому середовищі, називають пойкилоосмічними.

Вони можуть відрізнятися від довкілля іонним складом, кислотнo-лужною рівновагою, але не відрізняються осмотичним тиском. Це більшість морських безхребетних і міксини. Для таких організмів характерна валюморегуляція.

☑ Валюморегуляція – здатність живих організмів підтримувати незмінним об'єм внутрішніх рідин.

Валюморегуляція властива лише морським організмам. Вони можуть мати однаковий з навколишнім середовищем осмотичний тиск, а можуть мати дуже різний.

☑ Організми, які підтримують осмотичний тиск внутрішніх рідин відмінним від його значення у навколишньому середовищі, називають гомойосмотичними.

Осмотичний тиск у таких організмів може значно відрізнятися від тиску у середовищі існування. До цієї групи відносяться прісноводні тварини, морські хребетні (крім міксин) і наземні тварини. У прісноводних і наземних живих організмів виникає проблема не лише збереження постійного об'єму рідкої фази, але й у підтриманні постійного осмотичного тиску.

☑ Осморегуляція – процес підтримання на постійному рівні різниці між осмотичними тисками в організмі й навколишньому середовищі.

Осморегуляція – важлива властивість клітин живих організмів. При порушенні цієї системи вода проникає через плазматичну мембрану, що призводить до зміни об'єму клітин. Залежно від співвідношення концентрацій солей у клітині і за її межами, розрізняють:

- ізотонічний розчин – концентрації солей рівні;
- гіпертонічний розчин – концентрація солей у розчині більша, ніж у клітині. Призводить до зменшення об'єму клітин, внаслідок чого вони зморщуються;
- гіпотонічний розчин – концентрація солей у розчині менша, ніж у клітині. Призводить до збільшення об'єму клітини. У крайньому випадку клітинна мембрана може розірватися під дією осмотичного тиску.

Гомойосмотичні організми можуть знаходитися у гіпертонічному розчині (наприклад, міноги і костисті риби у воді), або у гіпотонічному розчині – всі прісноводні організми та хрящові риби.

У гіпертонічному середовищі відбувається втрата води. У костистих риб вона компенсується за рахунок того, що вони постійно п'ють морську воду. Разом з солями натрію і калію вона потрапляє у кров. У зябрах є спеціальні хлоридні клітини, які видаляють з організму солі натрію без води, що сприяє опрісненню внутрішнього середовища організму. Солі кальцію і магнію видаляються через нирки і кишечник. Аналогічним чином функціонують системи осморегуляції і в інших морських істот. У морських рептилій і птахів замість окремих клітин утворилися спеціальні сольові залози.

У гіпотонічному середовищі головну роль у осморегуляції відіграє система виділення надлишкової води. Надходження солей у організм відбувається через покриви тіла або з їжею. У безхребетних і хребетних тварин органи, які беруть участь у підтриманні внутрішнього середовища організму, досить різноманітні – нефридії, нирки, сольові залози, зябра, потові залози та інші.

Існує гіпотетична схема можливої еволюції органів виділення. Первинна еукаріотична клітина, здатна підтримувати сталість внутрішнього середовища, мала у плазматичній мембрані іонні канали і іонні насоси. По каналах (за градієнтом концентрації) іони надходили у цитоплазму. Через насоси (проти градієнта концентрації) надлишок іонів видалявся за межі клітини. На тому етапі еволюції, коли відбулося диференціювання клітин у багатоклітинних організмів, виникли спеціальні органи виділення. Такі органи склалися зі спеціалізованих клітин. Ці клітини виконували не лише функцію забезпечення сталості внутрішньоклітинного середовища, але і підтримання постійного складу рідкої фази всього організму. Це стало можливим завдяки виникненню функціонально асиметричної клітини. На одній стороні такої клітини знаходяться головним чином іонні канали, а на іншій – іонні насоси.

Осморегуляція у прісноводних одноклітинних організмів відбувається за допомогою скорочувальної вакуолі. Губки і кишковопорожнинні не мають окремих органів виділення. Ці процеси відбуваються на рівні окремих клітин.

☑ Протонефридії – примітивні органи виділення і осморегуляції, які складаються з одного або декількох звивистих каналців ектодермального походження, на дні яких знаходиться особлива клітина, увінчана пучком війок (полум'яна клітина).

Протонефридії властиві більшості плоских та первиннопорожнинних черв'яків, немуртин, деяким кільчастим черв'якам, ланцетникам, деяким личинкам.

Наступним етапом еволюції були метанефридії, які мали значно складнішу будову і були більш досконалішими функціонально.

☑ Метанефридії – це трубчасті канали, ектодермального або мезодермального походження, які відкриваються одним кінцем у цілому, а іншим назовні.

Це більш складні утворення, але принцип їх дії подібний до протонефридій. Целомічний кінець мета нефридій вкритий війчастими клітинами. Такі органи виділення властиві деяким вищим безхребетним, головним чином, кільчастим черв'якам.

У вищих хребетних тварин непотрібні і шкідливі для організму сполуки, які потрапили до нього з їжею, питною водою, повітрям, а також надлишок води, солей і вуглекислий газ виводяться назовні за допомогою органів травлення, печінки, дихання, сечовиділення та шкіри. Ті шкідливі речовини, які всмокталися з кишечника у кров, надходять до печінки. Там вони знешкоджуються і виводяться з жовчю через кишечник. Через кишечник виводяться також неперетравлені рештки їжі. Органи дихання видаляють з організму вуглекислий газ і певну кількість води у вигляді пару (приблизно 400 мл на добу). Основна частина води (приблизно 1,5 л) та розчинені у ній сечовина, хлориди натрію та інші неорганічні сполуки виводяться переважно органами сечовиділення, а решта – потовими залозами шкіри.

☑ Головним сечовидільним органом у хребетних є нирка, яка складається з нефронів.



Рис. 2.27. Функції нирок у ссавців

Інтенсивність процесів утворення сечі у хребетних тварин різних класів різна. У круглоротих, риб, амфібій і рептилій рівень клубочкової фільтрації становить 1–4 мл на 100 г маси тіла за 1 годину. У птахів і ссавців він у 10–15 разів вищий. Наприклад, об'єм

крові, що фільтрується, у пацюків сягає 50 мл на 100 г маси за годину. У людини нирки, маса яких складає близько 0,5 % від маси тіла, у стані спокою отримують 25% від усього об'єму крові, який викидається лівим шлуночком, і споживають 10% всього кисню, який надходить у організм.

Нирки ссавців – складні і багатофункціональні органи, які крім видільної, виконують багато інших важливих функцій (рис. 2.27).

Анатомічна будова нирки людини

Нирки – парний екскреторний орган, який розташований поза очеревиною на задній стінці живота, по боках хребта на рівні XI грудного – II поперекового хребців. Права нирка міститься дещо нижче, ніж ліва. Маса кожної нирки – 110–150 г. Розміри – 9 (12) x 4,5 (6,5) x 2 (3) см.

Нирка має бобоподібну форму, вона оточена жировою капсулою і знаходиться у фасціальному футлярі. Паренхіма (речовина) нирки покрита сполучнотканинною оболонкою. На внутрішньому увігнутому краї розміщені ворота нирки, куди входять ниркові артерії та нерви, а виходять ниркові вени, лімфатичні судини і сечовід. Усередині нирки знаходиться порожнина – ниркова миска, яка складається з великих і малих ниркових чашок. Ниркова миска переходить у сечовід, звідки сеча поступає у сечовий міхур, а з нього по сечівнику – назовні.

Тіло нирки складають ниркові піраміди, які утворюють мозкову речовину. Зовнішній шар нирки називають корковою речовиною. Основною структурно-функціональною одиницею нирки є нефрон (рис. 2.28).

☑ Нефрон – це довгий нирковий каналець, сліпий початковий кінець якого у вигляді двосторонньої чаші охоплює клубочок кровоносних капілярів, а кінцева ділянка відкривається у збірну трубочку.

Чашу, утворену сліпим кінцем нефрону, називають капсулою Боумена, а кровоносний клубочок – клубочком Шумлянського. Клубочок Шумлянського, разом з боуменовою капсулою, що його охоплює, утворює мальпігієве (ниркове) тільце. Частина нефрону, яка відходить від ниркового тільця, утворює спочатку малі

петлі, потім велику петлю Генле, а потім знову малі петлі. До збірної трубочки приєднуються багато нефронів. Мальпігієве тільце і малі петлі нефрону розташовані у корковій речовині, а петля Генле – у мозковій. Збірні трубочки утворюють короткі вивідні протоки, які крапковими отворами відкриваються на верхівці сосочка ниркової піраміди. Ниркова піраміда переходить у ниркову чашу. Ниркові чаші – у ниркову миску і сечовід.

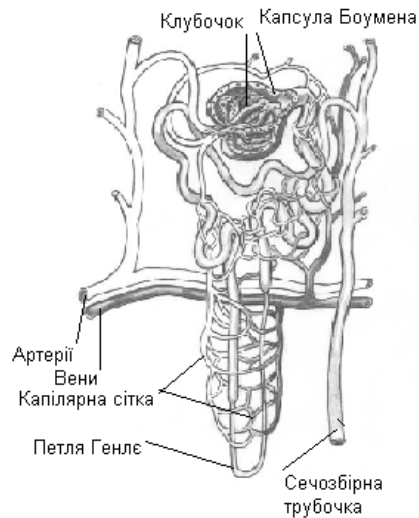


Рис. 2.28. Будова нефрону

☑ Важливою особливістю нирки є те, що вона має подвійну капілярну сітку. Ниркова артеріола двічі розгалужується перед тим, як стати нирковою венулою.

Одна капілярна сітка – це клубочок Шумлянського, а друга – густо оплітає петлі нефрону. Цим нирка відрізняється від усіх інших внутрішніх органів. Така будова кровоносної системи забезпечує видільні процеси в організмі. Виносна клубочкова артеріола за діаметром менша, ніж приносяна. Це створює підвищений тиск у капілярах. У капілярах клубочка Шумлянського тиск у 2–3,5 рази вищий, ніж у капілярах, що оплітають петлі нефрону.

Процес сечоутворення

Головна функція нирки, яку виконує нефрон, – це сечоутворення. Сечоутворення у ссавців складається з трьох етапів:

- фільтрації плазми крові;
- зворотного всмоктування (реабсорбції) води;
- каналцевої секреції.

☑ Сечоутворення – це процес, який дозволяє нирці видаляти відходи і зберігати корисні компоненти крові.

У мальпігієвих тільцях кров по осмотичному градієнту переходить з клубочків Шумлянського у нефрон. Утворюється клубочковий фільтрат або первинна сеча.

☑ Первинна сеча відрізняється від плазми крові відсутністю великих за розмірами молекул (білків, жирів).

Вона містить глюкозу, амінокислоти, сечовину, солі та інші речовини у такій же концентрації, як і плазма крові. Утворення первинної сечі – це процес, який відбувається завдяки роботі серця, клітини боуменової капсули не мають активних механізмів транспорту. Загальний потік крові через нирки при клубочковій фільтрації відбувається зі швидкістю 1200 мл/хв. Плазма, яка проходить через ниркові клубочки, віддає близько 20% свого об'єму на створення первинної сечі. За добу у людини утворюється 150–170 л первинної сечі. Це пов'язано з тим, що через нирки за добу протікає 1500–1700 л крові, та з тим, що фільтраційна поверхня капілярів клубочка надзвичайно велика.

Звичайно, втрата такої кількості рідини і різних речовин абсолютно неможлива для організму. Запобігає цьому процес зворотної екскреції, який відбувається при подальшому проходженні фільтрату через звивини нефрону.

Стінки ниркового каналця складаються з плоского або кубічного епітелію. За час руху по ньому первинної сечі відбувається зворотне всмоктування у кров (реабсорбція) значної частини води, всієї глюкози і амінокислот. Клітини, які утворюють нефрон, повинні витратити енергію і виконувати роботу для того, щоб повернути воду і розчинені у ній речовини назад у кров. Ниркова тканина споживає за годину більше кисню, ніж тканини серцевого м'яза. Це свідчить про те, що нирки виконують більшу роботу, ніж серце.

За добу зі 150–170 л первинної сечі утворюється близько 1,5 л вторинної сечі. Хімічний склад вторинної сечі значно відрізняється від первинної. Крім нормальних продуктів обміну нирки виділяють багато невластивих організму речовин. Ось чому аналіз сечі служить важливим діагностичним засобом.

☑ В нормі сеча містить 96% води, 1,5% солей і 2,5 % органічних продуктів обміну, головним чином, сечовини; рН сечі – 4,8–8,0; колір – прозорий жовтий.

Кількість виділеної сечі залежить не лише від спожитої рідини, але і від кількості солей та інших твердих речовин, які потрібно видалити з організму. На 1200 – 1500 мл добової сечі припадає 60 г твердих речовин. Половину цієї кількості становить сечовина, яка синтезується у печінці з вуглекислого газу і аміаку. Концентрація сечовини у вторинній сечі у 66 разів більша, ніж у первинній. До інших нормальних компонентів сечі відноситься сечова кислота, креатинін і аміак. Порівняння хімічного складу плазми крові, первинної і вторинної сечі наведено у табл. 2.14.

Таблиця 2.14

Склад плазми крові, первинної та вторинної сечі (%)

Основні компоненти	Плазма крові	Сеча	
		первинна	вторинна
Вода	90 – 92	99	96
Білки, жири	7 – 9	немає	немає
Глюкоза	0,100	0,100	немає
Натрій (Na ⁺)	0,300	0,300	0,40
Хлор (Cl ⁻)	0,400	0,400	0,70
Калій (K ⁺)	0,020	0,020	0,15
Сечовина	0,030	0,030	2,00
Сечова кислота	0,004	0,004	0,05

Утворена у нирці вторинна сеча збирається у нирковій мисці і по сечоводу (тонкій м'язовій трубці) потрапляє в сечовий міхур.

☑ Сечовий міхур – це м'язовий мішок, у якому збирається сеча. У дорослої людини його об'єм досягає 750 мл. Вихід із сечо-

вого міхура закритий двома сфінктерами, завдяки чому сеча вільно не витікає назовні. Виділення сечі здійснюється рефлекторно і залежить від наповненості міхура. Коли у сечовому міхурі збирається певна кількість сечі, його м'язи скорочуються і вона видаляється назовні через сечівник – відбувається сечовипускання. У дітей довільне сечовипускання встановлюється до 2 – 3 років.

Сечова кислота і фосфат кальцію погано розчиняються, тому можуть утворювати ниркові камінці. При проходженні цих камінців через сечовивідні шляхи виникають сильні болі.

У здорових тварин і людей у сечі міститься так мало білка, що його не можливо виявити звичайними лабораторними методами. Виявлення білка у сечі свідчить про захворювання.

☑ Запалення нирок називають нефритом.

Воно може викликатися різними інфекціями. Як правило, запалення нирок супроводжується підвищенням артеріального тиску.

☑ Запалення сечівника, викликане інфекціями, називається уретритом. Запалення слизової оболонки сечового міхура називається циститом.

Ознаки цих захворювань – часте сечовипускання, під час яких виникає біль, печія, свербіння. Уретрит і цистит виникають внаслідок проникнення у сечівник і сечовий міхур інфекцій. Розвитку захворювань сприяє переохолодження тіла, вживання прянощів, копченостей, алкоголю тощо.

У нормальній здоровій сечі відсутня також глюкоза (цукор). Але коли концентрація глюкози у крові надто висока, то він не в змозі реабсорбуватися повністю і виявляється при аналізі сечі.

☑ Граничну концентрацію, при досягненні якої у крові речовина з'являється у сечі, називають нирковим порогом.

Нирковий поріг для глюкози становить приблизно 150 мг/100 мл крові. Збільшення концентрації глюкози викликає зростання об'єму сечі, ось чому діабет характеризується не лише появою глюкози у сечі, але і збільшенням сечовиділення.

Концентрація іонів Гідрогену у сечі коливається у широких межах. У хижих тварин рН сечі кисле, у травоядних – лужне або нейтральне, у всеїдних – лужне або кисле. Від великого вмісту у раціоні білка та при голодуванні рН сечі кисле, а при рослинній

дієті — лужне. Жовтий колір сечі залежить від вмісту у ній пігменту урохром, який утворюється при розкладі гемоглобіну і близький до жовчних кислот.

Репродуктивна система

Головний біологічний зміст існування окремого індивідууму — забезпечити можливість існування виду. Відтворити собі подібного — це настільки важливо, що у деяких видів після розмноження батьківська особина взагалі гине. Вона створила свою копію і надалі буде лише конкурувати з новим поколінням за їжу, місце тощо.

Людські істоти належать до роздільностатевих організмів. Процес розмноження у них набув не лише фізіологічного, але і соціального забарвлення. Саме по ставленню суспільства до майбутнього покоління ми судимо про його цивілізованість. Але, незважаючи на такі особливості, розмноження було і залишається біологічним процесом.

☑ Репродуктивні функції — це комплекс процесів, які охоплюють диференціювання і дозрівання статевих клітин, формування статевих мотивацій та поведінки, статевий акт, процес запліднення, вагітність, пологи, лактацію та наступне вирощування потомства.

Анатомічно статева система складається з:

- внутрішніх статевих органів;
- статевих залоз;
- зовнішніх статевих органів.

Внутрішні статеві органи та статеві залози закладаються при формуванні зародка і супроводжують людину все життя. Зовнішні статеві органи з'являються недорозвиненими і їх формування завершується під час статевого дозрівання. Статеві залози, внутрішні та зовнішні статеві органи — це первинні статеві ознаки.

Зовнішні статеві органи чоловіків — це мошонка (калітка) і статевий член (пеніс). Мошонка — це випинання шкіри тіла, в яку опускаються яєчка напередодні або відразу після народження дитини чоловічої статі. Статевий член — це копулятивний орган, який має тіло, корінь і головку. Тіло утворене печеристими і губчастими тілами. Печеристі тіла складаються з численних комірок, у які

відкриваються артерії. При статевому збудженні вони наповнюються кров'ю, в наслідок чого статевий член збільшується у розмірах і твердішає. Цей стан називається ерекцією. Шкіра статевого члена утворює складку (крайню плоть), що прикриває головку.

Внутрішні статеві органи чоловіків — це яєчка з придатками, статеві каналця (сім'явиносні і придаткові протоки), придатки статевих залоз (сім'яні пухирці, передміхурова залоза, залози цибулини сечівника), сечівник. Яєчка — це парні статеві залози, у яких утворюються сперматозоїди та статеві гормони, основним з яких є тестостерон. Сім'яні міхурці — також парні залози, секрет яких забезпечує сперматозоїди поживними речовинами, а також підтримує їх рухливість. Передміхурова залоза (простата) виділяє секрет, який забезпечує рух сперматозоїдів по сім'явидній протоці, а також сім'явипорскування. Залози цибулини сечівника виділяють секрет, який захищає слизову оболонку сечівника від подразнювальної дії сечі.

До внутрішніх статевих органів жінки належать піхва, матка, маткові (фалопієві) труби, яєчники. Піхва — це м'язова трубка завдовжки приблизно 10 см, яка є копулятивним органом жінки. Матка — грушоподібний порожнистий м'язовий орган, масою приблизно 50 г, який виконує секреторну і ендокринну функції. Під час вагітності в ній розвивається зародок і плід. Шийка матки — вузький канал завширшки приблизно 2 см, який значно розширюється під час пологів. Маткові труби — це парні м'язові органи, які мають довжину біля 12 см. За допомогою маткових труб кожен яєчник зв'язаний з маткою. Яєчники — парні статеві залози, у яких утворюються яйцеклітини та статеві гормони, основними з яких є протестерон і естрадіол.

Крім того, є статеві ознаки, розвиток яких розпочинається під час статевого дозрівання і які анатомічно не належать до репродуктивної системи. Це вторинні статеві ознаки. До них належать у чоловіків ріст волосся на обличчі, низький тембр голосу, більш вузький таз тощо. У жінок вторинні статеві ознаки — це, в першу чергу, розвинені молочні залози, більш широкий таз та інші.

Вся робота статевої системи знаходиться під контролем статевих гормонів, які є невід'ємною частиною гормональної системи

людини. Саме цей комплекс визначає всі етапи статевого дозрівання (рис. 2.29, 2.30). Крім того, під гормональним контролем знаходиться і весь комплекс циклічних статевих процесів, які відбуваються у дорослої жінки (менструальний цикл).

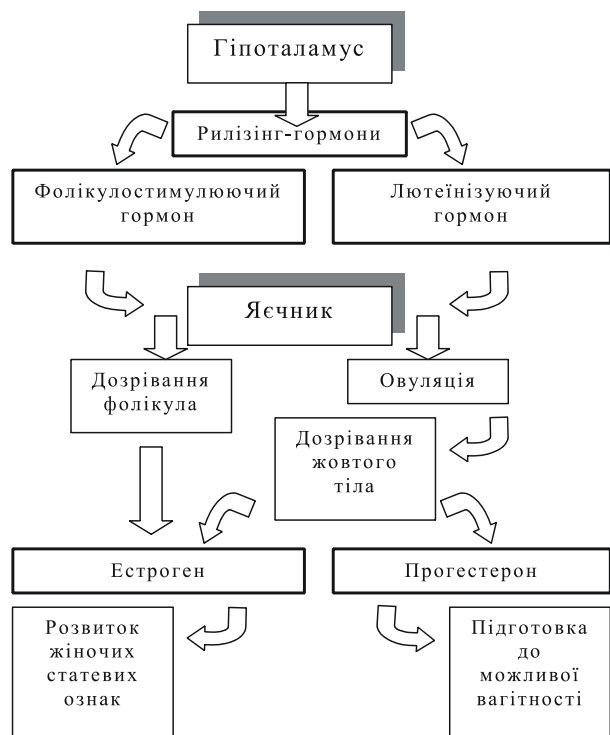


Рис. 2.29. Схема гормонального контролю жіночої статевої системи

Статеві гормони відносяться до стероїдних ліпідів. Цікавим є те, що основний жіночий гормон прогестерон відрізняється від основного чоловічого гормону тестостерону лише тим, що останній замість групи OH містить групу COCH_3 (рис. 2.31). Тобто хімічна різниця між чоловічими і жіночими гормонами, власне, зводиться до метильної групи.

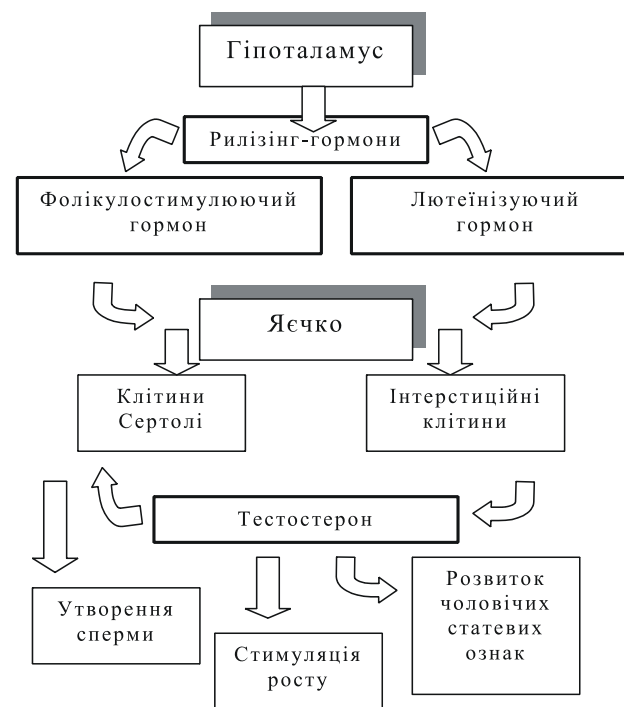


Рис. 2.30. Схема гормонального контролю чоловічої статевої системи

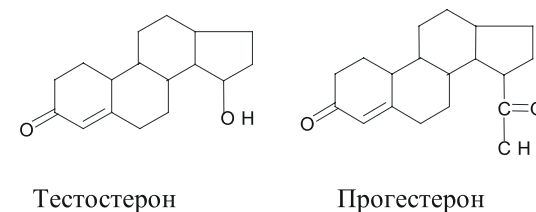


Рис. 2.31. Основні статеві гормони

Нервова система

Нервова система людини концентрує в собі найістотніші відмінності між людиною і твариною. Серед всіх хребетних саме у людини нервова система досягла найвищого розвитку. Вона надзвичайно складна, включає багато елементів і практично повністю забезпечує взаємозв'язок між людиною, середовищем її існування та людей між собою. Нервова система виконує такі функції:

- об'єднує окремі органи та системи організму у єдине функціональне ціле;
- узгоджує діяльність окремих частин організму на основі двостороннього кругового зв'язку;
- здійснює взаємодію організму як цілого з навколишнім середовищем;
- відповідає за вищу нервову діяльність, інтелект.

Нервова система поділяється на дві функціональні одиниці:

- вегетативна (автономна) нервова система — керує роботою внутрішніх органів і не підлягає свідомому контролю;
- соматична (анімальна) нервова система — забезпечує комплекс безумовних і умовних рефлексів.

Анатомічно нервову систему поділяють на:

- центральну нервову систему;
- периферійну нервову систему.

Єдність нервової системи забезпечується тим, що як у центральному, так і у периферійному відділах соматичної нервової системи містяться елементи вегетативної нервової системи.

Структурні елементи нервової системи

Основною структурною одиницею нервової системи є нервова клітина — нейрон (нейроцит). Нейрони оточені сукупністю клітинних елементів нервової тканини — нейроглією.

☑ Нейрони забезпечують специфічну функцію нервової системи — сприймають подразнення, передають їх, виробляють імпульси.

Вони спеціалізовані для передачі інформації як морфологічно, так і функціонально (див. підрозділ „Тканини і системи органів тварин”).

☑ Нейроглія виконує трофічну, захисну, опорну та секреторну функції.

За функцією нейрони розділяють на:

- аферентні (доцентрові, чутливі) — сприймають сигнали, що виникли в рецепторах органів чуття (орган-акцептор) і проводять їх у центральну нервову систему;
- еферентні (відцентрові, рухові) — передають сигнали від центральної нервової системи до органів-виконавців (орган-ефектор);
- вставні — локалізовані в центральній нервовій системі, забезпечують зв'язок між аферентними і еферентними нейронами.

☑ Ланцюжок, утворений аферентним, вставним і еферентним нейронами, які забезпечують сприйняття і реалізацію сигналу, називають рефлекторною дугою.

Вона починається у органі-акцепторі і закінчується у. Зв'язок між окремими нейронами здійснюється через синапс.

☑ Синапс — це складне структурне утворення двох нервових закінчень, у якому відбувається передача інформації від одного нейрона до іншого.

Синапс має:

- передсинаптичну мембрану — кінцеве розгалуження аксона одного нейрона;
- постсинаптичну мембрану — ділянку тіла або дендрит іншого нейрона;
- синаптичну щілину — простір між цими мембранами.

Відростки нервових клітин надзвичайно довгі, тому їх можна розглядати як самостійну анатомічну одиницю нервової системи.

☑ Нервове волокно — це відросток нейрона, вкритий оболонкою з клітин-супутників.

Залежно від наявності в оболонці жироподібної речовини мієліну, розрізняють:

- мієлінові волокна — товсті, мають вузли;
- безмієлінові волокна — тонкі гладенькі.

☑ Пучки мієлінових і безмієлінових волокон, вміщені у загальну сполучнотканинну оболонку, утворюють нервові стовбури або нерви.

По сполучнотканинній оболонці нервів проходять кровоносні і лімфатичні судини, що їх живлять. У одному нервовому стовбурі можуть міститися:

- чутливі і рухові волокна (змішані нерви);
- лише чутливі волокна (чутливі нерви);
- лише рухові волокна (рухові нерви).

Нервові волокна мають такі основні властивості:

- збудливість — здатність під дією подразника переходити зі стану фізіологічного спокою в стан активності;
- провідність — здатність проводити електричні потенціали.

Нервові волокна починаються і закінчуються нервовими закінченнями, які контактують один з одним (через синапси) або з органами тіла людини.

☑ Нервові закінчення — це кінцеві розгалуження дендритів чутливих нейронів.

Залежно від функції, яку виконують нервові закінчення, вони поділяються на:

- чутливі (рецептори) — кінцеві розгалуження у різних органах;
- синаптичні — утворені кінцевими розгалуженнями аксона попереднього нейрона та дендриту або тіла наступного нейрона;
- рухові (ефектори) — кінцеві розгалуження мієлінових волокон в скелетних м'язах.

Чутливі нервові закінчення (рецептори) сприймають різноманітні подразнення. Вони поділяються на:

- екстерорецептори — сприймають подразнення з навколишнього середовища (рецептори шкіри, ока, слизових оболонок носа, ротової порожнини, слуху та інших);
- інтерорецептори — збуджуються подразненнями, що надходять з внутрішнього середовища організму (внутрішні органи, судини та інші);
- пропріорецептори — реагують на зміну положення окремих частин тіла у просторі (рецептори м'язів, сухожилок, суглобових сумок та інші).

Синаптичні нервові закінчення з'єднують між собою нейро-

ни у рефлекторній дузі.

Через рухові нервові закінчення (ефектори) нервові імпульси з центральної нервової системи або з нервових центрів передаються на органи-виконавці (м'язи, залози).

☑ Нервові центри — це сукупність нейронів, необхідна для здійснення рефлексу та достатня для регуляції конкретної фізіологічної функції.

Нервові центри розміщуються у центральних відділах нервової системи. Для регуляції простих функцій достатньо одного нервового центру, а для регуляції складних функцій потрібен комплекс нервових центрів. Наприклад, центр колінного рефлексу міститься у поперековому відділі спинного мозку, а центр сечовиділення — у крижовому відділі. Регуляція дихання — це комплексна дія дихального центру довгастого мозку та пневмотаксичного центру середнього мозку. Крім того у регуляції цих процесів бере участь кора великих півкуль головного мозку.

Для складних процесів поняття нервового центру є не стільки морфологічним, скільки функціональним. Функціональні об'єднання, що регулюють найскладніші рефлекторні акти, видатний радянський фізіолог О. О. Ухтомський (1875 — 1942) назвав “сузір'ям нервових центрів”. Саме такі сузір'я є матеріальною основою складного комплексу реакцій, який забезпечує зв'язок організму з навколишнім середовищем.

Механізми передачі нервових сигналів

Мембранні потенціали (різниця у електричному заряді по різні сторони мембрани) існують у багатьох клітинах. Вони називаються потенціалами спокою і виникають, в першу чергу, через асиметричність у розподілі відносно мембрани іонів K^+ і Na^+ . Зазвичай, для різних типів клітин потенціали спокою коливаються в межах від -40 до -95 мВ. Наприклад, для нервових клітин — від -60 до -80 мВ. Але лише на мембранах нервових, чутливих і м'язових клітин можуть генеруватися потенціали дії і синаптичні потенціали.

☑ Клітини, які здатні тимчасово швидко змінювати свій мембранний потенціал, називають збудливими.

Особливо високу збудливість мають нервові клітини. Сприйняття і проведення нервових імпульсів пов'язані зі швидкою зміною електричного потенціалу мембран. Саме це визначає унікальну здатність нейрона передавати і обробляти інформацію.

☑ Потенціал дії (потенціал збудження) — це результат короткочасної різкої зміни мембранного потенціалу.

Потенціал дії виникає, як правило, у початковій, найближчій до тіла нейрона ділянці аксона і швидко поширюється вздовж аксона. Він проявляється як реверсія (зміна заряду) потенціалу спокою (рис. 2.32).

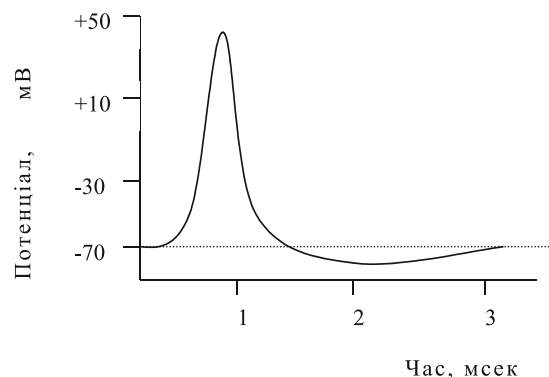


Рис. 2.32. Розвиток потенціалу дії

Зміна електричного потенціалу мембрани відбувається за рахунок зміни її проникливості для іонів натрію і калію, тобто через відкриття і закриття відповідних іонних каналів. Всі збудливі клітини характеризуються певним пороговим значенням мембранного потенціалу, при якому виникає потенціал дії.

☑ Пороговий рівень відповідає потенціалу, при якому вхідний потік іонів натрію рівний вихідному потоку іонів калію.

Потенціал дії має стандартні амплітуду і часові параметри, які не залежать від сили стимулу (принцип “все або нічого”). Це означає, що нервовий імпульс виникає лише тоді, коли сила подразнення достатня для порогової деполяризації мембрани.

☑ У момент генерації потенціалу дії мембрана знаходиться у стані зниженого збудження — рефрактерності.

Рефрактерність відіграє важливу роль у роботі аксона. Через неї максимальна частота імпульсів, яку здатні провести більшість нервових волокон, складає 200 збуджень за 1 секунду.

Механізм проведення збудження нагадує естафету, у якій кожна ділянка вздовж волокна виступає спочатку як місце подразнення, а потім — як подразнювач наступної ділянки. Швидкість передачі потенціалу дії по аксону пропорційна його діаметру. У волокнах змішаних нервів вона варіює від 120 м/с (товсті мієлінові волокна) до 0,5 м/с (тонкі волокна).

Будь-який периферійний нерв складається з сотень і тисяч аксонів. Сумарний потенціал дії нерва — це сума потенціалів дії аксонів, які входять до його складу. Його амплітуда залежить від сили подразнення. Найнижчий поріг збудливості у найтовстіших волокон.

Передача сигналу від одного нейрона до іншого відбувається у синапсах. Тут проходить не лише обмін інформацією, але і її інтеграція. Розрізняють дві різновидності синапсів:

- електричний синапс;
- хімічний синапс.

У електричному синапсі від передсинаптичного нейрона до постсинаптичного іде електричний імпульс. У хімічному синапсі імпульси передаються завдяки виділенню з передсинаптичної мембрани аксона специфічного хімічного передавача — медіатора.

☑ Медіатори — це хімічні речовини, що змінюють іонну проникливість постсинаптичної мембрани, викликаючи хімічний процес, який генерує електричний струм (синаптичний потенціал).

Таким чином, нейромедіатори — це приклад передачі сигналу у хімічній формі. Така система досить оперативна, адже швидкість передачі становить мілісекунди (для порівняння, стероїдні гормони — хвилини і години).

Існують медіатори збудження (наприклад, адреналін) та гальмування (наприклад, гамма-аміномасляна кислота). Медіатори

виробляються у синаптичних пухирцях, розміщених на передсинаптичній мембрані.

Адреналін і норадреналін – нейромедіатори, які підсилюють скорочення серцевих м'язів, розширюють зіниці, стимулюють секрецію поту і слини. Ці речовини називають “речовинами страху та тривоги”. Реакції, які вони викликають, відповідають саме таким станам в організмі. Адреналін і норадреналін – це гормони. Вони синтезуються з амінокислоти тирозину, яка є також попередником пігменту меланіну. Синтез адреналіну відбувається у наднирниках, звідки і походить його назва (“ren” – від лат. “нирка”). Ця сполука циркулює з кровотоком і діє на вегетативну нервову систему. Адреналін містить полярні групи –ОН і –NH–, тому він погано проникає через мембранний бар'єр між головним і спинним мозком та кров'ю. Через це частина адреналіну і його аналога норадреналіну має вироблятися безпосередньо у мозку. Ці речовини живлять наші емоції.

Штучна стимуляція нервової системи і підбурювання емоцій завжди цікавило людей. Відомі речовини, які впливають на психічний стан людини (наркотики). Деякі з них за своїм механізмом дії подібні до нейромедіаторів. Наприклад, для стимуляції мозкової діяльності використовують амфетамін. Ця речовина за своєю хімічною будовою нагадує норадреналін. Амфетамін настільки близький до норадреналіну, що може займати його місце у передсинаптичних нейронах. Це призводить до витіснення норадреналіну у синаптичну щілину і наступне зв'язування останнього з постсинаптичним нейроном. Внаслідок чого підвищується активність нейронів, і людина впадає в стан ейфорії. Але такий стан надзвичайно швидко виснажує нервову систему, тому вживання штучних нейромедіаторів стимулюючої дії просто небезпечно для здоров'я.

Гамма-аміномасляна кислота (ГАМК) – це один з нейромедіаторів, який відповідає за гальмування нейронів мозкового стовбура Її формула $C_4H_9O_2N$ (рис. 2.33). Гальмівна дія ГАМК пов'язана з тим, що вона змінює структуру мембрани і розширює канали, по яких іон хлору (Cl^-) проникає в клітину. Підвищення внутрішньоклітинної концентрації цих іонів змінює

різницю потенціалів на мембрані, і клітина втрачає здатність нормально функціонувати. На механізм дії цього медіатора впливає наявність етанолу у крові. Етиловий спирт полегшує зв'язування даного нейромедіатора з мембраною, тому ефект від дії ГАМК підсилюється. Ось чому алкоголь відноситься не до стимуляторів, а до депресантів. Він пригнічує роботу нервової системи.

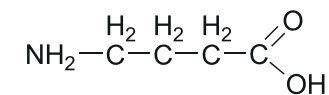


Рис. 2.33. Гамма-аміномасляна кислота

Крім адреналіну, норадреналіну і ГАМК функції медіаторів можуть виконувати глутамінова і аспарагінова кислоти, гліцин, катехоламін, серотонін тощо. У деяких нейронах функцію медіаторів виконують навіть продукти обміну (наприклад, CO_2 у дихальному центрі).

Еволюція нервової системи

Головний і спинний мозок складають центральну нервову систему і є найважливішими частинами нервової системи, наслідком складного еволюційного розвитку. Головний мозок – це анатомічна система, яка є матеріальним вмістилищем людського інтелекту, всіх тих якостей, котрі дозволили людині зайняти відповідне місце в органічному світі. Еволюція центральної нервової системи у тварин проходила в таких напрямках:

- нервова система дифузного типу, характерна для безхребетних;
- нервова система вузлового типу, характерна для безхребетних, епідермального походження;
- нервова система розкидано-вузлового типу, характерна для моллюсків;
- нервова система трубчастого типу, характерна для хребетних тварин.

Дифузна нервова система – це найпримітивніший тип нервової системи. Вона не розділена на центральну і периферичну і

може бути локалізована як у ектодермі, так і в ентодермі. Свого максимального розвитку нервова система вузлового типу досягла у комах. Центральним відділом такої нервової системи є навкологлоткове нервове кільце та черевний нервовий ланцюжок. Розкидано-вузловий тип нервової системи виявився досить прогресивним. У головоногих моллюсків окремі ганглії зливаються і формують поділений на відділи головний мозок. Нервові системи вузлового та розкидано-вузлового типів утворюють ланцюжки, які проходять по черевній стороні тіла. Нервова трубка походить з клітин зовнішнього зародкового листка — епідермісу. Вона знаходиться під захистом хребтового стовбура та черепа. Вершиною розвитку нервової системи такого типу є центральна нервова система людини.

Нервова система хребетних закладалася у вигляді цілісної трубки, яка у процесі онтогенезу і філогенезу поділяється на різні відділи і є джерелом утворення парасимпатичних і симпатичних нервових вузлів. У найпримітивніших хордових (безчерепних) головний мозок відсутній, а нервова трубка практично однакова по всій довжині. У процесі філогенетичного розвитку від рівня безчерепних до круглоротих відбулася енцефалізація.

☑ Енцефалізація — це виникнення і розвиток головного мозку з передньої головної частини мозкової трубки.

Головний мозок сучасних круглоротих (міноги) містить у початковому стані всі основні структурні відділи головного мозку. Вони виникли як наслідок еволюційного розвитку відповідних функцій організму. Розвиток вестибулярної системи, зв'язаної з напівкругними каналцями і рецепторами бокової лінії, виникнення блукаючого нерва і дихального центру створили основу для розвитку заднього мозку. Задній мозок міноги включає довгастий мозок і мозочок. Розвиток зору дає поштовх до закладання середнього мозку. Розвиток нюхових рецепторів викликає створення переднього і кінцевого мозку, до яких приєднаний слабозвинутий проміжний мозок. Всі ці етапи і структури повторюються у хребетних в процесі ембріонального розвитку. В процесі ембріогенезу у головному відділі нервової трубки три мозкові пухирі, з яких розвиваються відповідні відділи головного мозку.

☑ Здатність організмів повторювати у своєму ембріональному розвитку основні етапи розвитку еволюційних предків називають біогенетичним законом. Онтогенез повторює філогенез.

Біогенетичний закон сформулював у 1866 р. німецький біолог, основоположник філогенетичного напрямку у дарвінізмі Е. Геккель (1834 — 1919). Цей закон є одним з найважливіших доказів еволюції живих організмів. У свій час він відіграв революційну роль у розвитку уявлень про історію органічного світу.

Значного розвитку зазнала центральна нервова система у зв'язку з виходом тварин на сушу. Наприклад, у амфібій у спинному мозку з'явилися два потовщення, які відповідають верхньому і нижньому поясам кінцівок. Найбільші структурні зміни характерні для головного відділу центральної нервової системи. У довгастому мозку амфібій почав формуватися центр слухового аналізатора. Мозочок у цих тварин більш примітивний, ніж у риб, що пов'язано з меншою складністю рухів. Найбільш значні зміни відбуваються у передньому мозку амфібій. Тут формується таламус — частина мозку, від якої збудження йдуть безпосередньо у кору. Але найбільшого розвитку з виходом тварин на сушу зазнає передній мозок. На ньому формується кора, яка поступово стає головною частиною мозку. Починаючи з рептилій, ця частина мозку стає місцем, куди стікаються всі аферентні сигнали. У птахів, у зв'язку з складністю рухової активності, підвищується роль мозочка. Цей відділ головного мозку за своїм розвитком перевищує такий у риб і рептилій. У ссавців ускладнення організації головного мозку відповідає рівню складності функцій. Але найбільші еволюційні зміни властиві передньому мозку. Розвиток головного мозку супроводжується розвитком кори головного мозку. Її бурхливий ріст компенсується розвитком складчастості. Праву і ліву половини кори називають півкулями. Складки кори утворюють борозни і частки. Кількість борозен і складок залежить від ступеня еволюційного розвитку організму. Примати демонструють найвищий рівень організації кори головного мозку. Вона характеризується шестишаровістю, відсутністю перекриття окремих полів, зв'язком між передніми та тім'яними ділянками. Такі особливості характеризують головний мозок приматів як цілісну об'єднану систему.

Вегетативна (автономна) та соматична (анімальна) нервові системи

Вегетативна (автономна) нервова система — це одна з важливих складових частин нервової системи людини і тварин.

☑ Вегетативна (автономна) нервова система відповідає за здійснення прямих мимовільних реакцій, вона керує соматичними функціями організму і підтримує гомеостаз.

Нервові волокна автономної нервової системи регулюють серцеві скорочення, перистальтику органів травлення тощо. Вони іннервують непосмуговані м'язи всіх внутрішніх органів. Вегетативна нервова система поділяється на дві частини:

- симпатичну;
- парасимпатичну.

Симпатична і парасимпатична частини вегетативної нервової системи досить часто відповідають за протилежно направлені реакції організму (табл. 2.15).

Таблиця 2.15

Дія вегетативної нервової системи

Орган, що іннервується	Дія симпатичних нервів	Дія парасимпатичних нервів
Серце	Підсилюють і прискорюють серцеві скорочення	Послаблюють і уповільнюють скорочення серця
Артерії	Викликають звуження артерій і підвищують кров'яний тиск	Викликають розширення артерій і знижують кров'яний тиск
Шлунково-кишковий тракт	Уповільнюють перистальтику, зменшують активність	Прискорюють перистальтику, підвищують активність
Сечовий міхур	Викликають розслаблення сечового міхура	Викликають скорочення сечового міхура
Мускулатура бронхів	Розширюють бронхи, полегшують дихання	Викликають скорочення бронхів
М'язові волокна зіниці	Розширюють зіницю	Звужують зіницю
М'язи, які піднімають волосся	Викликають підняття волосся	Викликають прилягання волосся
Потові залози	Підвищують секрецію	Знижують секрецію

Вегетативна нервова система містить як чутливі, так і рухові нерви, але вона відрізняється від соматичної нервової системи рядом особливостей:

- Вона не підлягає свідомому контролю зі сторони великих півкуль головного мозку. Ми не можемо свідомо змінити силу і частоту серцевих скорочень тощо.

- Зв'язок між чутливими нервами і корою великих півкуль настільки опосередкований, що нормальне подразнення волокон вегетативної нервової системи не викликає ніяких відчуттів.

- Кожен внутрішній орган має подвійний набір волокон — одні від симпатичної частини, а інші від парасимпатичної. Імпульси симпатичної і парасимпатичної частин вегетативної нервової системи призводять до протилежних ефектів.

- Рухові імпульси від центральних відділів вегетативної нервової системи до органу-ефектора ідуть не по одному нейрону, а через два і більше послідовних нейрони. Тіло першого прегангліарного нейрона знаходиться у головному або спинному мозку, а тіло другого постгангліарного нейрона в ганглію, який розташований за межами центральної нервової системи. Тіла симпатичних постгангліарних нейронів розташовані поблизу спинного мозку, а парасимпатичні ганглії — поблизу органів, що іннервуються.

Вегетативна нервова система має центральні та периферійні відділи. До центральних відділів симпатичної нервової системи відносяться вегетативні центри головного мозку і ядра бокових стовпів спинного мозку (VIII шийний, I — XII грудні і II — III поперекові сегменти). До центрального відділу парасимпатичної нервової системи відносяться ядра мозкового стовбура (III, VII, IX і X пари черепних нервів) і ядра бічних стовпів крижового відділу спинного мозку. Периферичну частину вегетативної нервової системи складають вегетативні нерви та їх сплетіння.

Симпатична нервова система складається з волокон, клітинні тіла яких розташовані у бокових стовпах сірої речовини спинного мозку. Їх аксони виходять через передні корінці спинномозкових нервів, а потім відділяються від них, утворюючи вегетативну гілку, яка веде до симпатичного ганглію. Ці ганглії парні. З кожної сто-

рони від спинного мозку знаходиться ланцюжок з 18 гангліїв, який тягнеться від шиї до живота. У кожному ганглії аксон першого нейрона утворює синапс з дендритом другого. Чутливі відростки симпатичної нервової системи проходять всередині тих же нервових стовбурів, що і рухові. Але вони вступають у спинний мозок через задні корінці, разом з іншими чутливими нервами, які належать до вегетативної нервової системи.

Волокна парасимпатичної нервової системи входять до складу черепномозкових нервів та крижового відділу спинного мозку. Нерви, які регулюють роботу зіниць і слинних залоз, входять до складу III, VII і IX пар черепно-мозкових нервів. Блукаючий нерв (X пара) іннервує серце, дихальну систему і шлунково-кишковий тракт. Товста кишка, сечовидільна система і статеві органи регулюються парасимпатичними волокнами через крижові спинномозкові нерви. Всі ці нерви містять аксони перших нейронів. Ганглії парасимпатичної нервової системи розташовані або у внутрішніх органах, які іннервуються, або поблизу їх. Таким чином, всі аксони вторинних нейронів відносно короткі.

☑ Соматична (анімальна) нервова система охоплює ті відділи центральної і периферійної нервової системи, які іннервують по-смуговані скелетні і м'язи та органи чуттів.

Вона включає всі відділи головного і спинного мозку та нерви, які не входять до складу вегетативної нервової системи. В основі діяльності соматичної нервової системи лежать складні комплекси безумовних та умовних рефлексів.

Спинний мозок

Спинний мозок – це найдревніша частина соматичної центральної нервової системи. У примітивній формі у ланцетника він є трубкою, яка іде вздовж тіла. Нервова трубка ланцетника не має поділу на сіру і білу речовини. Вперше цей поділ спостерігається у круглоротих. З появою кінцівок у амфібій виникають шийні і крижові потовщення спинного мозку. У рептилій, птахів і ссавців спинний мозок досягає вершини свого розвитку.

☑ Спинний мозок – це трубка, оточена і захищена дугами хребців, яка утворена сукупністю нервових клітин (сіра речовина) та нервових волокон (біла речовина).

Сіра речовина розміщена по центру, а біла оточує її зовні. У розрізі спинний мозок нагадує метелика. Від спинного мозку відходять парні відростки:

- дорсальні (задні, чутливі) корінці;
- вентральні (передні, рухові) корінці.

У центрі спинного мозку є отвір, заповнений спинномозковою рідиною. Вона містить різноманітні речовини, які живлять нервові клітини. Спинний мозок є продовженням довгастого мозку. Він розпочинається від великого потиличного отвору черепа і I шийного хребця (атланта) і закінчується на рівні II поперекового хребця мозковим конусом.

Спинний мозок виконує дві важливі функції:

- передає імпульси, які ідуть від і до головного мозку;
- служить центром багатьох рефлексів.

Звичайно функції спинного мозку досліджують на піддослідних тваринах методом перерізання окремих корінців та ділянок. Таким чином було відкрите явище, назване законом Белла-Мажанді:

☑ Праві корінці спинного мозку іннервують праву половину тіла, а ліві – ліву. Дорсальні і вентральні корінці функціонують незалежно один від одного.

Дослідження, які уможливили виявити ці особливості, були проведені у 1811–1822 роках. Вони показали, що коли у жаби у попереково-крижовому відділі з правого боку перерізати дорсальні (чутливі) корінці, а з лівого вентральні (рухові), то права лапка втрачить чутливість, але збереже рухливість, а ліва, навпаки, втрачить рухливість, але збереже чутливість.

Характерною особливістю спинного мозку високоорганізованих тварин є те, що кількість чутливих волокон, які відходять від спинного мозку, перевищує кількість рухових. Наприклад, у кицьки дорсальний корінець поперекового сегмента містить близько 12 тисяч волокон, а вентральний – лише 6 тисяч. Це означає, що один руховий нейрон обслуговує декілька чутливих.

Важливою особливістю спинного мозку людини і вищих тварин є те, що всі його частини поділяються на окремі сегменти, які іннервують окремі частини тіла. Наприклад, у людини розрізняють такі сегменти, від яких відходять відповідні нерви:

- 8 шийних;
- 12 грудних;
- 5 поперекових;
- 5 крижових;
- 1 – 3 куприкових.

Відповідно до 31 сегменту спинного мозку людини, він має 31 пару спинномозкових нервів. Пошкодження спинного мозку на рівні окремих сегментів призводить до втрати іннервації частин організму, які розташовані нижче. Травми хребтового стовпа небезпечні тим, що може пошкодитися спинний мозок, а це може стати причиною втрати здатності до руху.

Головний мозок

Головний мозок людини та інших хребетних розташований у порожнині мозкового черепа. Він складається більш ніж з 12 мільярдів нейронів і 50 мільярдів допоміжних клітин. Маса мозку не перевищує 1,4 кг. Ззовні його покривають три оболонки:

- тверда – вистеляє череп зсередини, містить вени і артерії, що живлять кістки черепа;
- павутинна – складається з пухкої сполучної тканини;
- м'яка – розташована найближче до поверхні кори мозку.

Між павутинною і м'якою мозковими оболонками є простір, заповнений рідиною. Вона виробляється всередині шлуночків мозку і називається спинномозковою рідиною. Це безколірна речовина, яка містить глюкозу, білки і лімфоцити.

☑ Шлуночки мозку – це єдина система сполучених порожнин у центральній нервовій системі, де утворюється і циркулює спинномозкова рідина.

Шлуночки мозку сполучаються з центральним каналом, який проходить вздовж спинного мозку. Спинний мозок має такі ж оболонки, як і головний. Все це свідчить про єдність походження цих двох частин центральної нервової системи.

☑ Головний мозок – це передній відділ центральної нервової системи хребетних, який є регулятором всіх життєвих функцій організму і матеріальним субстратом його життєдіяльності.

Для нормальної роботи мозку важливе значення має його кровопостачання. Незважаючи на те, що маса мозку у людини не перевищує 2%, він потребує 20% крові тіла. Кров транспортує кисень і поживні речовини, основною з яких є глюкоза. При недостатньому надходженні цих речовин робота мозку порушується. Виникають запаморочення, сплутаність та втрата свідомості. При повному припиненні надходження глюкози та кисню головний мозок гине протягом 4–8 хвилин.

☑ Важливу роль у регуляції припливу до мозку різних речовин відіграє гомоенцефалічний бар'єр, який забезпечує захист мозку від дії різних хімічних подразників.

Він утворений ендотеліальними клітинами капілярів і астроцитами захисних волокон. Через такий подвійний шар можуть проникати лише відносно малі молекули, що й забезпечує незначний і вибірковий доступ різних хімічних речовин до головного мозку.

Філогенетично головний мозок – передній кінець нервової трубки, а онтогенетично – похідне мозкових пухирів, які розвиваються у шлуночки мозку. Вперше головний мозок з'являється у круглоротих, у яких він поділяється на три відділи:

- задній мозок;
- середній мозок;
- передній мозок.

Ці відділи, які відповідають основним мозковим пухирям, у процесі еволюційного розвитку хребетних дають початок сучасному головному мозку вищих хребетних (рис. 2.34).

Найбільш складний головний мозок вищих хребетних, до яких належить і людина, має п'ять основних відділів:

- довгастий мозок;
- задній мозок (включає варолієвий міст і мозочок);
- середній мозок;
- проміжний мозок;
- кінцевий мозок.

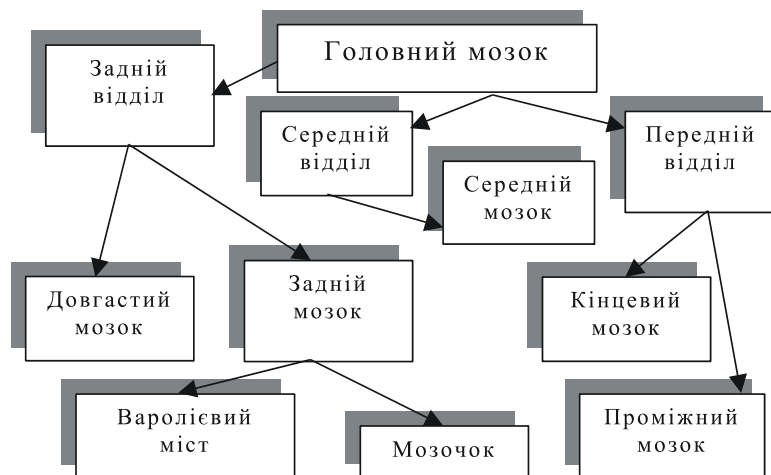


Рис. 2.34. Походження відділів головного мозку людини

Перші чотири відділи, крім кінцевого мозку, складають стовбур мозку, який переходить у спинний мозок.

☑ Довгастий мозок – це конусоподібна структура, розміщена на схилі черепа, яка вниз (назад) переходить у спинний мозок, а вгору (вперед) – у варолієвий міст заднього мозку.

Сіра речовина знаходиться у білій у вигляді окремих ядер. Цей відділ головного мозку функціонально об'єднує спинний мозок для цілісної діяльності. Ще у 1862 р. видатний російський фізіолог І. М. Сеченов (1829 – 1905) встановив пригнічення спинальних рефлексів при подразненні стовбурової частини головного мозку. Висхідні шляхи довгастого мозку забезпечують активуючий вплив на кору головного мозку. Коли у кицьки, яка спить, подразнювати довгастий мозок, то вона прокидається і проявляє орієнтувальну реакцію. Довгастий мозок здійснює такі рефлекси:

- захисні – мигання, сльозовиділення, кашель, блювання;
- рухові (установочні і лабіринтні) – тонус мускулатури і підтримка рухів, правильний розподіл тонусу між окремими групами м'язів і встановлення пози тіла;

- метаболічні – рефлекси, пов'язані з регуляцією дихання і кровообігу.

Захисні рефлекси забезпечують механічне виділення з відповідних органів різноманітних подразнюючих факторів (пилу, бруду тощо). Прикладом складного комплексу рухових рефлексів, які контролює довгастий мозок, може бути робота мускулатури ока. Будь-які зміни положення голови викликають рух очних яблук у протилежному напрямку. Таким чином, рефлекторно зберігається правильна зорова орієнтація. Метаболічні рефлекси – це дихальний центр (регулює вдих і видих), судиноруховий (підтримує тонус судин, забезпечує артеріальний тиск).

Задній мозок також є продовженням спинного мозку і тісно з ним зв'язаний. До його складу входить варолієвий міст і мозочок.

☑ Варолієвий міст – це невелике біле підвищення, розташоване між довгастим і середнім мозком.

Між волокнами білої речовини варолієвого мосту розташовані ядра сірої речовини. Від них відходять V – VIII пари черепних нервів.

☑ Мозочок – це великий виріст моста, розвиток якого тісно пов'язаний з руховою активністю.

Нейрони мозочка зв'язані з іншими ділянками головного і спинного мозку. Як окрема структура він проявляється на ранніх етапах філогенезу. Вся поверхня мозочка поділена глибокими борознами на окремі долі. Він виконує такі функції:

- регуляція пози і м'язового тонусу;
- координація рівноваги і цілеспрямованих рухів;
- координація швидких цілеспрямованих рухів, які виконуються за командою кори великих півкуль.

Крім управління рухами, мозочок бере участь у регуляції роботи внутрішніх органів. Його подразнення викликає ряд вегетативних рефлексів, наприклад, розширення зіниць, підвищення артеріального тиску тощо. Коли видалити мозочок, то порушується серцево-судинна діяльність, дихання, моторика і секреція органів травлення. На м'язову систему це впливає через:

- атонію – послаблення м'язового тонусу;

- астенію — слабкість і швидка втома м'язів;
- астазію — здатність м'язів до коливання і дивиття, м'язовий тремор.

Видалення мозочка негативно впливає на координацію рухів. Програма складних рухів начебто розпадається на окремі компоненти. Для того, щоб доторкнутися до кінчика носа кінчиком пальця, людині з хворим мозочком потрібно зробити три окремих рухи. Для пошкодженого мозочка характерна втрата розмірності рухів, деформування ходи, неможливість виконувати швидкі послідовні рухи, наприклад, згинання і розгинання пальців.

☑ Середній мозок формується з середнього мозкового пухиря і розташований попереду моста і мозочка.

До нього відносяться:

- водопровід мозку;
- ніжки мозку;
- ядра III і IV пар черепних нервів;
- покривка середнього мозку;
- червоні ядра;
- чорна речовина.

Середній мозок має порожнину, яку називають водопроводом мозку. Він сполучає мозкові порожнини (шлуночки) і забезпечує рух спинномозкової рідини. Через ніжки мозку проходять висхідні і низхідні шляхи, які об'єднують передній мозок і нижні відділи центральної нервової системи. На покривці середнього мозку виділяють чотири горбики — чотирьохгорбчатість. Тут розташовані підкоркові центри зору (на верхніх) та слуху (на нижніх). Вони забезпечують рефлекторні реакції на світлові і слухові подразнення (регуляція просвіту зіниці, акомодация, рух очей, обертання голови у бік слухового подразнення тощо). Ця ділянка має досить давнє походження. У риб і амфібій два верхні горбики є головним центром зору. Червоні ядра і чорна речовина тісно пов'язані з роботою довгастого мозку, мозочка і спинного мозку. Вони беруть участь у регуляції м'язового тону, рефлекторному збереженні положення тіла у просторі, впливають на всю скелетну мускулатуру, регулюючи

несвідомі рухи. Особливо велика роль середнього мозку в регуляції зорових рухів. Порушення синтезу медіаторів чорної субстанції викликає важке захворювання — хворобу Паркінсона. Вона проявляється у тремтінні м'язів, порушенні мимічної мускулатури, розладі тонких скоординованих рухів. Крім того, чорна речовина бере участь у регуляції вегетативних функцій — жування, ковтання, дихання тощо.

Передній відділ — найбільша частина головного мозку людини. Він походить від нюхових виростів мозкової трубки і поділяється на два відділи:

- проміжний мозок;
- кінцевий мозок.

☑ Проміжний мозок — це частина головного мозку хребетних, яка складається з великої кількості взаємозв'язаних ядер і розвивається у процесі ембріогенезу з переднього мозкового пухиря.

Знизу і ззаду передній мозок межує з середнім. Зовнішня його межа представлена білою речовиною. Проміжний мозок розташований безпосередньо під корою великих півкуль і функціонує під її контролем. Це своєрідний колектор всіх видів чутливості і найважливіший пункт докоркової інтеграції різних систем мозку. Він включає:

- епіталамус;
- таламус;
- гіпоталамус.

До складу епіталамуса входить залоза внутрішньої секреції епіфіз (шишкоподібна залоза). Таламус, або зоровий горбик, являє собою овальне скупчення сірої речовини.

☑ Таламус — це велике підкіркове утворення, через яке у кору великих півкуль входять аферентні шляхи.

До його складу входить більше 40 ядер. Тут відбувається переключення інформації, яку отримують від сенсорних систем, на кінцеві нейрони. За виразом американського фізіолога А. К. Уолкера, “таламус є посередником, у якому сходяться всі подразнення від зовнішнього світу і, видозмінюючись тут, направляються у підкіркові й кіркові центри”.

Гіпоталамус розташований під таламусом, тому його називають підгорб'ям. Гіпоталамус містить багато ядер. До його складу входить гіпофіз — головна залоза внутрішньої секреції. Це дуже древній відділ головного мозку.

☑ Гіпоталамус відіграє важливу роль у підтримуванні гомеостазу і забезпеченні взаємозв'язку між ендокринною, вегетативною і соматичною системами організму.

Тут розташований центр терморегуляції і теплопродукції. Пошкодження цієї ділянки мозку у кицьки перетворює теплокровну тварину на холоднокровну. Подразнення окремих відділів гіпоталамуса може викликати поведінку, спрямовану на виживання особини. Наприклад, харчову поведінку. В 1951 р. Б. Ананд і Д. Бробек встановили, що у гіпоталамусі є центр голоду. При його руйнуванні розвивається анорексія (відсутність бажання їсти). У гіпоталамусі розташований нервовий центр, стимулювання якого викликає відчуття задоволення. Коли у піддослідних тварин є можливість самостійно його подразнювати, то частота таких імпульсів може сягати 5000 подразнень на годину. У людини подразнення аналогічних центрів викликає відчуття радості, задоволення, які супроводжуються еротичними переживаннями. Гіпоталамус визначає правильну періодичність функцій, зв'язаних з розмноженням, відповідає за агресивну поведінку. Як регуляторний центр, гіпоталамус впливає на чергування сну і бадьорості. Це лише короткий перелік різноманітних функцій, які виконує цей відділ головного мозку.

☑ Кінцевий мозок вкриває собою більшу частину мозку людини.

Кінцевий мозок іноді називають великим мозком. Він складається з таких частин:

- двох півкуль, покритих мозковим плащем (новою корою);
- мозолистого тіла, яке складається з нервових волокон, що з'єднують півкулі між собою.

Кінцевий відділ у процесі свого розвитку пройшов декілька стадій утворення кори. Тому розрізняють древню, стару та нову кору.

☑ Об'єднання, яке включає старі відділи кори переднього мозку і підкоркові структури, називають лімбічною системою.

Лімбічна система характеризується великою кількістю двосторонніх зв'язків з іншими відділами мозку і всередині самої структури. Вона тісно зв'язана з гіпоталамусом. Дослідження функцій лімбічної системи хребетних розпочалися у середині ХХ століття. Вони показали, що подразнення окремих відділів викликає різноманітні вегетативні ефекти і впливає на діяльність внутрішніх органів. Всі ці реакції можуть мати як стимулюючий, так і пригнічуючий напрям. Лімбічна система визначає знак реакції гіпоталамуса. Таким чином формується багатоповерхове ієрархічне управління вегетативною сферою організму. Лімбічна система відповідає за вроджену поведінку та емоції людини. Вона змінює гормональний фон, підсилюючи чи ослаблюючи емоційні чинники поведінки. Пошкодження цієї зони мозку викликає втрату короткочасної пам'яті.

Кора кожної півкулі — це сіра речовина завтовшки 1,3—4,5 мм. Півкулі розділяються великою повздовжньою щілиною на праву і ліву. Характерною особливістю кори великих півкуль є дуже виражена складчастість, рельєф якої носить індивідуальний характер. Випини на поверхні великого мозку називають закрутками. Борозни поверхні мають різну глибину. Найбільші з них розмежовують специфічні функціональні ділянки — частки (долі):

- потиличні;
- тім'яні;
- скроневі;
- лобові.

Завдяки численним складкам, борознам, звивинам і закруткам площа кори великих півкуль становить 2200—2500 см² (це квадрат зі стороною 47—50 см). Тут міститься 14—17 млрд. різноманітних за формою і функціями клітин, які утворюють 6 шарів. За густиною розташування нейронів і їх формою кору поділяють на 50 полів. Цей поділ відповідає функціональним особливостям кори (рис. 2.35).

Уявлення про розташування функціональних центрів у корі великого мозку пов'язане з поняттям про кіркові центри.

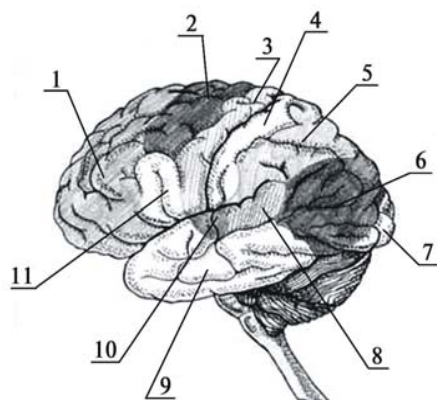


Рис. 2.35. Кіркові поля

- 1 – лобова кора (аналітичне мислення);
- 2 – премоторна кора;
- 3 – моторна кора;
- 4 – первинна соматосенсорна кора;
- 5 – соматосенсорна асоціативна кора;
- 6 – зорова асоціативна кора;
- 7 – первинна зорова кора;
- 8 – зона Верніке (загальна інтерпретація);
- 9 – слухова асоціативна кора;
- 10 – первинна слухова кора;
- 11 – зона Брока (усна мова).

Уявлення про розташування функціональних центрів у корі великого мозку пов'язане з поняттям про кіркові центри.

☑ Кірковий центр – це місце розташування мозкового кінця будь-якого зовнішнього чи внутрішнього подразнення.

При подразненні, ураженні або вилученні тієї чи іншої частини кори виникають певні відповіді, пов'язані з специфічною функціональністю окремих полів. Тобто, наявність структурно різноманітних ділянок кори головного мозку передбачає здійснення певних функцій. Так, наприклад, у потиличних част-

ках локалізована зорова область. У кожному півкулю проектується половини сітківки (у ліву півкулю – праві, а у праву – ліві). Суміщення зорових полів обох очей забезпечує бінокулярність зору. Слухова зона приурочена до верхньої половини тім'яної долі. Але більша частина кори, яку називають “асоціативною”, аналізує та інтерпретує інформацію, отриману від сенсорних ділянок, допомагає координувати довільні рухи. Неможливо точно локалізувати також ділянки, які відповідають за свідомість і навчання.

Робота головного мозку людини – надзвичайно складний процес, який на сьогодні вивчений недостатньо. Завдяки головному мозку людина, як і будь-який живий організм, реагує на зміни умов існування.

☑ Поведінка – це здатність тварин і людини змінювати свої дії та реагувати на вплив внутрішніх та зовнішніх факторів.

Вона включає процеси, за допомогою яких тварина або людина відчуває зовнішній світ та стан свого тіла і реагує на них. Різноманітні форми поведінки прийнято поділяти на:

- вроджену – проявляється без попереднього навчання;
- набуту – формується у процесі індивідуального розвитку.

Великий вклад у дослідження діяльності центральної нервової системи і поведінки внесли роботи видатних фізіологів І. М. Сеченова і І. П. Павлова. Останній поділяв нервову діяльність людини на:

- нижчу, зумовлену безумовними рефлексамі;
- вищу – сукупність умовних рефлексів.

☑ Сукупність складних безумовних спадково закріплених рефлексів називають інстинктами.

Інстинкти лежать у основі вродженої пристосувальної поведінки. Вони видоспецифічні – незмінні у всіх представників даного виду. Вони відносно постійні, стереотипно проявляються у відповідь на адекватне подразнення відповідного рецепторного поля. Безумовні рефлексі забезпечують координовану діяльність, спрямовану на підтримання сталості багатьох параметрів внутрішнього середовища, взаємодію організму з довкіллям.

Але в реальних умовах генетично задані форми поведінки недостатні для того, щоб забезпечити активне існування особини у середовищі, яке постійно змінюється. Індивідуальний досвід набувається різними шляхами. В його основі лежить загальна здатність живих організмів до навчання.

☑ У нейробіології під навчанням розуміють процес появи адаптивних змін індивідуальної поведінки внаслідок набування досвіду.

Матеріальною основою навчання є умовні рефлекси, які набуваються і закріплюються у процесі індивідуального життєвого досвіду. Виконання тієї чи іншої програми поведінки визначається психофізіологічними механізмами, які мають складну нейрогормональну природу.

Сенсорні системи

Сприйняття і аналіз стану навколишнього середовища — надзвичайно важлива властивість усіх живих істот. Саме завдяки їй організм здатний адекватно відповідати на зміни довкілля і пристосовуватись до них. У вищих тварин і людини ці функції виконує складний комплекс, об'єднаний у понятті аналізатора.

☑ Аналізатор або сенсорна система — це система, що забезпечує сприйняття і переробку інформації щодо явищ довкілля і внутрішнього середовища організму.

Вся сукупність аналізаторів об'єднується у загальну сенсорну систему організму. У людини та вищих тварин розрізняють такі основні аналізатори:

- зору;
- слуху;
- смаку;
- нюху;
- дотику.

Крім п'яти основних, є ще інші аналізатори — рівноваги, температури, руху, спраги, голоду тощо. Існують ще змішані відчуття, які важко визначити і у яких важко виділити окрему компоненту.

Діяльність будь-якої сенсорної системи розпочинається зі сприйняття рецепторами зовнішньої для мозку фізичної чи хімічної енергії, трансформації її у нервові імпульси і передачі їх у мозок через нервові ланцюжки, які утворюють ряд рівнів. Рецепторам належить важлива роль у отриманні інформації про зовнішнє і внутрішнє середовище. Процес передачі сенсорного подразнення супроводжується багатоступеневим перетворенням і перекодуванням й завершується загальним аналізом та синтезом, який називають розпізнаванням образу. Після цього відбувається вибір або розробка програми відповіді. Без інформації, яка поступає у мозок, не можуть виконуватися прості і складні рефлекторні акти, аж до психічної діяльності людини.

Будова ока і зір

Зір для багатьох тварин і людини є одним з основних способів просторової орієнтації на відстані. За його допомогою живі організми отримують інформацію не лише про зміну дня і ночі, але й детальне зображення навколишнього середовища. В основі фотобіологічних процесів лежать специфічні хімічні реакції, для виконання яких потрібна енергія, що надходить зі Всесвіту, в першу чергу, від Сонця. Вона поступає у вигляді електромагнітного випромінювання. Швидкість розповсюдження світла надзвичайно велика — 300000 км/сек, але його спектр дуже різноманітний. Випромінювання з довжиною хвилі коротше 300 нм (гамма-випромінювання, рентгенівські хвилі, ультрафіолетове випромінювання) може викликати пошкодження біологічних молекул. Як правило, воно шкідливе для живих істот. Довгохвильове випромінювання з довжиною хвилі більше 900 нм має занадто низьку енергію і, у більшості випадків, не сприймається зоровими рецепторами.

☑ Проміжок електромагнітних хвиль з довжиною від 300 до 800 нм називають видимим світлом, яке забезпечує всі фізіологічні реакції живих організмів, включно інформаційні, де світло використовується для отримання інформації про довкілля.

У різних тварин різні робочі інтервали видимого світла. Наприклад, у бджоли — від 300 до 650 нм, у людини — від 400 до 750 нм, у мешканців водного середовища — від 500 до 600 нм.

Найпростіший вид світосприйняття — це здатність розрізняти світло від темряви. Такі реакції називають фототаксисом або фототропізмом. Цю властивість мають навіть одноклітинні організми. Наприклад, евглена зелена має цитоплазматичні мембранні структури, які містять чутливі до світла пігменти. Їх подразнення призводить до зміни ферментативних систем, які забезпечують рухову активність, направлену до джерела світла.

У більшості багатоклітинних організмів з'являються спеціальні пристосування для сприйняття не лише загальних світлових подразнень, але і їх чіткої інтерпретації. Цю властивість називають фоторецепцією або просто зором. Орган зору у ссавців побудований за камерним типом (рис. 2.36). Очне яблуко має три оболонки:

- зовнішню волокнисту, в якій розрізняють прозору опуклу рогівку і непрозору білу склеру;
- середню судинну, яка складається з райдужки, війкового тіла і власне судинної оболонки;
- внутрішню сітківку, на задній частині якої формується зображення.

- 1 — сітківка;
- 2 — судинна оболонка;
- 3 — склера;
- 4 — прямий медіальний м'яз;
- 5 — задня камера ока;
- 6 — передня камера ока;
- 7 — зіниця;
- 8 — кришталік;
- 9 — райдужка;
- 10 — війковий м'яз;
- 11 — прямий латеральний м'яз;
- 12 — зоровий нерв;
- 13 — кровоносні судини сітківки;
- 14 — порожнина, заповнена склистим тілом.

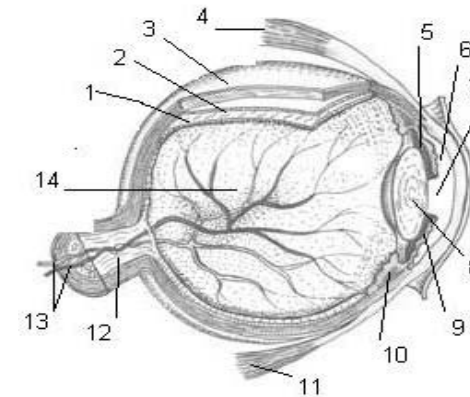


Рис. 2.36. Будова ока

Внутрішній простір ока заповнений прозорим оптично однорідним гелем — склистим тілом. Воно забезпечує внутрішньоочний тиск, необхідний для підтримки сталої форми очного яблука.

☑ Рогівка, кришталік і зіниця — це основні елементи оптичної системи ока, які забезпечують переломлення світла.

Рогівка — це прозора частина волокнистої оболонки ока. Вона розташована у передній частині очного яблука. За нею знаходиться прозора лінза — кришталік. Скорочення і розслаблення війчастого тіла приводить до зміни кривизни кришталіка. Завдяки цьому око здатне розрізняти далекі й близькі предмети.

☑ Акомодація — зміна кривизни кришталіка, яка автоматично змінює кут проходження світлових променів і забезпечує фокусування зображення на сітківці.

Здатність до акомодації дає змогу розрізняти близькі та віддалені предмети. Спазм та атрофія акомодаційних м'язів викликає короткозорість — нездатність чітко розрізняти віддалені предмети.

Райдужка, яка визначає колір очей, розташована безпосередньо перед кришталіком, має отвір — зіницю. Вона виконує функції діафрагми. Розширення та звуження зіниці регулює інтенсивність світлового потоку, який потрапляє на сітківку.

Оптична система ока створює зображення об'єктів навколишнього світу у вигляді розподілу освітлення на внутрішній оболонці ока — сітківці.

☑ Сітківка — це світлочутливий шар, який складається із фоторецепторів і декількох типів нейронів.

У сітківці є два типи фотосенсорних (світлочутливих) рецепторів:

- палички — вони дають змогу відрізнити світло від темряви, визначати форму та переміщення об'єкта;
- колбочки — відповідають за розпізнавання кольору зображення.

Палички містять лише один світлочутливий пігмент. Колбочки бувають трьох типів, чутливі окремо до синього, зеленого та червоного кольорів. Відповідні пігменти реагують на світло певної довжини хвилі. Різна комбінація подразнень забезпечує сприйняття всієї гами кольорів довкілля. Очне яблуко містить майже 100 мільйонів паличок і близько 3 мільйонів колбочок. Аксони світлочутливих нейронів збираються у зоровий нерв. Місце на сітківці, де збираються аксони зорового нерва, називається сліпою плямою. У цій точці немає фотосенсорних клітин.

Система лінз ока хребетних дає на поверхні сітківки зменшене і перевернуте зображення. Поле зору одного ока перекриває поле зору другого. Це забезпечує сприйняття об'єму предмета. Зорові нерви, які відходять від правого і лівого ока, перехрещуються у зоровому перехресті біля основи мозку. При цьому вони розподіляються так, що інформація про праву частину зображення з обох очей надходить до лівої півкулі, а інформація про ліву — до правої півкулі головного мозку. У зоровій зоні кори великих півкуль зображення трансформуються з обернених на прямі і формуються зорові відчуття.

Існують три головні аномалії переломлення світлових променів (рефракції) в оці:

- короткозорість (міопія);
- далекозорість (гіперметропія);
- стареча далекозорість (пресбіопія).

Загальний принцип всіх цих дефектів зору полягає у тому, що переломлення світла і довжина очного яблука не співвідносяться між собою і найбільш чітко зображення потрапляє за межі сітківки або до неї не доходить.

Будова вуха і слух

Звук як фізичне явище — це коливні рухи пружного середовища. Слух нерозривно пов'язаний з різними за своїм походженням звуками. Звукові хвилі досить часто пов'язані з іншими механічними явищами, які можуть пошкодити або, навіть, повністю знищити живу істоту (вибухи, обвали тощо). Саме тому розвиток і становлення органів слуху стали необхідною складовою частиною виживання у різноманітних умовах довкілля. У примітивних водних істот сприйняття хвильових коливань відбувалося через усе тіло або за допомогою спеціалізованих клітин. Це забезпечувалося досить високою пружністю водного середовища. У наземних живих організмів виник і поступово вдосконалювався спеціалізований орган слуху. Поступово звуки стали оцінюватися не лише як сигнали про небезпеку, але перетворилися у важливу форму інформаційного обміну між окремими особинами як одного, так і різних видів. Враховуючи фізіологічні особливості сприйняття звуку людським вухом, звукові коливання поділяють на:

- інфразвуки (дозвукові) — це коливання з частотами менше 20 Гц;
- звуки (звукові) — це коливання з частотами від 20 до 20000 Гц;
- ультразвуки (надзвукові) — це коливання з частотами вище 20 кГц.

Швидкість розповсюдження звуку залежить від пружних властивостей середовища, через яке проходить хвиля, і, у меншому ступені, від температури та інших чинників. Наприклад, у повітрі при температурі 18 °С вона становить приблизно 340 м/сек, а у морській воді при 0 °С — 1550 м/сек.

Серед наземних безхребетних відносно розвинену систему сприйняття звуків мають лише членистоногі, особливо комахи. Вони розрізняють звукові коливання через спеціалізовані органи, розташовані у різних частинах тіла. Як правило, це волоскові утворення, які мають дугоподібну або хвилясту форму.

У хребетних слухові рецептори розташовані у внутрішньому вусі або лабіринті. Виникнення лабіринту, як замкнутої системи, розташованої глибоко під шкірою голови, можна розглядати як значний прогрес у еволюційному розвитку. Досить добре розви-

нений лабіринт спостерігається уже у відносно примітивних водних хребетних — круглоротих. У первинноводних (круглороті, риби) та земноводних у сприйманні звукових коливань беруть участь також рецептори бокової лінії. У рептилій, птахів і ссавців для сприймання звуків існує спеціальний орган — завитка. У ссавців, до того ж, з'являється зовнішнє вухо, що дає можливість краще визначати джерело звуку.

Орган слуху людини поділяється на зовнішнє, середнє та внутрішнє вухо (рис. 2.37).

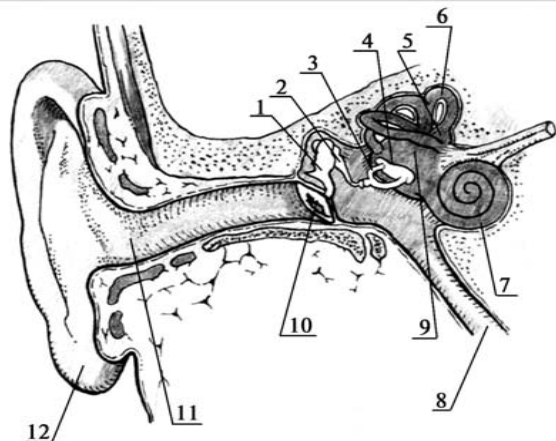


Рис. 2.37. Будова вуха:

- 1 — молоточок;
- 2 — коваделко;
- 3 — стремінце;
- 4 — овальне вікно;
- 5 — ампула;
- 6 — півколові канали;
- 7 — завитка;
- 8 — слухова (евстахієва) труба;
- 9 — присінок;
- 10 — барабанна перетинка;
- 11 — зовнішній слуховий хід;
- 12 — вушна мушля.

☑ Зовнішнє вухо людини — це вушна мушля (раковина) та слуховий прохід.

Вушна мушля спрямовує звукові хвилі по слуховому проходу до барабанної перетинки, розташованої на межі зовнішнього та середнього вуха. Саме вона сприймає коливання, спричинені акустичною енергією. Крім того, у зовнішньому вусі є волосини і залози, які виробляють сірку. Це захищає вухо від різноманітних пошкоджень.

☑ Середнє вухо — це заповнена повітрям порожнина у скроневої кістці між барабанною перетинкою і внутрішнім вухом.

Головними компонентами середнього вуха, що сприймають звук, є три слухові кістки — молоточок, коваделко і стремінце. Це найменші кісточки людського тіла. Молоточок вільним кінцем упирається у барабанну перетинку, а стремінце — в овальне вікно, розташоване на межі середнього і внутрішнього вуха. Перша функція слухових кісточок полягає у тому, що вони передають звукові коливання з повітряного середовища у рідке середовище перилімфи внутрішнього вуха. Завдяки тому, що площа основи стремінця значно менша площі барабанної перетинки, а також завдяки особливому поєднанню слухових кісточок, які діють як важелі, тиск на мембрані овалного вікна стає приблизно у 20 разів більшим, ніж на барабанній перетинці. Цей механізм відіграє важливу роль при забезпеченні ефективності передачі акустичної енергії з повітряного зовнішнього середовища у рідке внутрішнє середовище. Друга функція слухових кісточок пов'язана зі здатністю змінювати характер коливань при великій інтенсивності звуку. При збільшенні звукового тиску понад 120 дБ (над порогом звукосприйняття) характер рухів кісточок змінюється, що призводить до неприємних больових відчуттів. Рефлекторне скорочення м'язів середнього вуха призводить до зменшення амплітуди коливань барабанної перетинки і слухових кісточок, що захищає орган слуху від ушкоджень.

☑ Внутрішнє вухо або лабіринт складається з системи перетинчастих каналів, які мають кісткову основу.

Його частина, яка сприймає звук, нагадує черепашку слимака, а називають її завиткою. Завитка — це спірально закручений

кістковий канал, злегка піднятий біля верхівки. У людини завитка має 2,5 оберти, у кішки — 3, у качконоса і єхидни — лише 0,25. Всередині завитки проходить три заповнені рідиною канали — пристінкові сходи, спіральний (кортіїв) орган і барабанні сходи.

☑ Кортіїв орган — це частина завитки, у якій розташовані клітини, що сприймають звукові коливання.

Кортіїв орган локалізований на базальній мембрані. До неї прилягають підтримуючі клітини, на яких рядами розташовані чутливі рецепторні волоскові клітини. Кожна рецепторна клітина на верхівці має пучок тонесеньких ниток які, контактують з розміщеною над ними покривною мембраною. Базальна мембрана різна за товщиною. Поблизу овального вікна (у найширшому місці завитки) її товщина становить 0,04 мм, а поблизу вершини (у найвужчому місці) — 0,5 мм. Під час коливання базальної мембрани клітини зміщують своє положення стосовно покривної мембрани, що спричинює їх подразнення. Завдяки різній товщині мембрани на початку завитки сприймаються високі звуки, а на вершині — низькі. За сучасними уявленнями, звук по базальній мембрані розповсюджується за принципом хвилі, що біжить у напрямку від основи завитки до її вершини. Ця хвиля має максимальну амплітуду у певному визначеному місці, де відбувається перетворення механічного коливання у електричний сигнал нервового імпульсу. Відростки нейронів збираються у слуховий (кохлеарний) нерв, який передає збудження до центральної нервової системи. Волокна кохлеарного нерва підходять до довгастого мозку. У його кохлеарному ядрі вони передають збудження на ланцюжок вставних нейронів, які поступово через середній мозок і таламус проводять імпульси у слухову зону кори великих півкуль (скроневі доли). Слухова кора відповідає за розпізнавання складних звуків. Тут співвідносяться їх частота і сила. Саме у асоціативній частині слухової зони кори інтерпретується зміст почутого.

Нормальне функціонування органу слуху залежить від багатьох чинників. Важливу роль для нормального розпізнавання звуків відіграє анатомічна цілісність всіх компонентів вуха. Їх пошкодження може бути наслідком спадкових аномалій розвитку,

інфекцій, механічних пошкоджень. Причиною порушення слуху можуть стати надмірні звуки. Розрізняють два типи глухоти (зниження слуху):

- Кондуктивна глухота — це наслідок порушень звукопроведення до внутрішнього вуха (надлишок сірки, пошкодження барабанної перетинки тощо).

- Сенсоневральна глухота виникає тоді, коли нервові імпульси слабо проводяться через ушкодження внутрішнього вуха або слухового нерва.

Кондуктивна глухота ефективно лікується за допомогою промивання вуха або різних ліків. Сенсоневральна глухота, зазвичай, не виліковується. Покращити сприймання звуків можуть спеціальні слухові протези (імплантати).

Вестибулярний апарат

Всі живі організми, що населяють Землю, розвиваються в умовах постійної дії на них сил тяжіння. Це змушує їх займати певне положення у гравітаційному полі.

☑ Вестибулярний апарат (орган рівноваги, гравірецептор) — це спеціальний датчик положення тіла тварин у тривимірному просторі. Крім вестибулярного апарата для просторової орієнтації організму велике значення мають також зорові сприйняття і численні рецептори, розташовані у опорно-руховій системі.

Орган рівноваги у тварин зазнав певного еволюційного розвитку, але принцип його дії практично однаковий у більшості живих істот. Він складається з двох частин:

- отоліт (“пробна маса”) — компактна речовина, яка має більшу або меншу здатність до переміщення в межах органу рівноваги;
- система рецепторів, які сприймають зміну положення отоліту.

Орган рівноваги людини розташований у внутрішньому вусі. У лабіринті, крім завитки, є три півколові канали. Це кісткові утворення, розміщені у трьох взаємно перпендикулярних площинах, які вистелені тканинною перетинкою. Півколові канали заповнені рідиною. Між кістковою основою і перетинкою знаходиться пе-

рилімфа, а всередині – ендолімфа. Кожен півколовий канал має розширення (ампулу), мішечок і маточку.

☑ Гравітаційні рецептори – це клітини, які мають волоскоподібні вирости, занурені у дригльсту желатинозну рідину.

У ампулі розташовані ампульні гребінці (кристи). Вони мають вигляд конусів. Рецептори крист реагують на обертальні рухи. Під час обертання рідина у каналах рухається, зміщуючи желатинозний купол і збуджуючи волоскові клітини. У мішечках і маточках знаходяться чутливі ділянки – плями (макули). На відміну від крист, макули плоскі. Желатинозна речовина (отолітова мембрана) також сплюснена. Плями контролюють положення голови відносно тіла. Коли нахилити голову, то отолітова мембрана, під дією земного тяжіння, зміщується, подразнюючи волоскові клітини.

Аксони, по яких потенціал дії від волоскових клітин передається до центральної нервової системи, утворюють вестибулярну частину VIII пари черепно-мозкових нервів. У подальшому збудження проходять до довгастого мозку. Вестибулярні ядра довгастого мозку зв'язані зі всіма відділами нервової системи: спинним мозком, мозочком, корою великих півкуль, вегетативною нервовою системою тощо.

У людини чутливість вестибулярної системи дуже висока. Порогом чутливості для ампульних гребінців є прискорення всього лише 2–3 см/сек². Порогове значення для нахилу голови у сторону становить близько 1°, а вперед і назад – 1,5–2°. Крім того, як показали дослідження, проведені у космосі, вестибулярний апарат людини досить швидко адаптується до нових незвичних умов.

Смак, нюх, біль, температурна і тактильна чутливість

Живі організми еволюціонували у оточенні хімічного середовища. Здатність розрізнити його особливості є однією з найдревніших властивостей тварин. Будь-яке середовище мешкання характеризується конкретними хімічними властивостями.

☑ Хеморецепція – це здатність до сприйняття хімічних подразнень з навколишнього середовища.

Хеморецепція відіграє значну роль у житті тварин. Вона допомагає у пошуках їжі, знаходженні особин протилежної статі, розпізнаванні особин свого виду, визначенні місць для мешкання і розмноження тощо. Особливо велике значення хеморецепція має у процесі обміну інформацією між особинами одного виду. Це передача сигналів тривоги, агресивності, готовності до розмноження. Безумовно велику роль відіграє хеморецепція і в житті людини. Вона надає інформацію про якість їжі, середовища, наявності токсичних речовин тощо. Ці стимули певним чином впливають на емоційну сферу і модифікують поведінку.

Хімічну чутливість живих організмів можна поділити на три основні категорії:

- загальну хімічну чутливість;
- смак;
- нюх.

Залежно від цих категорій хімічні рецептори розподіляють на три групи:

- рецептори загального хімічного відчуття;
- контактні або смакові рецептори;
- дистантні або нюхові рецептори.

Рецептори загального хімічного відчуття малочутливі і мало специфічні. Їх подразнення викликає захисні реакції. Цей вид хеморецепції властивий нижчим тваринам і практично відсутній у людини.

Контактні або смакові рецептори реагують на збудження, які поступають від розчинних речовин. Будь-яка смакова чутливість є результатом певних хімічних явищ. Язик, як особливий орган смакової хеморецепції, властивий ссавцям. У комах смакові рецептори знаходяться на ногах, а у риб – розкидані по всьому тілу.

Язик дорослої людини має довжину близько 10 см і містить майже 9000 смакових сосочків, кожен з яких складається з 50–100 спеціалізованих епітеліальних клітин, які з'єднані з меншим числом нервових закінчень. У дорослої людини більша частина смакових бруньок зосереджена на периферії язика (рис. 2.38). З віком їх кількість зменшується, особливо після 45 років.

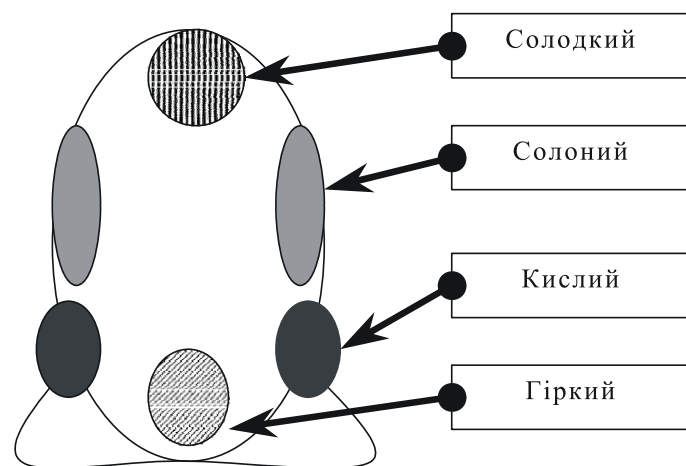


Рис. 2.38. Схема розташування смакових ділянок на язичці людини

Необхідною умовою відчуття смаку солодкої, гіркої та кислої речовини є її розчинність у воді. Тільки у вигляді розчину речовина може потрапити у смакові бруньки.

Вважається, що здатність розрізнити солодкий та гіркий смаки виникла як захисна реакція. Солодкий смак типовий для стиглих плодів рослин, адже їх дозрівання супроводжується зниженням кислотності і накопиченням значної кількості вуглеводів. На відміну від інших тварин, у кішок кількість рецепторів солодкого смаку дуже мала, тому це одна з небагатьох тварин, яка не любить солодкої їжі. Розпізнавання солодкого смаку – це реакція за типом „ключ – замок” між солодкою речовиною і білком-рецептором. Ось чому існують речовини – замінники цукру. Солодкий смак мають також розчини солей деяких металів. Навіть дуже слабенький розчин харчової солі може здаватися солодкуватим. Гіркий смак властивий багатьом рослинним отрутам, особливо алкалоїдам (нітрогенвмісним сполукам). Про те, що гіркий смак – це сигнал про небезпеку, свідчить те, що лише дуже обмежена кількість гірких речовин може приносити людині задоволення (кофеїн, хінін). У рептилій здатність відчувати гіркий

смак відсутня. Деякі вчені навіть вважають це однією з причин вимирання динозаврів. Про природу гіркої рецептора відомо мало.

Кислий рецептор реагує на присутність іонів H^+ . Вважають, що білки-рецептори, які його сприймають, мають особливо багато карбоксилатних груп, які у кислому середовищі знову перетворюються у карбоксильні.

Їдкий і пряний смак – це варіант хімічного моделювання болю. Багато спецій стимулюють больові нервові закінчення у роті. Це викликає у мозку вироблення власних анальгетиків – ендорфінів та енкефалінів, дія яких нагадує дію опіатів (сполук опію). М'ятний смак (відчуття охолодження, свіжості від вживання ментолових цукерок) – це результат того, що ментол подразнює терморекцептори. У його присутності вони активуються при більш високій температурі, ніж завжди.

Нервові закінчення, які утворюють синаптичні зв'язки з рецепторними клітинами смакових бруньок, входять до складу чотирьох пар черепно-мозкових нервів:

- трійчастого (V пара);
- лицьового (VII пара);
- язико-горлового (IX пара);
- блукаючого (X пара).

Центральні відростки смакових аферентних волокон утворюють центральні синапси у довгастому мозку. По висхідних шляхах подразнення направляються у таламус і у кору великих півкуль.

Дистантна хеморецепція у хребетних тварин і людини представлена нюховою чутливістю, периферійний відділ цього аналізатора – нюхова вистилка у порожнині носа. Вона невелика за розмірами (наприклад, у людини – близько 5 см^2). Цей чутливий епітелій у хребетних має товщину від 30 до 200 мкм. Він складається з клітин трьох типів:

- підтримуючих;
- базальних;
- рецепторних.

Підтримуючі клітини утворюють основну масу епітелію. Серед них розташовані рецептори. Базальні клітини ніколи не вихо-

дять на поверхню епітелію. Нюхові рецептори — це клітини джгутикового типу. Припускають, що первинні процеси хеморецепції відбуваються на мембранах джгутиків (волоскоподібних відростків клітин). Доказом цього є те, що їх пошкодження призводить до втрати нюху. Молекули пахучих речовин, розчиняючись у слизові носової порожнини, подразнюють джгутики, що призводить до генерації нервових імпульсів. Таким чином, запах, на відміну від інших видів подразнень, сприймається безпосередньо нервовими закінченнями. Між подразненням і сприйняттям сигналу немає механізму його перетворення. Головний мозок має безпосередні виходи до навколишнього середовища. Відростки нюхових рецепторних клітин досягають нюхових цибулин, де формуються синапси з клітинами нюхових трактів. Через ці тракти здійснюється зв'язок із нюховими ділянками головного мозку.

Нюхові рецептори надзвичайно чутливі. Людина здатна розрізнити більше ніж 10000 нюхових відчуттів. Запах надзвичайно специфічний. Кількість структур, здатних сприймати запахи, з віком зменшується. Ось чому діти мають більш чутливий нюх, ніж дорослі. Деякі ссавці, порівняно з людиною, мають ще гостріший нюх. Механізми сприйняття і розпізнавання запахів ще недостатньо вивчені. Для того, щоб речовина викликала відчуття запаху, необхідно, щоб вона була легкою і розчинною. Крім того, осмофор (ароматична речовина) має взаємодіяти з білковими молекулами, які знаходяться у нервових закінченнях. Вчені припускають, що можливі два механізми сприйняття запаху. Неспецифічні (їдкий і гнилісний) запахи сприймаються тоді, коли відповідні молекули проникають у клітини рецепторів. Специфічні запахи сприймаються за механізмом “ключ — замок”.

Соматична сенсорна чутливість хребетних розрізняє три типи подразнень:

- больові (ноцицептивна рецепція);
- температурні (терморепція);
- механічні (механорецепція або тактильна рецепція).

Рецептори, які сприймають такі види подразнень, знаходяться у різних ділянках тіла, але значна їх кількість розташована у

шкірі. Ця здатність до сприймання подразнень є однією з її найважливіших властивостей. Через зовнішній покрив тварини отримують інформацію про зміни фізичного стану середовища, про вплив з боку інших живих організмів та різноманітних предметів.

☑ Ноцицептивна рецепція або больова чутливість — це важлива захисна реакція організму.

Больові рецептори реагують на різкі зміни температури, тиску, на концентрацію речовин, які виділяють ушкоджені клітини. Головною причиною виникнення болю є порушення метаболізму клітини і зміна рН середовища. Головними больовими рецепторами шкіри є вільні безмієлінові нервові закінчення. Таким чином, біль, як і запах, сприймається безпосередньо. Зі щоденного досвіду відомо, що біль буває різним. При короткому сильному подразненні спочатку з'являється відчуття тиску, а потім гострого болю. Буває також тупий, тривалий біль. Вважають, що це відбувається, з одного боку, через різну швидкість проходження больових імпульсів по волокнах, а з іншого — через участь у сприйнятті болю двох різних відділів нервової системи. Для больових подразнень характерна також наявність чіткого порогу, з якого розпочинається їх сприйняття. У відчутті болю відсутнє явище звикання. Це ще раз вказує на захисний характер цього відчуття. Крім шкіри, больові рецептори розташовані також у внутрішніх органах. Досить часто вони утворюють щільні сітки і сплетіння.

☑ Температурні рецептори об'єднують рецептори шкіри і внутрішніх органів, а також термочутливі нейрони, які знаходяться у всьому тілі людини і хребетних тварин.

Тепло і холод сприймаються рецепторами різних типів, які, відповідно, називають тепловими і холодowymi. Діяльність терморепторів у людини і тварин з постійною температурою тіла характеризується виявленням змін температури середовища відносно температури тіла. Все, що вище температури тіла, сприймається як тепле, а все, що нижче, — як холодне. Експерименти на тваринах показали, що теплові рецептори практично не реагують на температуру до +37 °С, а потім їх активність різко зростає (рис. 2.39). В області +43 °С спостерігається максимум термочутливості

теплових рецепторів. Після цього вона знову падає. При температурі нижче $+37^{\circ}\text{C}$ підсилюються відповіді з боку холодних рецепторів. Максимум їх чутливості припадає на температуру $+30^{\circ}\text{C}$. При температурі нижче $+12^{\circ}\text{C}$ чутливість холодних рецепторів падає практично до нуля. Таким чином, у вузькому інтервалі температур, який відповідає температурі тіла, теплові і холодні рецептори знаходяться у стані теплової рівноваги з низьким рівнем активності. Тому навіть невелике зміщення в ту чи іншу сторону сприймається швидко і точно. Це створює чутливу систему контролю за зміною температури середовища. Температурна рецепція у приматів і людини розподіляється між двома різними типами волокон. Охолодження сприймається, головним чином, через тонкі мієлінізовані аксони, а нагрівання — через безмієлінові волокна. При дуже високих температурах терморекцептори реагують як больові.

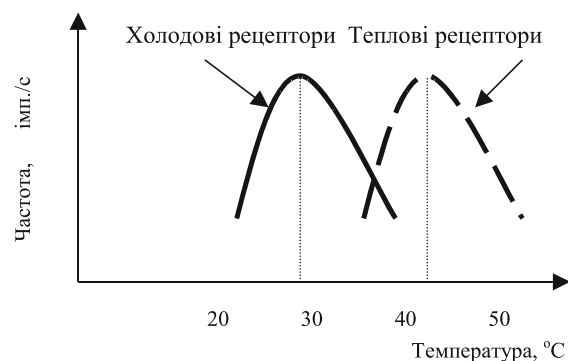


Рис. 2.39. Залежність частоти імпульсів холодних і теплових рецепторів від температури

☑ Механорецепція або тактильна чутливість — це здатність реагувати на різні види механічних стимулів (дотик, тиск, вібрацію тощо).

Відчуття дотику сприймається чутливими рецепторами шкіри або глибших тканин. Деякі з цих рецепторів вкриті сполучнотка-

нинною капсулою, інші перебувають у вільному стані. У шкірі людини розрізняють такі типи рецепторів:

- диски Меркеля;
- тільця Мейснера;
- тільця Руффіні;
- тільця Фатера-Пачіні;
- рецептори стрижня волосини.

Диски Меркеля — це вільні рецептори тактильної чутливості, розташовані у безволосих ділянках епідермісу. Тільця Мейснера — це капсульовані нервові закінчення. Вони знаходяться у дермі долонь, підошов, губ, повік, зовнішніх статевих залоз і сосків молочних залоз. Тільця Руффіні — це також капсульовані нервові закінчення, які реагують на дотик і тиск на шкіру та глибші тканини. Вони зустрічаються також у суглобах, де сприймають обертальні рухи. Тільця Фатера-Пачіні розміщені у глибоких шарах шкіри, стінці сечового міхура, суглобах і м'язах. Це великі капсульовані рецептори, які реагують на вібрацію і зміну тиску. Рецептори стрижня волосини представлені вільними нервовими закінченнями, що сприймають дотик і найменшу зміну положення кореня волосини.

Таким чином, сенсорна система — це складний комплекс аналізаторів, злагоджена робота якого забезпечує взаємозв'язок організму і навколишнього середовища.

Ендокринна система

Багатоклітинний організм не може функціонувати без систем, які б забезпечували внутрішній обмін інформацією. Крім вже розглянутої нервової системи, до таких способів комунікації відносять також ендокринну систему або залози внутрішньої секреції.

☑ Ендокринна система — це комплекс окремих органів внутрішньої секреції, які забезпечують хімічний зв'язок між окремими частинами організму, використовуючи для цього кровеносну систему.

На відміну від інших систем органів, ендокринна система не являє собою єдиного цілого. Ендокринну систему людини складають окремі органи, які називаються залозами внутрішньої сек-

реції. Вони анатомічно і ембріологічно не зв'язані між собою. У єдине ціле їх об'єднує кровоносна система.

☑ Ендокринні залози (залози внутрішньої секреції) – це органи, тканини і клітини, які викликають специфічні зміни у роботі інших органів і впливають на метаболізм за допомогою хімічних речовин (гормонів), які вони виділяють прямо у кров.

До основних ендокринних залоз людини належать:

- гіпофіз;
- епіфіз (шишкоподібне тіло);
- щитоподібна залоза;
- прищитоподібні (паращитоподібні) залози;
- тимус (загрудинна залоза);
- надниркова залоза;
- острівці Лангерганса (внутрішньосекреторна частина підшлункової залози);
- внутрішньосекреторна частина статевих залоз.

Всі ендокринні залози тісно пов'язані між собою у єдину функціональну систему. Провідну роль у ендокринній системі відіграє гіпофіз. Ендокринні залози і секрети, які вони виділяють, виконують гуморальну регуляцію і знаходяться у тісному зв'язку з нервовою системою, утворюючи спільний інтеграційний механізм регуляції.

Гормони та механізм їх дії

Матеріальною основою ендокринної гуморальної регуляції є спеціальні речовини – гормони.

☑ Гормон – це хімічний агент, який виділяється у кров у незначних кількостях тканиною одного типу, доставляється кров'ю до тканин-мішеней і викликає специфічну біохімічну чи фізіологічну активність.

Відомо багато гормонів і кількість виявлених гормонів та гормоноподібних речовин постійно зростає. Вони регулюють не лише обмін речовин, але й багато інших функцій – ріст клітин і тканин, ритм роботи серця, кров'яний тиск, роботу нирок, перистальтику кишечника, виділення травних ферментів, лактацію, розвиток і роботу статевої системи тощо.

За хімічною будовою гормони поділяють на три класи (табл. 2.16):

- пептидні – до цієї групи відносять поліпептиди, які містять від 3 до 200 амінокислотних залишків, білки і глікопротеїди;
- стероїдні – речовини ліпідної природи;
- аміни – низькомолекулярні водорозчинні речовини, які містять нітроген (аміни і йодтироніни).

Таблиця 2.16

Хімічна класифікація гормонів

Клас хімічних сполук	Приклади	
	Гормон	Основне джерело
Пептиди	Вазопресин	Задня доля гіпофіза
	Окситоцин	Там же
	Тиреотропін-релізінг-гормон	Гіпоталамус
	Гонадотропін-релізінг-гормон	Там же
Білки	Соматостатин	Гіпоталамус
	Інсулін	Острівці Лангерганса
	Глюкагон	Там же
	Соматотропін (гормон росту)	Передня доля гіпофіза
	Пролактин	Там же
	Паратиреоїдний гормон	Паращитоподібна залоза
	Адренотропний гормон	Передня доля гіпофіза
Глікопротеїди	Гастрин	Шлунково-кишковий тракт
	Фоликулостимулюючий гормон	Передня доля гіпофіза
Стероїди	Тиреотропний гормон	Там же
	Естрогени	Яєчники
	Прогестерон	Жовте тіло, плацента
	Тестостерон	Сім'яники
Аміни	Глюкокортикоїди	Кора надниркових
	Норадреналін	Мозковий шар надниркових
	Адреналін	Там же
Йодтироніни	Мелатонін	Епіфіз
	Тироксин	Щитоподібна залоза
	Трийодтиронін	Там же

У крові гормони знаходяться у дуже низьких концентраціях – від 10^{-6} до 10^{-12} М. Для порівняння – концентрація глюкози у крові приблизно $4 \cdot 10^{-3}$ М. При стимуляції секреції гормону, його концентрація у крові виростає на декілька порядків. Після припинення секреції вона швидко повертається до початкової. Швидкість секреції гормонів залежить від наявності у крові субстратів, іонів, нейромедіаторів та інших гормонів. Спостерігаються відчутні добові коливання у концентрації деяких гормонів (наприклад, адренкортикотропного гормону, гормону росту). Концентрація інших гормонів залежить від періоду життя індивідууму (ембріональний розвиток, період статевого дозрівання, менструальний цикл тощо).

Швидкість відповіді на дію гормону може бути від декількох секунд до декількох годин і навіть діб від моменту виходу гормону у кров. Існують певні закономірності у тривалості дії речовин різних класів:

- нейромедіатори – мілісекунди;
- пептиди – від секунд до хвилин;
- білки і глікопротеїди – від хвилин до годин;
- стероїди – години;
- йодтироніни – від годин до діб.

Гормони розпізнаються клітинами-мішенями, які виступають у ролі приймача хімічного сигналу. Необхідно відмітити, що самі гормони не викликають хімічних реакцій у цих клітинах, а впливають на їх метаболічну активність. Вони призводять до запуску послідовних реакцій, які сумісно формують клітинну відповідь. Досить часто у відповідь на гормональний сигнал синтезуються гормоноподібні речовини – простагландини.

☑ Гормони функціонують у межах закритих систем передачі інформації зі зворотнім зв'язком.

Це означає, що як тільки гормон починає діяти на чутливі до нього клітини, то одночасно виникає сигнал, який призупиняє його секрецію. Принцип зворотного зв'язку реалізується двома можливими шляхами:

- підвищенням концентрації іншого гормону;
- корекція фізіологічного зсуву, який викликав активацію залози внутрішньої секреції.

Прикладом регуляції за допомогою інших гормонів є регуляція виділення гормонів щитоподібної залози (рис. 2.40). Підвищений рівень тироксину, пов'язаний з підвищеною гіпофізарною секрецією тиреотропного гормону, викликає виділення гіпоталамусом тиреотропін-релізінг гормону, який зменшує синтез тиреотропного гормону. У цьому випадку простежується взаємозв'язок між гормональною системою та нервовою регуляцією. Гіпоталамус, як частина центральної нервової системи, з'єднаний аферентними шляхами з спинним, довгастим і середнім мозком, таламусом, окремими полями кори та іншими частинами. Завдяки цьому до нього потрапляє інформація з зовнішнього середовища.

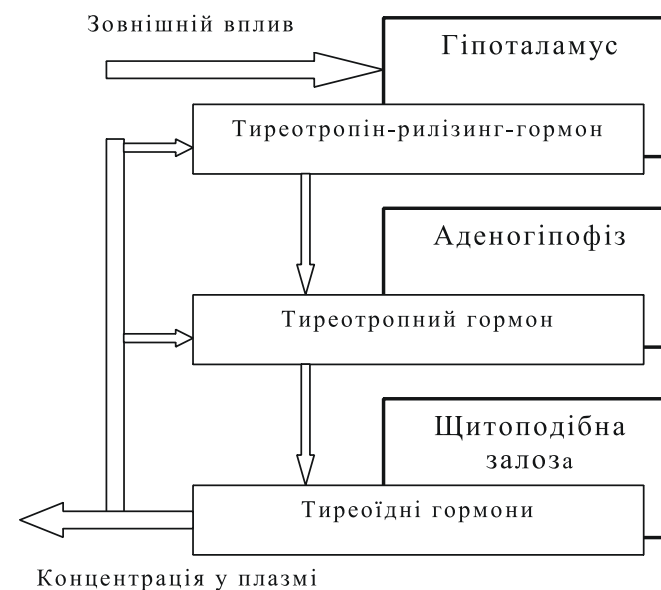


Рис. 2.40. Регуляція рівня тиреоїдних гормонів за принципом зворотного зв'язку

Але не всі ендокринні залози знаходяться під регулюючим впливом гормонів гіпофіза. Частина залоз, такі як, наприклад, паращитоподібна, ендокринна частина підшлункової та деякі інші,

регулюються іншим шляхом. Це може бути регуляція впливом гормонів-антагоністів, або зміною концентрації метаболітів, рівень яких вони визначають.

Внутрішньоклітинний механізм біосинтезу гормонів залежить від їх хімічної природи. Пептидні гормони синтезуються на рибосомах шорсткого ендоплазматичного ретикулуму і транспортуються за межі клітини через везикули апарату Гольджі. Стероїдні гормони утворюються у гладенькому ендоплазматичному ретикулумі. Аміни і йодтироніни — це продукти метаболізму амінокислот.

Гормони не накопичуються і не відкладаються у тканинах. Окремі молекули гормонів безперервно інактивуються і виводяться з організму. Для компенсації цих втрат гормони повинні постійно синтезуватися, особливо у періоди підвищеної потреби у цих речовинах. Процеси синтезу і секреції (виділення) гормонів тісно пов'язані, навіть тоді, коли вони розділені у часі. Єдина група гормонів, які можуть накопичуватися у ендокринних залозах, — це гормони щитоподібної залози. Зв'язуючись з глобулярним білком, вони концентруються у фолікулах залози, виділяючись при надходженні відповідних сигналів.

Простагландини

Крім гормонів, хімічними регуляторами метаболічних процесів у клітинах є простагландини. Ці речовини були відкриті у середині XX століття. Вперше виділив у чистому вигляді і дослідив хімічну природу простагландинів шведський дослідник С. Бергстрьом. Простагландини — це речовини ліпідної природи, похідні карбонових кислот, у вуглеводневих ланцюгах яких є п'яти- або шестичленні циклічні утворення.

☑ Простагландини — це біорегулятори, які синтезуються всередині клітини у відповідь на біологічний стимул і діють, головним чином, неподалік від місця утворення.

Відомо майже 10 типів простагландинів та 2 типи близьких до них тромбоксанів. Ці речовини широко розповсюджені у тваринному світі. Вони зустрічаються не лише у хребетних, але й у деяких безхребетних. У організмі людини вони беруть участь у бага-

тьох фізіологічних процесах та підтриманні постійного внутрішнього середовища (гомеостазу).

Простагландини важливі для нормального функціонування серцево-судинної системи плода під час вагітності. Синтез простагландинів відіграє значну роль при пологах. Ці властивості простагландинів широко використовують у акушерстві та гінекології. З їх допомогою можна стимулювати родову діяльність у випадку патологічних відхилень. У зв'язку з глобальною проблемою регуляції чисельності населення у деяких країнах є потреба у проти-заплідних засобах. Саме на основі простагландинів створюються нові покоління протизаплідних засобів. Вони містять значно меншу, ніж гормональні таблетки, кількість діючої речовини, що робить їх менш шкідливими при тривалому вживанні. Простагландини використовують також у тваринництві для синхронізації статевого циклу сільськогосподарських тварин. Це має важливе значення при проведенні штучного запліднення.

Простагландини пригнічують секрецію шлункового соку, захищаючи клітини від соляної кислоти. Ця властивість використовується при лікуванні виразкових захворювань шлунково-кишкового тракту. Людям, які мають схильність до виразки шлунку або дванадцятипалої кишки, не можна вживати ацетилсаліцилову кислоту (аспірин), тому що вона є інгібітором синтезу простагландинів.

Простагландини регулюють тонус непосмугованих м'язів. Особливо це важливо для нормальної роботи кровоносних судин. Встановлено, що простагландини знижують артеріальний тиск і мають виражену диуретичну (сечогінну) дію. Цю їх властивість використовують для лікування гіпертонії, особливо її ниркової форми. Простагландини, які є інгібіторами активації тромбоцитів, використовують при проведенні операцій, які вимагають штучного кровообігу, і при гемосорбції.

Крім того, вони відіграють важливу роль у підтриманні імунного статусу організму і можуть блокувати функції деяких імуннокомпетентних клітин.

Розвиток багатьох патологічних станів організму також пов'язаний з простагландинами. Запалення, бронхіальна астма, ріст

пухлин – це процеси, у розвитку яких простагландини беруть активну участь. Встановлено, що деякі простагландини виступають як сильні пірогени (речовини, які підвищують температуру тіла). Механізм жарознижуючої дії аспірину полягає у пригніченні синтезу цих речовин у організмі. Вважають, що саме простагландини відіграють певну роль у терморегулюючій функції центральної нервової системи.

Все, що сьогодні відомо про простагландини, дає можливість вважати їх “надгормонами”. Вони ефективні у наднизьких концентраціях (10^{-13} – 10^{-15} М). Це дозволяє припустити, що простагландини не просто локальні біостимулятори, а є речовинами, необхідними для регуляції функцій як цілого організму, так і його окремих частин.

Ендокринні залози

Ендокринні залози характеризуються тим, що вони виділяють речовини не через протоки у порожнини або назовні, а безпосередньо у кров, тому їх називають залозами внутрішньої секреції. Деякі практичні відомості з ендокринології відомі ще з давніх часів, але виникнення сучасної ендокринології відносять до 1849 року, коли Ф. Бертольд, пересаджуючи статеві залози птахам, показав, що сім'яники виділяють у кров речовину, здатну перетворити самку у самця.

Ендокринні залози добре іннервовані і тісно зв'язані з кровоносною системою. Порушення функціонального стану та діяльності залоз внутрішньої секреції призводить до ендокринних захворювань.

☑ При підвищенні функціональної активності ендокринної залози або при збільшенні її розмірів виділення гормонів у кров зростає (гіперфункція), а при зменшенні активності або розмірів виділення гормонів зменшується (гіпофункція).

У порушеннях нормального функціонування ендокринних залоз важливу роль відіграють стресові чинники, особливості дієти, процеси, що відбуваються у різні періоди росту та розвитку організму. Виявлення тих чи інших відхилень у роботі залоз внутріш-

ньої секреції проводять за допомогою різних методів, які можна поділити на:

- суб'єктивні (загальний огляд нервово-психічного статусу);
- об'єктивні (визначення стану шкіри, волосся, розмірів кінцівок, особливостей розвитку скелета, безпосереднє вимірювання вмісту у крові гормонів та інших метаболітів).

☑ Гіпофіз, розташований у головному мозку, є центральною залозою внутрішньої секреції.

Це ділянка головного мозку розміром у довжину 8–10 мм і у ширину 12–15 мм. Його маса близько 0,65 г. Провідна роль гіпофіза полягає у тому, що він виробляє гормони, які регулюють розвиток і функції інших ендокринних залоз. У гіпофізі розрізняють дві частки:

- аденогіпофіз (передня частка);
- нейрогіпофіз (задня частка).

Аденогіпофіз виробляє соматотропін (гормон росту), тиротропін (тиреотропний гормон), кортикотропін (кортикотропний гормон), фолітропін і лютропін (гонадотропні гормони) та пролактин (лактотропний гормон). Соматотропін впливає на синтез білка, ріст кісток у довжину та розвиток усього тіла. Тиреотропний, кортикотропний і гонадотропні гормони стимулюють ендокринну діяльність, відповідно, щитоподібної залози, кіркової речовини надниркових і статевих залоз. Пролактин підсилює секрецію молока у післяродовий період.

Гіперфункція аденогіпофіза, що проявляється у дитячому віці, призводить до гігантизму – посилення росту тіла у довжину. Ріст людини може досягати 2,5 метрів. У дорослих гіперфункція викликає акромегалію – непропорційне збільшення пальців і кісток, нижньої щелепи, язика, органів черевної і грудної порожнин. При гіпофункції в дитячому віці настає уповільнення або зупинка росту. Ці відхилення у розвитку пов'язані з порушеннями секреції гормону росту. Завдяки досягненням генетичної інженерії гормон росту людини отримують біотехнологічним шляхом – ввівши відповідний ген у геном *E. coli*.

Нейрогіпофіз разом з гіпоталамусом утворює гіпоталамо-нейросекреторну систему. У нейрогіпофізі нагромаджуються і пере-

творюються у активну форму вазопресин і окситоцин, які виникають у ядрах гіпоталамуса. Вазопресин посилює тонус м'язів кровоносних судин, що сприяє підвищенню артеріального тиску. Цей гормон також діє антидіуретично — збільшує реадсорбцію води у ниркових каналцях і зменшує сечовиділення. Окситоцин посилює скорочення м'язів матки і стимулює виділення молока.

Гіпофункція задньої частки гіпофіза викликає нецукровий діабет. Такі хворі споживають за добу до 40 літрів води, для компенсації її втрати.

☑ Епіфіз (шишкоподібне тіло) — це маленька залоза, розташована у середньому мозку.

Гормон епіфізу мелатонін активно впливає на пігментацію шкіри, контролює біоритми організму (сон і неспання), впливає на статевий процес і розвиток. Видалення епіфізу стимулює синтез гормону росту у гіпофізі.

☑ Щитоподібна залоза — найбільша за розмірами ендокринна залоза людського тіла.

Вона розташована на передній поверхні шиї і частково прилягає до щитоподібного хряща, звідси її назва. Її маса досягає 30—60 грамів. Щитоподібна залоза має форму метелика і складається з двох бокових часток і перешийка. Тканини щитоподібної залози представлені залозистими фолікулами, густо обплетеними капілярами, через які за годину протікає близько 4—5 літрів крові. У середині фолікулів знаходиться драглистий колоїд, який містить глобулярний білок, здатний приєднувати тиреоїдні гормони. При гідролізі тиреоглобуліна виділяються два гормони — тироксин (тетрайодтиронін) і трийодтиронін. Вони активно впливають на обмін речовин у організмі людини, енергетичні процеси, збудливість нервової системи, процеси росту і розвитку.

При недостатці тиреоїдних гормонів розвивається гіпофункція. У дитячому віці вона призводить до кретинізму (затримки росту і розумового розвитку). При недостатній функціональній активності щитоподібної залози у дорослому віці виникає мікседема. Вона проявляється у набряках шкіри і підшкірної клітковини, випадіння волосся, в'ялості, сонливості тощо. Основний обмін значно уповільнюється (на 30—40%), знижується температура тіла.

Гормони щитоподібної залози містять йод. Тут концентрується 15 мг цього мікроелемента з 25 мг, які входять до складу організму. При недостатності йоду у раціоні розвивається компенсаторне збільшення тканин залози без порушень її функції, яке називають зобом. Це захворювання тісно пов'язане з екологічними особливостями місцевості мешкання. Значна частина північної і західної території України збіднена на йод, тому питна вода, продукти харчування, вирощені у цих регіонах, також будуть містити понижені концентрації даного важливого мікроелемента. Для профілактики захворювання на зоб необхідно додатково вводити у їжу цей важливий мікроелемент.

Гіперфункція щитоподібної залози приводить до тиреотоксикозу або базедової хвороби, яка вперше була описана німецьким дослідником К. Базедовим. Вона супроводжується збільшенням залози, витрішкуватістю, тахікардією (прискоренням серцевого ритму), підвищенням рівня обміну речовин і, пов'язаним з ним, виснаженням, дратівливістю тощо.

☑ Паращитоподібні залози розташовані у тілі щитоподібної залози на її задній поверхні.

Їх дві пари. Щитоподібна і паращитоподібна залози мають різне ембріональне походження. Гормон паращитоподібної залози (паратгормон) регулює рівень кальцію і фосфору у плазмі крові. Гіпофункція цієї залози призводить до зниження рівня кальцію і підвищення рівня фосфору у плазмі крові, що викликає тривалі судоми (титанію) і може спричинити зупинку дихання. При гіперфункції паращитовидної залози настає крихкість кісток, руйнування скелету.

☑ Тимус (вилочкова залоза) розташований у верхній частині грудної клітки і функціонує лише у віці статевого дозрівання.

Макимум її функцій припадає на 10—14 років. У цьому віці вона важить 30—40 гр. У дорослих людей тимус поступово, вже в 25—27 років, замінюється жировою тканиною. Але навіть в зрілому віці функції вилочкової залози частково зберігаються. Досліди над тваринами показали, що при опроміненні іонізуючою радіацією у високих дозах вражається лімфатична система. Але у тварин з тимусом вона відновлюється, а у тварин з видаленим тимусом

сом – ні. Було встановлено, що під дією гормону тимозину проходять дозрівання Т-лімфоцитів. Вилочкова залоза впливає на ріст організму і обмін кальцію.

☑ Надниркові залози (наднирковики) – це парні залози, розташовані над верхнім кінцем відповідної нирки.

Зовні вони вкриті щільною сполучнотканинною капсулою, пучки якої проникають у товщу залози і ділять її на дві частини:

- кіркову (зовнішній шар);
- мозкову (внутрішній шар).

У кірковій речовині наднирковиків утворюються стероїдні гормони, які поділяють на три групи:

- глікокортикоїди (гідрокортизон, кортизон і кортикостерон);
- мінералокортикоїди (альдостерон і дезоксикортикостерон);
- статеві гормони (андрогени, естрогени, прогестерон).

Глікокортикоїди впливають на вуглеводний, білковий і ліпідний обміни, виявляють значну протизапальну і антиалергічну дію, гальмують ріст, розвиток і регенерацію кісток скелета, призводять до дистрофії і в'ялості шкіри, виникнення м'язової слабості тощо.

Мінералокортикоїди беруть участь у регуляції мінерального обміну, в першу чергу рівня натрію і калію у плазмі крові. Альдостерон впливає на реадсорбцію іонів натрію та хлору в каналцях нефронів і зменшує всмоктування іонів калію. Він підвищує артеріальний тиск.

Статеві гормони кори наднирковиків впливають на розвиток статевих залоз у дитячому віці, коли функція власне статевих залоз ще не виражена. Вони сприяють розвитку вторинних статевих ознак (ріст волосся на обличчі і тілі, тип оволосяння, розвиток і форма молочних залоз тощо).

Крайні форми недостатності функції кори наднирковиків (хвороба Аддісона) і гіперфункції (хвороба Кушинга) зустрічаються відносно рідко. Але досить часто діагностуються проміжні, менш виражені порушення у виділенні кіркових гормонів. Відомо, що наднирковики відіграють значну роль у адаптації організму до стресів, травм, важких інфекцій та інтоксикацій. Недостатність і надлишок кортикоїдних гормонів впливають на психофізичний

стан людини. Так, наприклад, хворі на хворобу Аддісона часто відчувають депресію, тривогу. Кортикоїдні гормони мають виражену протизапальну дію, тому їх використовують для лікування багатьох хвороб. Тривале застосування кортикостероїдів для лікування артритів чи інших захворювань може викликати стан ейфорії і навіть явний психоз у випадку передозування.

У мозковій речовині наднирковиків виробляються норадреналін і адреналін, які підтримують тонус симпатичної частини вегетативної нервової системи. Адреналін підвищує кров'яний тиск, прискорює серцевий ритм, збільшує концентрацію глюкози у крові, зменшує вміст глікогену у печінці і сприяє зсіданню крові. Норадреналін підвищує тиск, звужуючи артеріоли. Такі властивості цих гормонів дають можливість вважати їх стресовими гормонами. Ці гормони є нейромедіаторами, але вони не здатні проходити гемоенцефалічний бар'єр, тому адреналін і його аналоги виробляються також у головному мозку. Встановлено, що видалення мозкового шару наднирковиків не викликає порушень нормальної роботи організму. Адреналін виробляється штучно і застосовується у медицині для лікування бронхіальної астми, недостатності судин, гіпотонії.

☑ Ендокринна частина екзокринної підшлункової залози представлена пучками особливих клітин, які називають острівцями Лангерганса.

На їх долю припадає лише 2% від всієї маси підшлункової залози. Ця залоза має як ендокринну (виділяє гормони), так і екзокринну (виділяє травні ферменти) функції, тому її називають змішаною. Еволюційно ендокринна частина виникла раніше екзокринної, тому у низько організованих хребетних ці частини розділені. У людини кожен з острівців Лангерганса містить клітини трьох типів:

- альфа-клітини, які синтезують глюкагон;
- бета-клітини, які синтезують інсулін;
- дельта-клітини, які синтезують соматостатин.

Альфа-, бета- і дельта-клітини у острівцях Лангерганса розташовані з певною закономірністю. Альфа- і дельта-клітини окремими групами вкраплені на поверхні з шару бета-клітин. Середи-

на острівця повністю складається з бета-клітин. У нормальних умовах роботи залози на долю бета-клітин припадає 60%, альфа-клітин – 25% і дельта-клітин – 10% всієї клітинної популяції острівця. Базируючи на морфологічних і функціональних особливостях, вважається, що острівець Лангерганса – це орган, всі клітини якого скоординовано відповідають на різні стимули. Регуляція активності ендокринної частини підшлункової залози відбувається під дією вегетативної нервової системи та за рахунок впливу метаболітів у крові, особливо глюкози.

Інсулін – це білок з молекулярною масою близько 6000 Да. Він складається з двох поліпептидних ланцюгів, з'єднаних дисульфідними містками. Це перший білковий гормон, який вдалося синтезувати штучно. Глюкагон – поліпептид з молекулярною масою 3500 Да.

Головна функція панкреатичних гормонів – регуляція вуглеводного, білкового та ліпідного обміну (рис. 2.41).

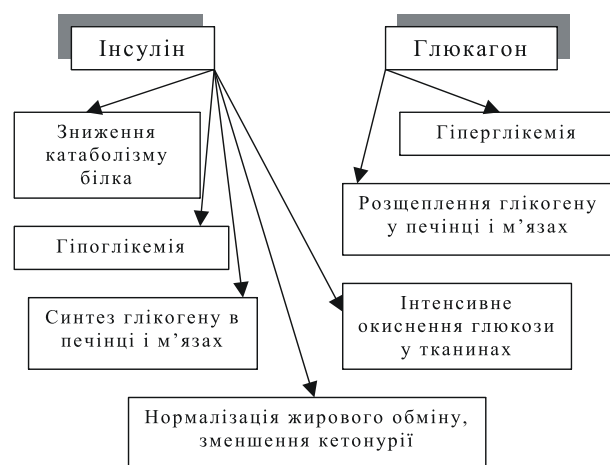


Рис. 2.41. Функції інсуліну і глюкагону

Інсулін – це гормон з широким спектром дії. Він відіграє провідну роль у синтезі вуглеводів, білків і жирів, стимулює метаболізм глюкози. Під впливом цього гормону зростає проникність для глюкози клітини міокарда, скелетних м'язів. Інсулін стимулює синтез глікогену з глюкози у печінці і м'язах, знижує синтез глюкози з амінокислот. Цей гормон впливає на жировий обмін, підсилюючи здатність клітин печінки до накопичення резервних тригліцеридів. Глюкагон є, певною мірою, антагоністом інсуліну. Його дія на метаболічні процеси відбувається у печінці. Крім альфа-клітин острівців Лангерганса, глюкагон виробляється також у слизовій оболонці кишечника. Гормони підшлункової залози – інсулін і глюкагон – регулюють обмін вуглеводів. Інсулін сприяє зниженню рівня глюкози в крові шляхом перетворення її в глікоген, а глюкагон – перетворенню глікогену в глюкозу. У зв'язку з важливою роллю глюкози у організмі тварин і людини, порушення нормальної роботи ендокринної частини підшлункової залози викликає важкі захворювання. Нормальна концентрація цього метаболіту у людини майже постійна і становить 80–120 мг у 100 мл крові.

Підвищення вмісту глюкози називають гіперглікемією, а зниження – гіпоглікемією.

При гіпоглікемії спостерігається тахікардія, почуття голоду, збудження, може наступити втрата свідомості, кома і, навіть, смерть. Попередити такий стан можна введенням у кров глюкози або глюкагону.

Недостатнє виділення інсуліну призводить до підвищення рівня глюкози у крові (гіперглікемії) і розвитку захворювання, яке називається цукровим діабетом. Основними ознаками цього важкого захворювання є високий (до 800 мг) вміст глюкози у крові і виведення цього метаболіту з сечею (глюкозурія). У таких хворих спостерігається збільшення витрат білків і жирів як енергетичних речовин, нагромадження продуктів неповного окиснення жирів (кетонів тіл) у крові. Це змінює рН крові у кислий бік. При відсутності лікування діабет стає причиною смерті. Це важке захворювання відоме здавна. Саму назву – діабет – запропоновано було майже дві тисячі років тому, ще у 20-х роках нашої ери. Але лише на початку ХХ століття була з'ясована гормональна природа діабету. Він виникає при порушенні утворення інсуліну. З середини ХХ століття для нормалізації стану хворих було запропоновано регулярно вводити в організм цей гормон у вигляді

ін'єкцій. Спочатку використовували інсулін тваринного походження. Завдяки досягненням генетичної інженерії вдалося отримати у промислових кількостях людський інсулін, який широко використовується у медицині.

Соматостатин — це пептид, утворений 14 амінокислотними залишками. Цей гормон виробляється не лише дельта-клітинами острівців Лангерганса, але й багатьма іншими органами (гіпоталамусом, щитоподібною залозою тощо). Він є антагоністом гормону росту. Крім того, соматостатин інгібує секрецію глюкагону, інсуліну, тиреотропного та багатьох інших гормонів. Він зменшує секрецію кислоти і бікарбонатів у шлунку, інгібує травні ферменти, зменшує всмоктування глюкози у кишечнику.

☑ Ендокринна частина статевих залоз продукує статеві гормони.

Чоловічі і жіночі статеві гормони утворюються як у чоловіків, так і у жінок, але у різних кількостях. Чоловічі статеві гормони (андрогени) стимулюють ріст і розвиток статевих органів чоловіків, формування вторинних статевих ознак. Це тестостерон і андростерон. Під впливом андрогенів відбувається формування та виділення сперматозоїдів. Вони впливають на функціональний стан центральної нервової системи, збільшують утворення білка, особливо у м'язах, зменшують кількість жиру в організмі, підвищують основний обмін. Жіночі статеві гормони (естрогени) синтезуються у яєчниках, а саме, у зернистому шарі фолікулів і у їх внутрішній оболонці. У жовтому тілі, яке розвивається на місці фолікула, що лопнув, виробляється прогестерон. Естрогени стимулюють ріст і розвиток жіночих статевих органів, викликають розростання внутрішньої стінки матки, сприяють розвитку вторинних статевих ознак за жіночим типом. Прогестерон забезпечує нормальний пробіг вагітності. Утворення статевих гормонів контролюється гормонами аденогіпофіза.

☑ Крім спеціалізованих ендокринних залоз, гормональну активність мають також окремі органи і тканини.

Наприклад, подібну активність мають стінки шлунково-кишкового тракту. Найбільш дослідженими гормонами цієї системи є гастрин, секретин, холецистокінін. Молекулярна маса глюкаго-

ну, який виробляється оболонками шлунково-кишкового тракту, вдвічі більша, ніж у глюкагону, який синтезується у острівцях Лангерганса. Крім названих речовин, епітелій травного тракту виробляє також інші речовини, які є хімічними регуляторами метаболічних процесів.

☑ Тканинні гормони — це речовини, які виробляються стінками внутрішніх органів.

Серед них найважливішими є кініни — група подібних у хімічному відношенні пептидів, які впливають на фізіологічні процеси. Вони служать стимуляторами скорочень непосмугованих м'язів, діють на кишечник, вени і бронхи. Кініни регулюють кровоток, приймають участь у запальних процесах тощо.

Таким чином, хімічні продукти, які виробляються ендокринними залозами і тканинами, є важливою складовою частиною регуляції метаболічної активності організму і їх дія спрямована на збереження сталості існування організму — гомеостазу. Узгоджена дія ендокринної системи забезпечує ріст, розвиток і нормальне функціонування організму в цілому. Гуморальна (хімічна) регуляція знаходиться у тісному взаємозв'язку з роботою нервової системи.

Гомеостаз та імунітет

У XIX ст. видатний фізіолог К. Бернар зробив висновок, що для того, щоб організм нормально функціонував, конче необхідно, щоб всі його складові частини знаходилися у жорстко регульованих постійних умовах. Назву для такого стану запропонував у 1929 р. У. Кеннон — гомеостаз.

☑ Гомеостаз — це узгоджені фізіологічні процеси, що підтримують більшість стійких станів організму, і регуляторні механізми, які забезпечують їх протікання.

У поняття “гомеостаз” включаються такі системи як кров, лімфа, міжклітинна тканинна рідина, спинномозкова, суглобна, плевральна та інші внутрішні рідини. Гомеостаз — це невід’ємна універсальна властивість всього живого. Він специфічний для кожного індивідуума і обумовлений його генотипом. Це універсальна

властивість всього живого. Гомеостаз виражається у відносно постійному:

- хімічному складі;
- осмотичному тиску;
- постійності фізіологічних функцій.

Регуляторні гомеостатичні механізми

Регуляторні гомеостатичні механізми функціонують на молекулярному, клітинному, органному, організменному і популяційному рівнях. Активну участь у становленні і підтриманні гомеостазу бере нервова система і залози внутрішньої секреції. Регуляція впливу цих систем відбувається за принципом зворотного зв'язку. Він може бути:

- негативним;
- позитивним.

У першому випадку забезпечується відновлення вихідного стану організму, а у другому функція все більше відходить від норми, що може викликати її порушення. Як приклад можна розглянути зміни кислотно-лужного балансу. Співвідношення іонів H^+ і OH^- у внутрішньому середовищі організму залежить від вмісту у рідинах організму (крові, лімфі, тканинній рідині) кислот (донорів протонів) і лугів (акцепторів протонів). Реакцію середовища оцінюють за шкалою рН (див. розд. 1.2). Величина рН – це один з найстабільніших фізіологічних показників в організмі людини рН крові коливається в межах 7,32-7,45. Зміна рН на 0,1 за ці межі вже викликає порушення у роботі серця. Зміна величини рН на 0,3 може бути небезпечною для життя. Стабільність рівня рН підтримується карбонатною і фосфатною буферними системами, білками крові тощо. Буферні властивості, тобто здатність до запобігання зрушення рН, має гемоглобін. Він зв'язує CO_2 , протидіючи його розчиненню у крові і перетворенню у карбонатну (вугільну) кислоту. Велику роль у підтриманні кислотно-лужного балансу відіграють нирки, які виводять з організму кислі продукти обміну. При зсуванні рН у кислотну сторону (наприклад, при посиленому фізичному навантаженні), сигнали про це поступають у довгастий мозок, де знаходиться дихальний

центр. Він посилає відповідний сигнал м'язам, які контролюють вдих. Внаслідок цього частота дихальних рухів зростає, посилюється вентиляція легень. Це приводить до зниження рівня CO_2 у крові і нормалізації рН.

Регуляція за принципом негативного зворотного зв'язку типова для ендокринної системи. У випадку гормональної регуляції: постійний рівень концентрації гормонів у крові підтримується за рахунок механізму так званої “плюс-мінус” – взаємодії, яку описав у 30-х роках ХХ століття відомий фізіолог Б. М. Завадовський. Зниження концентрації гормонів активізує роботу залоз внутрішньої секреції, а збільшення – уповільнює роботу залоз.

Важливу роль у збереженні гомеостазу відіграють вроджені і набуті форми поведінки. Функціональна система, необхідна для виконання адаптивної поведінки, складається з:

- рецепторного утворення, яке доводить інформацію з оточення до центральної нервової системи;
- робочої периферії, яка забезпечує виконання акту поведінки;
- між цими двома структурами існує синтетичний зв'язок (аферентний синтез).

Наприклад, нестача води, яка може викликати порушення гомеостазу, стимулює центр спраги у гіпоталамусі. Мотиваційне збудження, пов'язане з виникненням будь-якої потреби, викликає негативний емоційний стан, неспокій, мобілізує відповідну поведінку. Ці захисні реакції розвинулися у процесі еволюції, внаслідок взаємодії організму і середовища.

Запалення та імунний захист

Найвагомішим проявом гомеостазу є захист від проникнення у внутрішнє середовище організму інфекційних мікроорганізмів та продуктів їх життєдіяльності, який забезпечує імунна система. Імунна система людини складається з:

- центральної (червоний кістковий мозок і тимус);
- периферійної (лімфатичні вузли, лімфа, селезінка, мигдалини, апендикс).

В центральній частині імунної системи відбувається формування і дозрівання імунокомпетентних клітин лімфоцитів. Саме тут вони набувають здатності до імунної відповіді.

Розрізняють два види захисних реакцій організму – неспецифічний і специфічний захисти.

☑ Неспецифічний захист направлений супроти антигенів та ушкоджувальних агентів взагалі, а специфічний (імунний) захист направлений на боротьбу з конкретними збудниками.

Вторгнення в організм інфекційного мікроорганізму викликає місцеве запалення. Це прояв неспецифічної імунної відповіді. В ураженій ділянці організму збільшується кровонаповнення, підвищується температура. Ушкоджені тканини виділяють простагландини і гістаміни, внаслідок чого з'являється набряк та біль. У місце пошкодження надходять нейтрофіли та інші види лейкоцитів, які знищують інфекційні мікроорганізми та продукти їх життєдіяльності. Якщо місце запалення оточене мембраною, то виникає абсцес, тобто скупчення гною, який складається з загинувших клітин, знешкоджених мікробів і загинувших нейтрофілів. Така місцева реакція на хвороботворний агент може виявитися недостатньою. При поширенні інфекції загальна відповідь організму проявляється гарячкою, збільшенням кількості лейкоцитів у крові, набряканням лімфатичних вузлів тощо.

Швидка неспецифічна відповідь організму може виявитися недостатньою для подолання інфекції. Якщо інфекція стійка або поширюється, то активізується специфічний імунний захист – імунітет.

☑ Імунітет – це захист організму від усього, що несе у собі ознаки чужорідної генетичної інформації, спосіб збереження генетичної сталості клітин.

Таку чужорідну інформацію несуть бактерії, віруси, найпростіші, гельмінти, продукти їх життєдіяльності, а також білки і клітини багатоклітинних організмів, включаючи видозмінені клітини самого організму. Ці речовини в імунології називають антигенами.

☑ Антигени – це речовини, які сприймаються організмом як чужорідні і, при введенні в організм, здатні викликати імунну відповідь.

Антигенні властивості мають макромолекулярні компоненти всіх живих організмів. Антигени можуть бути:

- видовими – спільними для всіх особин даного виду;
- груповими – спільними лише для частини особин даного виду.

Імунність антигенів та форма імунної відповіді (толерантність, гуморальний і клітинний імунітет, алергія) залежать:

- від ступеню чужорідності антигену (філогенетичних відмінностей між видами);
- хімічної природи, конформації і жорсткості структури молекул;
- дози і форми введення.

Антигени, введені невеликими дозами, та антигени, філогенетично близьких видів, можуть викликати толерантність (стійкість, несприйняття антигену). Це не дуже типова реакція, адже чутливість організму до антигенів надзвичайно велика. Так, наприклад, імунна система ссавців здатна розрізняти до 10^6 видів антигенів.

Імунна відповідь на дію антигену – це складна захисна реакція. Розпізнавання чужорідних антигенів – універсальна властивість, присутня у всіх живих організмах і необхідна для підтримки їх цілісності. Імунітет можна класифікувати декількома способами (рис. 2.42):

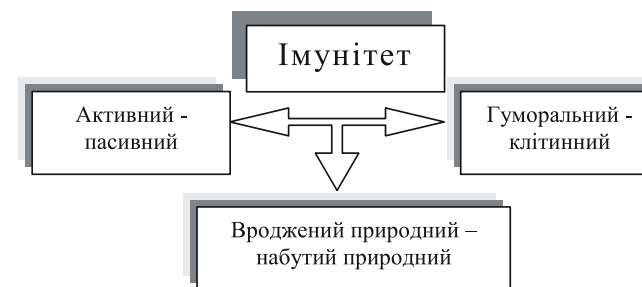


Рис. 2.42. Види імунітету

Гуморальний імунітет забезпечується специфічними макромолекулами, які функціонують у внутрішніх рідинах організму. У плазмі крові містяться спеціальні білки, які здатні знешкоджувати мікроорганізми та отруйні продукти їх життєдіяльності, які надходять у рідини організму. Вони можуть бути загальними (неспецифічним) або специфічними для конкретних антигенів. Прикладами системи гуморального імунітету є утворення інтерферону та антитіл.

Інтерферон – неспецифічний фактор протівірусного імунітету, який виробляється у клітинах організму і виділяється у плазму крові. Це білок з молекулярною масою 25000 – 110000 Да. Він забезпечує загальну імунну відповідь, знешкоджуючи дію усіх вірусів та їх токсинів.

Крім загального білкового захисту є ще направлений. Він відбувається за рахунок того, що в організмі існують спеціальні білки, які діють лише проти певних збудників хвороб. Вони називаються антитілами.

☑ Антитіла – специфічні глобулярні білки, які виділяються в організмі у відповідь на конкретні антигени і здатні з ними специфічно з'єднуватися.

Антитіла утворюються та виділяються спеціальним типом лейкоцитів, які є в крові та лімфі. Зв'язування антигена з відповідним антитілом призводить до утворення імунного комплексу. Ця реакція зумовлена комплементарністю взаємодіючих структур і відбувається під дією гідрофобних, водневих та інших зв'язків. Ознакою утворення комплексу антиген–антитіло є зсідання (аглютинація, преципітація), нейтралізація токсинів, іммобілізація бактерій тощо.

Крім захисту на рівні спеціальних макромолекул, існує також захист на клітинному рівні – клітинний імунітет. Головну роль у цьому відіграють білі кров'яні клітини – лейкоцити. Захисні функції лейкоцитів переконливо довів російський біолог І. І. Мечников. Він встановив, що лейкоцити, завдяки здатності до амебоїдного руху, поглинають хвороботворні мікроорганізми і перетравлюють їх. Це явище відбувається за механізмом фагоцитозу (від грецьк. *phagos* – пожирати).

☑ Лейкоцити, які мають здатність до фагоцитозу, називають фагоцитами.

Фагоцити неспецифічні, крім знищення інфікованих клітин, вони також знешкоджують відмерлі клітини, мікроорганізми і чужорідні тіла. Найбільшу фагоцитарну здатність серед лейкоцитів мають нейтрофіли і моноцити.

Інші імунні клітини – Т-лімфоцити, що розвиваються у тимусі (вилочковій залозі), відповідають за знищення тільки певного виду мікроорганізмів або залишків антигенів. Механізм дії Т-лімфоцитів досить складний, а самі вони поділяються на декілька видів (кілери, хелпери, супресори).

Імунітет може виникати не залежно від втручання людини (природний імунітет), а може бути наслідком штучної імунізації (штучний імунітет). В залежності від походження, розрізняють:

- природний вроджений імунітет;
- природний набутий імунітет;
- штучний активний імунітет;
- штучний пасивний імунітет.

У випадку природного вродженого імунітету антитіла присутні у організмі від народження. Набутий природний імунітет може виникнути після перенесення деяких захворювань. Так, наприклад, людина, яка перенесла кір, вітряну віспу, коклюш, як правило, повторно не хворіє. Імунна система “запам'ятовує” мікроорганізм-збудник і протидіє наступному інфікуванню.

Штучну імунізацію проводять для профілактики захворювань або для їх лікування. Активний штучний імунітет виникає внаслідок щеплення – введення в організм вакцини (від лат. *vaccinus* – коров'ячий).

☑ Вакцина – це ослаблені чи вбиті хвороботворні мікроорганізми або продукти їх життєдіяльності.

На введення вакцини виробляються антитіла, як і при інфікуванні, але захворювання не виникає через недостатню силу збудника. Утворені антитіла захищають організм від проникнення інфекції. Вперше вакцинацію провів у кінці XVIII століття англійський лікар Е. Дженер для запобігання захворювання на віспу. Для цього він використав препарат від хворих корів (звідки і похо-

дить термін „вакцина”). Активний імунітет діє багато років, але іноді вакцинацію потрібно проводити у декілька етапів.

У випадку, коли людина вже захворіла і хворому потрібна негайна допомога, йому вводять лікувальну сироватку.

☑ Лікувальна сироватка – це біологічний препарат, який містить готові антитіла.

Лікувальну сироватку одержують з плазми крові тварин або людей, що перехворіли на певну інфекцію. Сироватку, що містить необхідні антитіла, попередньо обробляють і вводять хворому. Кожне антитіло атакує інфекцію і допомагає організму-реципієнту здолати захворювання. У цьому випадку власні антитіла не утворюються, тому такий імунітет називають пасивним.

Розлади імунної системи

Імунна система захищає внутрішнє середовище організму, але іноді її робота порушується. Розрізняють два види імунних розладів:

- надмірну реакцію організму (алергія, автоімунні захворювання);
- недостатню реакцію організму (імунодефіцитний стан).

Алергія (від грецьк. *allos* – інший та *ergon* – дія) за механізмом прояву подібна до імунної реакції. Це неадекватна відповідь імунної системи на повторне надходження в організм сполуки (алергену), яка для більшості людей нешкідлива. Алергени для даного організму є антигенами. В залежності від походження, їх поділяють на:

- екзоалергени (зовнішні);
- ендоалергени (внутрішні).

До першої групи відносять деякі харчові продукти (шоколад, цитрусові, яйця тощо), різні хімічні речовини (пральний порошок, агрохімікати тощо), лікарські препарати, пилок квітів та інші. Внутрішні алергени – це власні тканини організму, в яких відбулися певні видозміни внаслідок патологічних процесів. Такі токсичні речовини, наприклад, утворюються в тканинах, ушкоджених опіками або обмороженням.

Алергени зумовлюють виділення специфічних антитіл (імуноглобулінів). Вони прикріплюються до поверхні особливих клітин – мастоцитів, локалізованих у шкірі, слизових оболонках шлунково-

кишкового тракту та органів дихання. Повторне введення алергену спричиняє його приєднання до імуноглобулінів. Наслідком такого перехресного зв'язування є виділення у кров простогландинів і гістамінів, які зумовлюють алергічну реакцію. Алергія може мати різноманітні прояви – висипи на шкірі, порушення дихання тощо. До алергічних реакцій належить діатез у немовлят, деякі види бронхітів та астми. Спровокувати алергічну реакцію може незадовільний стан навколишнього середовища – забруднення хімічними та біологічними забруднювачами атмосфери, питної води, ґрунту.

Іноді органи імунної системи утворюють антитіла проти власних тканин. На відміну від ендоалергенів, які виділяють ушкоджені тканини, автоімунні розлади не пов'язані з деструкцією і розпадом тканини. Помилкова реакція може бути спрямована як на окремий орган, так і на весь організм. Прикладом автоімунних захворювань є вітиліго (відсутність темного пігменту на деяких ділянках шкіри), інсулінозалежних цукровий діабет, який розвивається у людей похилого віку тощо. Лікування автоімунних захворювань надзвичайно ускладнене.

Імунодефіцитний стан може бути наслідком радіоактивного опромінення, особливо при ураженні червоного кісткового мозку. В умовах радіоактивного забруднення середовища такий стан призводить до зростання частоти і чисельності різноманітних інфекційних захворювань, зниження здатності організму протистояти гострим респіраторним вірусним інфекціям тощо. Важкою формою імунодефіциту є захворювання на СНІД (синдром набутого імунодефіциту), яке викликається внаслідок ураження вірусом імунодефіциту людини (ВІЛ). Цей вірус руйнує один з типів лейкоцитів, що призводить до зниження функції імунної системи. Вважається, що протягом 10 років після інфікування людина може померти. Причиною смерті є загострення або неадекватне протікання інфекційних захворювань. ВІЛ передається через кров і деякі рідини організму, а зараження може відбутися при переливанні крові і деяких кров'яних препаратів, при користуванні нестерилізованим інструментарієм у лікарнях і перукарнях, при статевих зносинах тощо. Нажаль, ліків від цього страшного захворювання ще немає.

Порівняльна анатомія людини і тварин

Походження людини від тварин у сучасних біологів не викликає сумнівів. Спеціалісти притримуються різних поглядів на родинні зв'язки серед людиноподібних мавп та між ними і людиною. Сучасні молекулярні технології дозволяють проводити реконструкцію еволюційного дерева не лише на підставі аналізу та порівняння викопних решток. На перше місце виходять такі методи, як порівняння послідовностей нуклеотидів у ДНК, аналіз амінокислотних послідовностей гемоглобіну, імунологічна сумісність тощо. Дослідження ДНК дозволили виявити і побудувати еволюційне дерево, яке відображає не лише послідовність, але і час розходження окремих гілок приматів (рис. 2.43).

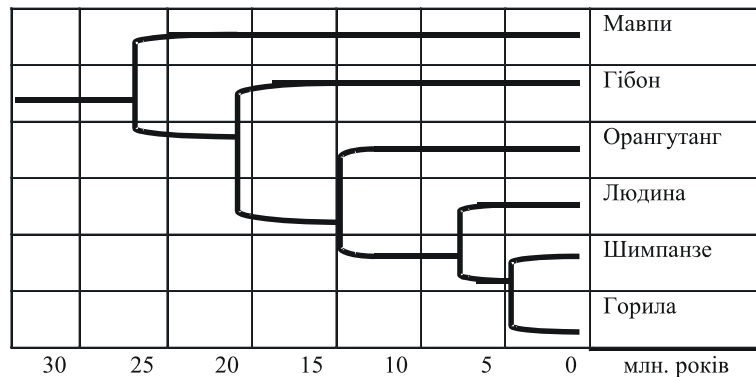


Рис. 2.43. Еволюційне дерево приматів Старого світу

Тваринне походження не могло не вплинути на характер будови людського тіла. Схема побудови скелета у людини і всіх інших ссавців практично однакова, але у процесі еволюції скелет людини зазнав значних змін. Вони пов'язані з прямоходінням, розумовим розвитком і працею.

☑ Порівняння особливостей анатомії сучасної людини з анатомією людиноподібних мавп без сумніву вказує на те, що тіло

людини таке ж, як тіло людиноподібної мавпи, тільки пристосоване до прямоходіння на двох ногах.

Людиноподібні мавпи можуть стояти на двох ногах лише зігнувши ноги і ходити, хитаючись у різні сторони. Людина рухається вертикально абсолютно вільно.

Еволюційні зміни, пов'язані з прямоходінням, відбулися у всіх відділах скелета. У зв'язку з прямоходінням хребтовий стовп набув S-подібної форми. У дитини, що щойно народилася, хребет прямий. У віці приблизно до одного року внаслідок набуття нових навичок формуються вигини хребтового стовпа: піднімання і утримання голови; сидіння; стояння і ходіння. Таким чином маленька дитина начебто повторює еволюційний шлях від ходіння на чотирьох кінцівках до сучасного ходіння на двох ногах. Через зміну положення тіла у просторі у людини, як і у людиноподібних мавп, пропав хвіст, який виконує головним чином функції керма і рівноваги у тварин, які пересуваються на чотирьох кінцівках.

Частково з прямоходінням зв'язані і зміни додаткового скелета. Загалом верхні кінцівки людини мало відрізняються від таких у шимпанзе. Але скелет верхніх кінцівок набагато тонший і легший від скелета нижніх кінцівок. Відмінності у будові верхніх і нижніх кінцівок у людини пов'язані головним чином з функціональним поділом. Верхні кінцівки у людини стали органом праці, а нижні – органом руху. Особливо це вплинуло на розвиток кисті та кісток пальців. Великі пальці набагато довші, ніж у мавп. Взагалі, кисть і пальці стали більш рухомими і чутливими, здатними до тонких складно скоординованих рухів. Нижні кінцівки у процесі пристосування до вертикального руху набули значних відмінностей. У зв'язку з прямоходінням у людини змінилася форма стопи – утворилося склепіння стопи. Великий палець ноги, на відміну від мавп, розташований паралельно іншим пальцям. Це допомагає під час ходьби переносити масу тіла. Таз у людини став ширшим і коротшим. Це важливо для виношування і народження потомства. Стегнова кістка у людини знаходиться під кутом всередину, а у людиноподібних мавп – назовні.

Ходіння на двох ногах, більш розвинений інтелект і більш різноманітна їжа – все це сприяло появі відмінностей у будові черепа, мозку, щелеп і зубів у людини і мавп. Серйозних змін зазнав череп. Головним чином це виразилося у збільшенні об'єму мозкового відділу порівняно з лицьовим. Лицьовий відділ не лише зменшився, але й став значно легшим. Череп у людини вертикально збалансований на хребті. У людиноподібної мавпи череп розташований попереду спинного хребта і має кістяний гребінь, який підтримує масивну щелепу і м'язи шиї. Людині, яка харчується спеціально обробленою їжею, не потрібні міцні щелепи. Взагалі, зубна система значно відрізняється. У людини зуби розташовані по параболі а у мавп – U-подібно. Крім того, ікла у мавп значно більші, а коронки корінних зубів значно вищі, ніж у людини. Зуби тварин вкриті більш товстим шаром емалі, вони більш міцні. Відмінності у будові язика і глотки між людиною і людиноподібними мавпами дають можливість нам створювати більш різноманітні звуки. А ось робота мимічних м'язів у людини і, наприклад, шимпанзе практично не відрізняється.

Ще однією особливістю людини є практично повне зникнення волосяного покриву на тілі. Це також результат еволюційних змін.

Досить значної зміни у людини, у порівнянні з іншими ссавцями, зазнала нервова система. Головний мозок людини значно більший по відношенню до інших частин, ніж у високоорганізованих тварин. Крім того, лише у людини сформована велика за об'ємом та складна за функціями кора великих півкуль. Завдяки складності безумовних та умовних рефлексів у людини виникло таке складне психофізіологічне явище, як свідомість. Саме це призвело до того, що сучасна людина – це не лише біологічна, але і соціальна істота. Саме про це писав один з основоположників Академії Наук України, соратник В.І. Вернадський, академік О.М. Гіляров: „Суспільний соціальний устрій закладений у самій нашій істоті. Для розуміння нашого життя необхідно брати людину в її суспільному середовищі...” Соціальні функції дозволили людській спільноті завоювати чільне місце у сучасному органічному світі.

Незважаючи на вказані відмінності людини від людиноподібних мавп, людина – представник хребетних тварин, який займає конкретне систематичне положення (рис. 2.44). Протягом тривалого періоду становлення і розвитку людина зберегла особливості біології, властиві тваринам, але набула нових рис, які стали результатом соціальної еволюції. Людина – могутня, але гармонійна частина навколишнього світу.

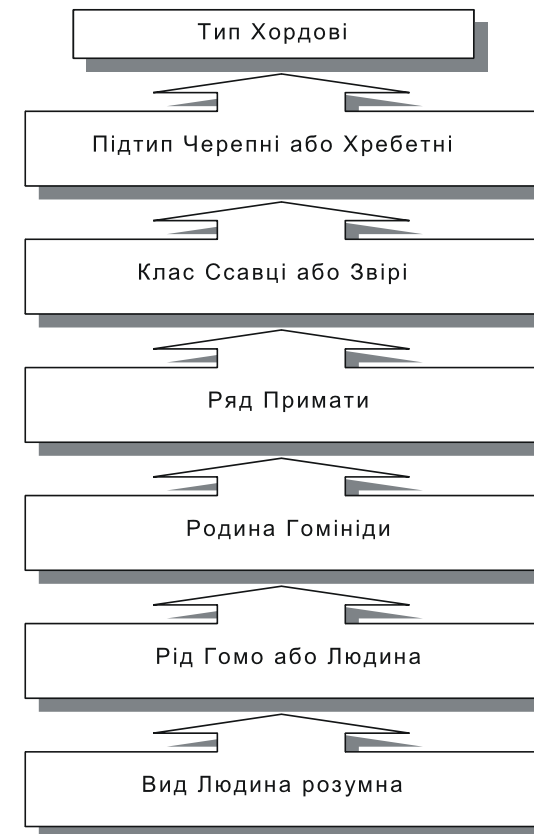


Рис. 2.44. Систематичне положення сучасної людини

Частина 3

Біологічне різноманіття

Розділ 3.1

Принципи класифікації живих істот

Різноманіття живих організмів на Землі — це результат довготривалої еволюції, яка продовжується протягом більше ніж 3,5 мільярдів років. Системна організація живих істот обумовлює відносну самостійність і автономність різних рівнів їх організації з притаманним для біосистем кожного рівня специфічними особливостями. Саме за подібностями і відмінностями ознак об'єктів їх відповідно систематизують, виявляють різноманіття.

На перший погляд, важко знайти якісь загальні принципи, за якими живі істоти можуть бути поділені на групи. Довгий час так і було. Кожен натураліст, описуючи ті чи інші організми, самочинно групував їх на свій власний розсуд. Так, у IV ст. святий Августин поділив тварин на шкідливих, корисних та байдужих для людини. Середньовічні травники поділяли рослини на такі, що дають людині плоди, волокна чи деревину. З антропоцентричного погляду це було досить зручно. Навіть у наш час ми іноді користуємося подібними класифікаціями. Але, зрозуміло, що їх наукове значення незначне. Ось чому виникла потреба у створенні спеціального розділу біології — систематики.

☑ Систематика — це розділ відповідних біологічних наук, завдання яких полягає в установленні еволюційно обґрунтованих родинних зв'язків як між окремими живими організмами, так і їх групами.

Існує систематика у ботаніці, мікробіології, мікології, зоології. Перша наукова класифікація живих організмів була наведена у працях шведського біолога К. Ліннея (1707—1778), зокрема систематизований каталог, опис рослин і тварин. Рослинам була присвячена робота “Species Plantarum” (1753), а тваринам — “Systema Naturae” (1758). У цих роботах вперше у систематиці була застосована бінарна номенклатура.

☑ Бінарна номенклатура — це спосіб найменування виду за допомогою двох слів. Перше означає рід, до якого відноситься даний вид, а друге — власне видовий епітет.

Такий спосіб найменування виявився настільки вдалим, що ним користуються і понині. Інколи після другого слова ставлять прізвище вченого, який описав даний вид. Міжнародною мовою систематики як рослин, так і тварин, є латинська мова. Наприклад, наукова назва пшениці твердої — *Triticum durum* L. Остання літера означає, що цей вид описав К. Лінней.

У більшості випадків біологічне різноманіття розглядають як:

- генетичне;
- популяційно-видове;
- ценотичне;
- екосистемне.

Тобто біорізноманіття встановлює генну варіабельність внутрішньовидових систем, мінливість надорганізменних систем і угруповань всіх рангів та екосистем. Все різноманіття живих організмів пов'язують з рівнями організації живого. З точки зору функціональних особливостей біосистем виділяють чотири основних:

- організменний;
- популяційний;
- біоценотичний;
- біосферний.

☑ Таксони — це одиниці класифікації, які використовуються у систематиці.

Як і будь-які одиниці, таксони бувають великими і малими.

☑ Вид — найменша основна одиниця класифікації — сукупність особин, які характеризуються спадковою подібністю морфологічних, фізіологічних та біохімічних особливостей, здатні вільно

схрещуватися між собою і давати плідне потомство, пристосовані до певних умов життя і займають певну територію.

Подальший розподіл живих організмів на основі таксономічного принципу передбачає об'єднання близьких видів у рід, а близьких родів — у родину, а потім у ще вищі таксони.

Класифікація, яку розробив К. Лінней, була недосконалою. Так, наприклад, весь різноманітний рослинний світ він розділив на 24 класи. Цей поділ базувався на кількості й будові тичинок у квітці. Рослини без квітів були віднесені до одного спільного класу. Головний недолік системи К. Ліннея полягав у тому, що він використав лише одну ознаку. Така систематика отримала назву штучної. Вона не враховувала справжніх взаємозв'язків між живими організмами, закономірностей їх походження і розвитку. На той час у природознавстві взагалі були відсутні еволюційні уявлення.

Подалі систематика живих організмів змінювалася і удосконалювалася. Першу природну систему рослинного світу запропонував у 1789 р. французький вчений А. Жусс'є. Він уперше поділив рослини на групи не за однією, а за сукупністю ознак. Крім того, ці ознаки відносилися не до одного, а до декількох органів. Це майже виключило випадковість при об'єднанні рослин у таксони. Такі підходи у систематиці органічного світу отримали назву природничих.

Але лише після утвердження у біології еволюційної теорії стала можливою поява філогенетичних систем. Головний напрямок розвитку такого підходу — наближення класифікації живих організмів до шляхів їх філогенетичного (еволюційного) розвитку. Еволюційна філогенетична систематика використовує дані багатьох біологічних наук: палеонтології, порівняльної анатомії і гістології, ембріології, біохімії та інших.

Утворення і використання наукових назв таксонів та організмів регламентується міжнародними угодами, які зводяться до відповідних кодексів:

- Міжнародний кодекс ботанічної номенклатури;
- Міжнародний кодекс зоологічної номенклатури;
- Міжнародний кодекс номенклатури бактерій.

Сучасна систематика поділяє живі організми на два надцарства (окремо виділяючи неклітинні форми) і п'ять царств (табл. 3. 1).

Таблиця 3. 1

Основні таксони органічного світу

Надцарство	Царство	Підцарство	Відділи (Типи)
Неклітинні	Віруси	-	-
Прокаріоти	Дроб'янки	Бактеріобіонти	Грацілікутис, Фірмікутис, Тенерікутис, Мендозікутис
Еукаріоти	Рослини	Багрянки	Червоні водорості
		Справжні водорості	Зелені водорості Діатомові водорості Жовтозелені водорості Золотисті водорості Бурі водорості Евгленові водорості Динофітові водорості Харові водорості
		Лишайники (іноді відносять до Грибів)	Класи: Сумчасті, Базидіальні
	Вищі рослини	Мохоподібні, Риніоподібні, Псилотоподібні, Хвощеподібні, Плауноподібні, Папоротеподібні, Сосноподібні, Магнолієподібні	
	Гриби	Міксобіонта Мікобіота	Слизовики (Міксомікота) Справжні гриби
		Одноклітинні	Саркомастигофори, Міксозоа, Апікомплекси, Мікроспоридії, Асцетоспора, Лабірінтоморфа, Інфузорії

(продовження)

	Тварин	Багатоклітинні	Пластинчасті, Губки, Кишковопорожнинні, Реброплави, Плоскі черви, Круглі черви, Немертини, Кільчасті черви, Молюски, Членистоногі, Голкошкірі, Погонофори, Напівхордові, Хордові
--	--------	----------------	---

Систематика постійно розвивається, тому наведені в табл. 3.1 таксономічні поділи не є чимось сталим. Так, наприклад, одноклітинні тварини зазвичай об'єднували в тип Найпростіші, поділяючи його, в свою чергу, на п'ять класів – Саркодові, Джгутикові, Споровики, Кнідоспоридії та Інфузорії. Більш глибоке вивчення біологічних особливостей та філогенетичних зв'язків у цій групі тварин привело до того, що у 1980 році Міжнародна комісія з систематики запропонувала нову номенклатуру. Згідно з нею, назва „Найпростіші” стала відповідати таксону більш високого рангу – підцарства, а колишні класи набули статусу типів. Але поряд з суто науковими таксонами, у загальній біологічній та екологічній літературі досить поширеними є традиційні способи класифікації живих організмів. Враховуючи те, що тонкощі систематичного поділу використовуються переважно вузькими фахівцями, для характеристики біологічного різноманіття ми досить часто будемо використовувати традиційні таксони.

Між таксономічним поділом, рівнями організації живих систем та їх екологічними функціями існують зв'язки. Схему зв'язків різних рівнів біологічного різноманіття запропонували у 1997 році українські вчені Ю. Р. Шеляг-Сосонко і І. Г. Ємельянов (рис. 3.1).

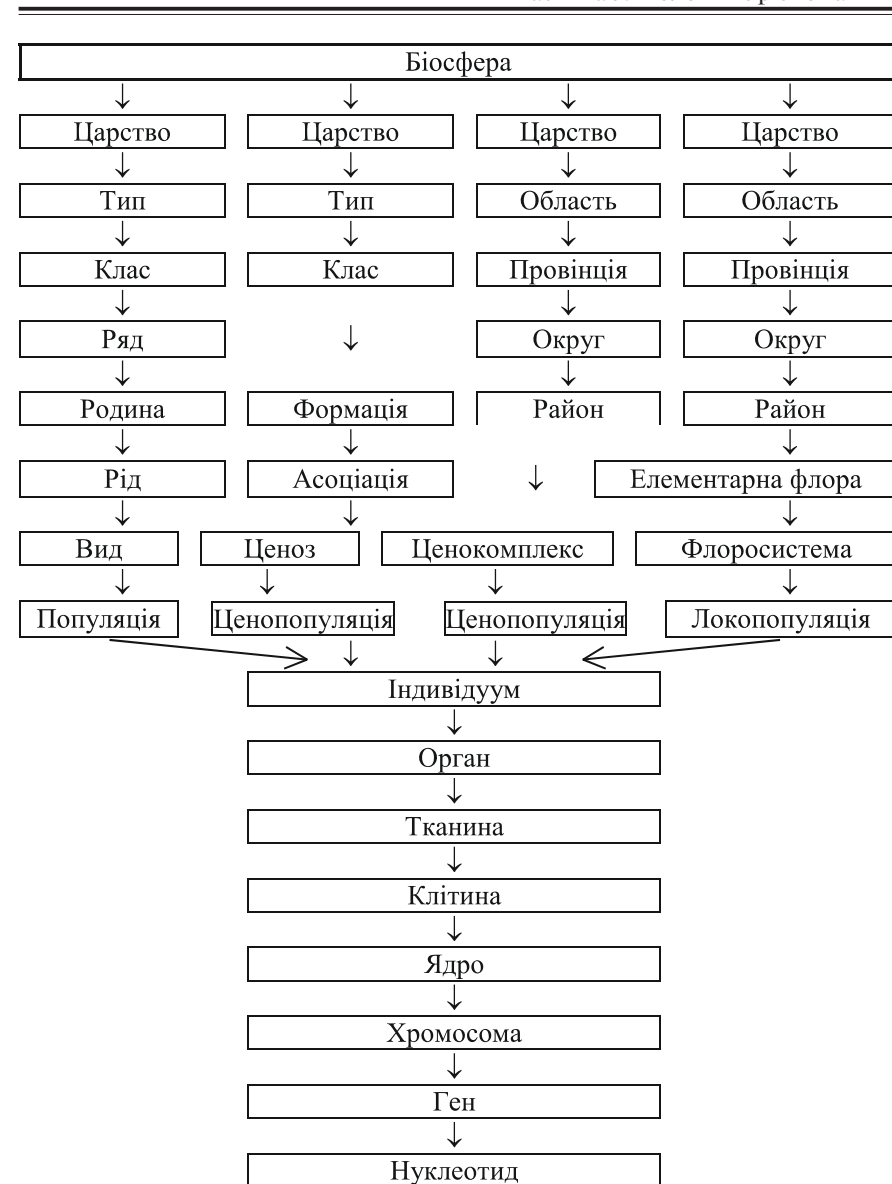


Рис. 3.1. Схема зв'язку рівнів біологічного різноманіття

Внутрішньоорганізменний рівень містить підрівні органів, тканин, клітин, ядер, хромосом, генів і нуклеотидів, які тісно зв'язані між собою, утворюючи єдиний, цілісний, функціонально самостійний організм. Він є базовим для надорганізменних рівнів. Принциповою особливістю останніх є те, що всі вони становлять сукупність індивідумів, організованих на основі різних зв'язків. Наприклад, для тваринного світу базовим рівнем є популяція, на основі якої формується вся послідовність таксонів більш високих порядків: вид, рід, родина, ряд, клас, тип, царство. В ценотичному принципі організаційних рівнів базовим є суспільство (ценоз) з наступними ієрархічними рівнями: асоціація, група асоціацій, формація, клас формацій, тип, царство. З точки зору територіальності біорізноманіття базовою одиницею є ценопопуляції, які об'єднуються у ценокомплекси, райони, округи, провінції, області і царства. Подібний принцип лежить в основі систематики видів різного географічного походження. Так, для рослин це: локальна популяція (локопопуляція), флористична система, елементарна флора, флористичний регіон, округ, провінція, область, царство. У системі, яка базується на функціональній єдності живих організмів, базовим рівнем є екосистема, яка включає підсистеми біотичних і абіотичних компонентів, а їх елементами – консорція і екопопуляція.

☑ Консорція – структурна одиниця біоценозу, яка об'єднує автотрофні і гетеротрофні організми на основі їх просторових (топічних) і харчових (трофічних) зв'язків.

Аналіз представлених на рис. 3.1 зв'язків свідчить, що основою біологічного різноманіття є організм і популяція. Популяція як форма існування виду водночас є частиною цілісності виду і компонентом екосистеми.

☑ Популяція – сукупність особин одного виду, що заселяє певну територію, в межах якої характеризується значною спорідненістю і, в більшій або меншій ступені, ізольована від інших таких сукупностей.

Будь-яка популяція сама по собі не здатна забезпечити підтримання стаціонарного стану. Елементарною одиницею, яка здатна самостійно існувати потрібно вважати, все ж таки, екосистему.

Разом з тим, стале існування екосистем можливе лише при певних кількісних співвідношеннях взаємодіючих популяцій.

Різні систематичні групи стали об'єктами вивчення для окремих біологічних наук:

- мікробіологія – наука, що вивчає будову та функції прокариотичних і еукариотичних одноклітинних організмів.
- мікологія – наука, яка вивчає будову та функції грибів.
- ботаніка – наука про будову та функції рослин.
- зоологія – наука про будову та функції тварин.

Розділ 3.2

Основи мікробіології

Мікробіологія вивчає будову, життєдіяльність, мінливість, спадковість, еволюцію і систематику мікроорганізмів, їх взаємодію з живою і неживою природою, практичне використання корисних властивостей мікробів та знешкодження їх негативного впливу. Мікроби – це найменші, переважно одноклітинні, організми, які можна побачити лише у мікроскоп (бактерії, мікоплазми, рикетсії, мікроскопічні гриби і водорості, іноді найпростіші і віруси). Мікроорганізми поділяють на групи, залежно від наявності чи відсутності клітинної організації, наявності чи відсутності клітинного ядра (рис. 3.2).

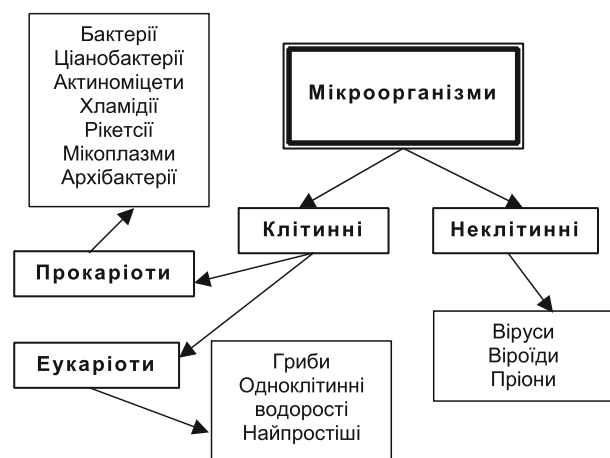


Рис. 3.2. Основні групи мікроорганізмів

Зрозуміло, що класифікація мікроорганізмів – це справа досить складна. До того, як почали досліджувати мікроорганізми, їх не виділяли в окрему групу. Але у 1866 р., крім уже існуючих царств Рослин і Тварин, виділили ще одне – Протісти. У цей так-

сон увійшли бактерії, водорості, гриби і найпростіші. Головною особливістю царства Протісти була проста, малодиференційована будова клітини. Розвиток мікроскопічної техніки показав, що Протісти – це прокаріоти, слизовики та одноклітинні рослини, гриби і тварини.

У сучасній систематиці до мікроорганізмів відносять мікроскопічні організми, які представляють всі існуючі головні таксони:

- Царство Віруси (неклітинні форми);
- Царство Дроб'янки (надцарство Прокаріоти);
- Царство Рослини (надцарство Еукаріоти);
- Царство Тварини (надцарство Еукаріоти).

Головна риса, яка поєднує ці різноманітні живі істоти – мікроскопічні розміри. Генетичні, метаболічні, фізіологічні та інші важливі біологічні особливості у цих організмів надзвичайно різноманітні.

Неклітинні форми мікроорганізмів

Віруси були відкриті у 1892 р. нашим співвітчизником Д. І. Івановським (1864 – 1920), який працював у Київському університеті. У кінці ХХ ст., крім вірусів, виявили ще віроїди і пріони. Всі ці форми існування живого у клітинах набувають властивостей живих організмів, а поза клітинами їх втрачають.

☑ Віруси – це інфекційні частки, які складаються з молекул нуклеїнових кислот, упакованих у білкову оболонку (капсид). Виступають як паразити більшості прокаріотичних і еукаріотичних клітин.

☑ Віроїди – це невеликі кільцеві молекули РНК, які не кодують ніяких білків. Вони паразитують на вищих рослинах і розмножуються лише за допомогою ферментів рослинної клітини.

☑ Пріони – це ізоформи звичайних білків нервових систем, що відрізняються способом укладання поліпептидного ланцюга. Вони уражають центральну нервову систему хребетних, використовуючи енергетичні резерви нейронів.

У геномі деяких неклітинних форм спостерігається порушення принципів лінійності й універсальності генетичного коду. Будь-яка з цих часток не спроможна самостійно синтезувати необхідні

речовини та добувати енергію. Все це говорить про те, що віруси, віроїди та пріони виникли після появи клітинних форм життя. Це не примітивні первісні організми, від яких еволюціонували інші живі істоти, а своєрідні клітинні паразити. Простота їх організації викликана саме паразитичним способом існування. Еволюційна роль неклітинних форм полягає у тому, що вони можуть включатися у генетичну рекомбінацію і давати початок новим спадковим композиціям. Біологічне та екологічне значення неклітинних форм життя пов'язане з їх здатністю викликати різноманітні інфекції.

Віруси відрізняються хімічною природою нуклеїнової кислоти (ДНК чи РНК), способом її організації (рис. 3.3) та розмірами (табл. 3.2). Саме за цими ознаками класифікують віруси.

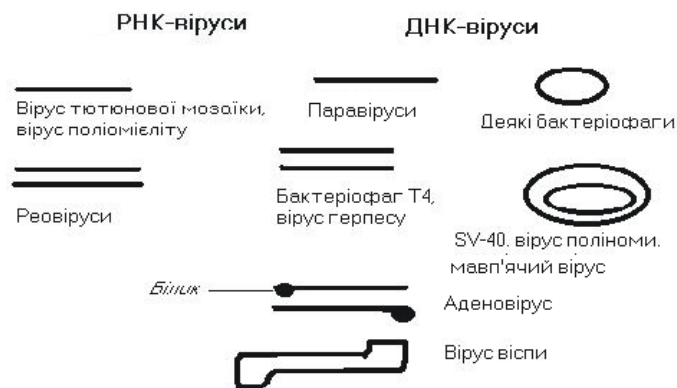


Рис. 3.3. Способи організації геному у вірусів

Таблиця 3.2

Характеристика нуклеїнових кислот деяких вірусів

Вірус	Тип нуклеїнової кислоти	Довжина геному, 10 ³ пар основ
Саркома Рауса	Однониткова РНК	10
Сказ	Те ж	16
Реовірус	Двохниткова РНК	23
Бактеріофаг фХ174	Однониткова ДНК	5,4

(продовження)

Реовірус	Двохниткова РНК	23
Бактеріофаг фХ174	Однониткова ДНК	5,4
SV40	Двохниткова ДНК	5
Папілома (бородавки)	Те ж	8
Бактеріофаг λ	Те ж	46
Бактеріофаг Т4	Те ж	120
Герпес	Те ж	156
Віспа	Те ж	240
Аденовірус	Те ж	36

Віруси для власного відтворення використовують генетичні механізми клітини-хазяїна, її енергетичні й пластичні матеріали. У багатьох випадках це шкідливо впливає на клітину, порушує її нормальне функціонування. За способом взаємодії з клітиною-хазяїном розрізняють такі типи інфекції:

- Літичний шлях – вірус, потрапивши у клітину, стимулює синтез білків, необхідних для утворення нових вірусів.
- Лізогенний шлях – вірус у клітині включається у ДНК хазяїна.

У першому випадку після зараження проходить швидка реплікація вірусної ДНК і її упаковка у вірусні частки. Лізис клітини (розрив її оболонки) і вивільнення великої кількості вірусних часток у навколишнє середовище. У другому випадку клітина продовжує нормально функціонувати. При реплікації ДНК клітини одночасно відбувається реплікація вірусної ДНК. Внаслідок клітинного поділу утворюються нові копії вірусної ДНК, вбудованої у геном клітини.

☑ Тваринні клітини, у яких ДНК-віруси можуть розмножуватися літичним шляхом, називають пермісивними.

У деяких випадках можливий перехід від лізогенної форми інфекції до літичної. Це відбувається, наприклад, при захворюванні на герпес. Всім відомі неприємні “вогники” на губах, які виникають у деяких людей при простуді. Це вірус герпесу перейшов із лізогенної інфекційної форми у літичну.

Віруси відіграють значну роль у житті всіх живих істот. Вони є збудниками багатьох захворювань як людини, так і тварин та рослин. У наш час встановлено вірусну природу таких небезпечних хвороб людини як віспа, сказ, кір, грип та інших. Вірус імунodefіциту людини (ВІЛ) спричинив чуму ХХ ст. – СНІД (синдром набутого імунodefіциту). Виявлені віруси, які викликають злоякісні новоутворення і є причиною онкологічних захворювань. Віруси можуть спричинити також, так звані, повільні інфекції. Ці захворювання найчастіше виникають після гострої вірусної хвороби. Вони можуть тривати багато днів і, навіть, років. До них відносяться аденовірусна інфекція, оперізуючий лишай, гепатити В і С тощо. Значну шкоду сільському господарству приносять вірусні хвороби свійських тварин і польових рослин. Наприклад, холера свиней, ящур, курячий рак, вірус тютюнової мозаїки та інші.

Було б неправильно вважати віруси лише шкідливими для людини. Деякі з них внесли значний вклад у розвиток сучасної біологічної науки та технології. Саме вони були важливими об'єктами досліджень у молекулярній біології. Спостереження та досліди з вірусами дозволили заглянути у таємниці збереження та реалізації генетичної інформації. Бактеріофаги стали тонкими інструментами генетичної інженерії та біотехнології.

Віроїди були відкриті у середині 70-х рр. ХХ ст. Це кільцева РНК довжиною 300–400 нуклеотидів. Відомо близько 30 віроїдів. Всі вони виявилися паразитами рослин. Віроїди не мають білкового капсиду, що робить їх нездатними проникати у неушкоджені клітини. Вони переходять від рослини до рослини лише у тому випадку, коли і клітина-донор і клітина-реципієнт пошкоджені.

Лікарі довгий час не могли виявити причини хвороби Крейнфельд-Якобса, синдрому Герстмана-Штрауслера-Шенклера, розсіяного склерозу, віллойського енцефаліту, куру, лейкоспонгіозу, фатальної родинної інсомнії тощо. У тварин до “повільних інфекцій” відносяться скрейлі, трансмісивна губчатоподібна енцефалопатія, енцефаліти норок, виснажуюча хвороба оленів,

лосів, мулів тощо. Всі ці захворювання протікають з важкими ураженнями центральної нервової системи і розвиваються роками. Природу “повільних інфекцій” встановили у 80-ті роки ХХ ст. Дослідження американського вченого Д. Гайдушека дозволили виявити, що “повільні віруси” є принципово новим видом хвороботворного агенту – інфекційним білком. Ідентифікація пріонів була проведена американським дослідником С. Прусінером. Виявилось, що це білки з молекулярною масою 35–105 кДа, і довжиною 50–150 нм. Пріони, схожі на білки мозку, володіють властивістю проникати у організм і вражати центральну нервову систему, викликаючи поступову деградацію нейронів. Період інкубації для пріонних інфекцій від 3–9 місяців до 2–5 років. Про пріонні інфекції заговорили на межі тисячоліть. Це пов'язано з епідемією коров'ячого сказу (трансмісивної губчатоподібної енцефалопатії), яка вразила тваринницькі господарства Європи. Це захворювання вражає також і людей, що робить його особливо небезпечним.

На фізичні та хімічні чинники зовнішнього середовища віруси, віроїди та пріони реагують по-різному. Найбільш стійкі кристалічні форми вірусів. Установлено, що більшість вірусів гине при температурі 55–60 °С, але є форми, які гинуть лише при температурі 90 °С. Низькі температури взагалі не викликають загибелі вірусів. Стійкі вони також до більшості антибіотиків та до висушування. Ефективним методом боротьби з вірусами є ультрафіолетове випромінювання. Сучасна медицина застосовує також інтерферон – захисний білок, який виробляється клітинами для боротьби з вірусами. Раніше інтерферон виділяли з крові спеціальних донорів. Новітні біотехнологічні методи дозволяють отримувати людський інтерферон штучно у необхідних кількостях. Це зробило даний препарат доступним і недорогим. Після з'ясування білкової природи пріонів та їх локалізації у нервових клітинах, стає зрозумілим, чому ця інфекція така небезпечна і чому з нею практично неможливо боротися звичайними методами. Відкриття радикального методу боротьби з повільними нейроінфекціями ще попереду.

Особливості будови і функцій прокариотів

Першовідкривачем бактерій вважається А. Лівенгук (1632–1723), який за допомогою свого саморобного мікроскопа побачив “більше живого у зіскобі з людського зуба, ніж людей у цілому королівстві” (1683 р.).

Говорячи про типову клітину, ми звичайно маємо на увазі клітину еукариотів, яка має зовнішню мембрану, цитоплазму і ядро. Але така форма організації не типова для більшості живих клітин. Адже цю більшість складають простіші за будовою прокариотичні клітини.

Досить часто слова “бактерії”, “дроб’янки”, “мікроби” і “прокариоти” вживають як синоніми. Насправді, бактерії – це лише одна з найбільших груп прокариотів. Поняття виду стосовно бактерій та інших прокариотів не завжди відповідає цьому поняттю щодо вищих організмів. Це, у першу чергу, пов’язано зі значною морфологічною та фізіологічною варіабельністю мікробів. Виявлені навіть незначні, але статистично достовірні, відмінності у геномі різних штамів одного виду. Ось чому вид мікроорганізмів іноді називають культурою.

☑ Культура мікроорганізмів – це мікроорганізми одного біологічного виду, які мають ряд спільних ознак і однакові за походженням.

Крім культури мікроорганізмів, у мікробіології розрізняють ще клон і штам.

☑ Клон і штам мікроорганізмів належать до однієї культури. Але клон тотожний за морфологічними, фізіологічними і генетичними ознаками, а штам може відрізнятися за двома останніми параметрами.

Існує декілька підходів щодо класифікації мікроорганізмів:

- морфологічний – за формою клітин, здатністю до руху, способами утворення захисту, відношенням до різних фарбників.
 - фізіологічний – за ставленням до кисню, способами розкладення вуглеводів, білків та інших речовин.
 - генетичний – за детальною будовою генетичного апарату.
- Цей метод найновіший і найперспективніший. Він вимагає застосування не лише новітніх біологічних методів, але і комп’ютерних технологій.

За комплексом загальних ознак серед прокариотичних мікроорганізмів можна виділити бактерії (від грецьк. *bacteria* – паличка, палка), ціанобактерії, актиноміцети, хламідії, рикетсії, мікоплазми і архібактерії.

☑ Бактерії (або еубактерії, справжні бактерії) – це основна група мікроорганізмів, представлена типовими прокариотичними клітинами, які не мають сформованого ядра, а містять нуклеоїд.

За зовнішньою будовою бактерії поділяються на:

- округлі (коки – одиночні, диплококи – парні, тетракоки – по чотири клітини, стрептококи – ланцюжкові, сарцини – блоки з 8 і більше клітин, стафілококи – безсистемне скупчення клітин);
- паличкоподібні (бактерії, які не здатні до спороутворення, бацили – утворюють спори);
- зігнуті (вібріони – короткі палички, зігнуті один раз, спірили – слабо закручені довгі палички, спірохети – сильно закручені довгі і тоненькі палички).

☑ Ціанобактерії (або синьо-зелені водорості) – автотрофні прокариоти, які містять різні пігменти.

Займають проміжне положення між бактеріями і рослинами. Найчастіше утворюють колонії різної форми. При надлишку органічних речовин здатні переходити на міксотрофне (змішане) живлення. Багато видів можуть вступати у симбіоз з грибами, утворюючи лишайники. Через свою метаболічну гнучкість часто виступають як види-піонери, розширюючи межі біосфери.

☑ Актиноміцети (промислі гриби) – паличкоподібні, нитчасті організми, які не мають клітинних перегородок.

Займають проміжне положення між бактеріями і пліснявими грибами. Утворюють ниткоподібний міцелій, за допомогою якого розмножуються. Крім того, можуть формувати спори. Розкладаючи органіку, відіграють значну роль у ґрунтоутворенні.

☑ Хламідії – нитчасті хемосинтезуючі бактерії, нечисленні. До цієї групи відносяться залізобактерії, які відкладають навколо своїх клітин оксид феруму (III), та сіркобактерії, які відкладають елементарну сірку.

☑ Рикетсії – примітивні прокариоти, облігатні паразити.

Подібно до вірусів, здатні розмножуватися лише у живих клітинах. Як правило, паразити комах та павукоподібних. Деякі викли-

кають хвороби, які передаються членистоногими. Наприклад, висипний тиф (воші), плямиста пропасниця (кліщ).

☑ Мікоплазми – паразитичні організми, які не мають жорсткої клітинної стінки. Вони надзвичайно малі за розмірами, але найрізноманітніші за формою. Нерухомі.

☑ Архібактерії – чи не найдревніша група живих організмів на Землі. Вважається спільним предком прокариотів і еукариотів. Відкрита недавно, тому вивчена недостатньо.

Порівняння основних особливостей прокариотів та одноклітинних еукариотів наведені у табл. 3.3. Як свідчать дані, наведені у таблиці, прокариотичні клітини відрізняються від еукариотичних як морфологічно, так і функціонально.

Таблиця 3.3

Порівняння будови прокариотів та одноклітинних еукариотів

Прокариоти	Еукариоти
Генетичний апарат	
Нуклеоїд – одна кільцева молекула ДНК, яка розташована у центральній частині клітини. Часто складена у вигляді вісімки.	Ядро містить лінійні молекули ДНК, з'єднані з гістонами у хроматинові нитки. Кількість ДНК – важлива видова ознака.
Внутрішні мембрани	
Відсутні, цитоплазматична мембрана виступає всередину, утворюючи мезосоми.	Весь внутрішньоклітинний простір заповнений внутрішніми мембранами, які утворюють різноманітні компартменти (ЕПР, апарат Гольджі, лізосоми, пероксисоми і вакуолі).
Розщеплення поживних речовин	
У цитозолі, часто за участю мезосом.	Лише частково у цитозолі, головна частина – у мітохондріях.
Синтез білка	
Проходить на вільних рибосомах.	Частина білків синтезується на вільних рибосомах у цитозолі, а частина – на рибосомах, прикріплених до поверхні шорсткого ЕПР.

(продовження)

Цитоскелет	
Відсутній.	Утворений білковими структурами – фібрилами і мікротрубочками.

Поверхня плазматичної мембрани прокариотів захищена клітинною стінкою. Це жорстка структура. Вона не тільки регулює обмін речовин між клітиною і навколишнім середовищем, але й виконує роль осмотичного бар'єру.

☑ Прокариотичну клітину, яка позбавлена клітинної стінки, називають протопластом.

Звичайно протопласти отримують штучно. В нормі клітинна стінка відсутня лише у мікоплазми й у деяких бактерій, які живуть в екстремальних умовах. Наприклад, L-форми бактерій втратили клітинну стінку внаслідок мутагенної дії лікарських препаратів. Бактерії роду *Halobacterium*, які живуть і розмножуються у концентрованому (гіпертонічному) сольовому середовищі, замість клітинної стінки мають мембрану, збагачену білком. За морфологічним критерієм бактерії поділяють на дві природні групи:

- грампозитивні (наприклад, *Streptococcus pneumoniae*, збудник пневмонії, та *Bacillus subtilis*, який розкладає мертву органіку у ґрунті);
- грамнегативні (наприклад, *Escherichia coli*, симбіонт кишечника людини, і *Salmonella typhi*, збудник черевного тифу).

Традиційно цей поділ склався залежно від кольору, який набувають клітини при фарбуванні мікропрепаратів, за методикою німецького лікаря і бактеріолога Х. Грама (1853 – 1938). Грампозитивні бактерії фарбуються у фіолетовий колір, а грамнегативні – у червоний. Розвиток мікроскопічних та біохімічних методів досліджень дозволив виявити, що здатність сприймати фарбування за Грамом залежить від будови клітинної стінки. Головним її компонентом є складний білково-вуглеводний полімер муреїн. Цей пептидоглікан має вигляд міцної двомірної сітки. Вона утворена великими полісахаридними ланцюгами, з'єднаними у

регулярну структуру за допомогою олігопептидів. У грампозитивних бактерій клітинна стінка утворена шаром муреїну товщиною приблизно 250 нм, що складає від 30 до 70% сухої маси оболонки. У грамнегативних бактерій клітинна стінка багатшарова. На шар муреїну товщиною біля 80 нм припадає не менш як 10% сухої маси оболонки. Крім того, клітина оточена ще двома мембранами. Вони містять ліпіди та полісахариди. Між цими оболонками існує вільний простір.

Типова бактерія містить біля 10^{-11} мг ДНК, що відповідає приблизно $5 \cdot 10^6$ пар нуклеотидів (біля 1 мм). Це складає лише одну тисячну долю вмісту ДНК у типовій клітині ссавців. Основна частина мікробної ДНК концентрується в єдиній замкнутій хромосомі. Ми настільки звикли до того, що у прокаріотів кільцева ДНК, що навіть важко уявити, що ця особливість їх геному була відкрита лише у 1956–57 рр. Зробили це відкриття американські дослідники Е. Вольман і Ф. Жакоб, які вивчали особливості успадкування при кон'югації бактеріальних клітин. Одночасно була відкрита біологічна роль особливих елементів спадковості — плазмід.

☑ Плазміда — це позахромосомний генетичний елемент клітини, здатний до самовідтворення. Цей фрагмент ДНК має кільцеву форму і довжину від 2 до 400 тис. пар нуклеотидів.

Назву для позахромосомного генетичного матеріалу запропонували у 1952 році американські дослідники Дж. Ледерберг з співавторами. У одній прокаріотичній клітині може бути близько десяти таких плазмід. Плазміди зустрічаються також у тих компартментах еукаріотичних клітин, які мають власний геном (мітохондріях, пластидах). Це ще один доказ симбіотичного походження мітохондрій.

Відповідно до функціональних особливостей, плазміди поділяють на такі основні типи:

- F-плазміди (фертильність або плодючість);
- R-плазміди (резистентність або стійкість до антибіотиків та сульфаніламідних препаратів);
- Col-плазміди (продукують коліцини або бактеріоцини);
- Ti-плазміди (викликають пухлини у вищих рослин).

Плазміди часто реплікуються разом з ДНК хазяїна, але вони не потрібні для виживання його клітини. Деякі вчені розглядають їх як своєрідних внутрішньоклітинних паразитів або симбіонтів, які побудовані більш примітивно, ніж віруси. Плазміди, переходячи з однієї клітини у іншу, починають інтенсивно розмножуватися. Саме завдяки переміщенню R-плазміди від однієї хвороботворної бактерії до іншої, вони набувають стійкості до дії лікарських препаратів. Це відбувається дуже швидко. Так, наприклад, у 1956 р. у Японії практично не було випадків дизентерії, які б не вилікувалися. Але вже у 1964 р. половина всіх бактеріальних штамів виявилася стійкою до високоефективних раніше антибіотиків. Висока здатність до самовідтворення, властива плазмідам, знайшла застосування у сучасних біотехнологіях. Методами генетичної інженерії у клітини-донора “вирізають” необхідний ген. Потім, за допомогою плазміди, його вводять у клітину-реципієнт. У результаті подібної тонкої операції бактеріальна клітина починає виробляти необхідний продукт у дуже великих кількостях. Таким чином можна не лише різко збільшити виробництво звичайних для даної клітини метаболітів, але і змусити їх виробляти навіть абсолютно невластиві речовини. Так “навчили” *E. coli* синтезувати білкову частину гемоглобіну кроля.

☑ Молекули ДНК, які складаються з фрагментів геному різних організмів, називаються рекомбінантними ДНК. Плазміди і віруси, які переносять фрагменти ДНК від одного організму до іншого, називаються векторами.

Довгий час вчені не розуміли, яким чином відбувається обмін генетичним матеріалом під час кон'югації. Лише розвиток електронної мікроскопії дозволив заглянути у “інтимне” життя мікробів. У 1957 р. П. Андерсон зумів отримати електронну мікрофотографію двох бактерій, з'єднаних кон'югаційним містком. Але лише у 1964 р. була виявлена природа таких містків. Вони отримали назву пілів або фімбій.

☑ Пілі — це спеціальні цитоплазматичні вирости, які з'єднують між собою прокаріотичні клітини. Вони властиві багатьом прокаріотам і утворені за допомогою специфічного білка піліну.

У одній клітині пілів може бути від 3 до декількох десятків. Серед еукаріотів пілі здатні утворювати лише дріжджі. Пілі бувають різного типу і можуть виконувати різноманітні функції. Одні з найцікавіших – F-пілі, які кодується відповідними плазмідами. Саме вони пов'язані зі “статевим” розмноженням бактерій (кон'югацією). Звичайно, говорити про справжній статевий процес у бактерій не доводиться.

У прокариотів співвідношення поверхні клітини до об'єму дуже велике. Це сприяє інтенсивному поглинанню поживних речовин з навколишнього середовища і швидкому росту мікробних культур. Головний тип розмноження бактерій – безстатевий. Материнська клітина ділиться на дві дочірні. Перед бінарним поділом відбувається реплікація єдиної хромосоми. У цьому процесі важливу роль відіграють мезосоми, які утримують геном у фіксованому положенні. Зростання чисельності мікробної популяції підкоряється певним закономірностям. Типовий графік залежності кількості мікробних клітин від часу в напівлогарифмічних координатах називається логарифмічною або експоненційною кривою росту. (рис. 3.4).

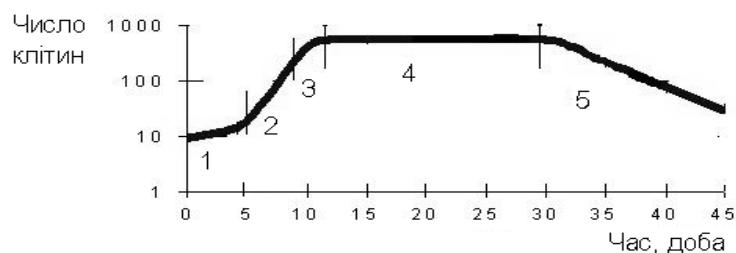


Рис. 3.4. Типова крива росту мікробної популяції

На кривій росту виділяють п'ять фаз, які відповідають особливостям розвитку і зміни чисельності популяції мікроорганізмів:

1. Фаза адаптації – заселення мікробами середовища і пристосування до його умов. На початку цієї фази чисельність мікробів може навіть зменшитися.

2. Фаза логарифмічного росту – чисельність популяції росте з максимальною швидкістю.

3. Фаза уповільнення росту – швидкість збільшення чисельності популяції падає.

4. Стаціонарна фаза – швидкість росту популяції дорівнює нулю, різко зростає конкуренція за кормові і територіальні ресурси.

5. Фаза відмирання – кількість мертвих клітин починає перевищувати кількість живих. Чисельність популяції поступово зменшується.

Розвиток популяції мікроорганізмів демонструє загальні закономірності зміни чисельності будь-якої популяції, яка заселяє новий ареал. Головними факторами, які регулюють чисельність популяції є внутрішньовидова та міжвидова конкуренція, наявність та доступність їжі, щільність популяції (кількість особин на одиницю площі або стеричний фактор).

Ріст мікроорганізмів залежить від умов зовнішнього середовища. В першу чергу, це температура, рН, доступність поживних речовин та іонів. Для облигатних аеробів необхідний кисень, а для облигатних анаеробів, навпаки, його зовсім не потрібно. В умовах штучного вирощування мікробів всі параметри середовища можна регулювати. Це дозволяє отримувати з мінімальними затратами максимальну біомасу та різноманітні мікробні продукти. На біотехнологічних підприємствах виробляють білково-вітамінні добавки до кормів для свійських тварин, різноманітні ферменти, вітаміни, незамінні амінокислоти. Продуктивність такого виробництва значною мірою залежить від знання закономірностей росту і розвитку мікробних популяцій.

Серед мікроорганізмів зустрічаються всі можливі комбінації стосовно кисню, джерел енергії і вуглецю (див. Розділ 1.4 “Перетворення енергії: мітохондрії і хлоропласти”). Найчисленнішою групою мікробів є хемогетеротрофи. Їх, у свою чергу, можна поділити на сапрофітів, симбіонтів і паразитів.

☑ Сапрофіти – це мікроорганізми, які добувають поживні речовини з неживих органічних залишків.

Сапрофіти виділяють ферменти в органічну речовину. Перетравлювання відбувається за межами організму. Утворені розчинні продукти всмоктуються і асимілюються у клітину. Сапрофітні бак-

терії й гриби складають екологічну групу редуцентів. Вони необхідні для розкладу речовин і кругообігу елементів у природі. Редуценти утворюють гумус і відіграють глобальну роль у біосфері.

☑ Симбіоз – це будь-яка форма тісного взаємозв'язку між двома живими організмами.

Це слово походить від грецького “symbiosis”, що означає “співіснування”. Всі випадки симбіозу можна поділити на три категорії:

- мутуалізм – взаємовигідний, позитивний симбіоз.
- синойкія і коменсалізм – симбіоз, вигідний лише для одного організму, без шкоди для іншого, односторонній позитивний симбіоз.
- паразитизм – антагоністичний, негативний для одного з партнерів симбіоз.

Зрозуміло, що між цими формами співіснування є перехідні форми. Крім того, досить часто, залежно від умов навколишнього середовища та фізіологічного стану одного з партнерів, взаємовідносини між видами можуть змінюватися.

Прикладами позитивного симбіозу може бути співіснування бульбочкових бактерій і бобових рослин. Бактерії поселяються на корінні бобових рослин, маючи захист і частину поживних речовин. Рослини отримують поживні речовини, адже ці мікроби – чи не єдина група живих істот, здатна перетворювати азот атмосфери у доступну мінеральну форму. Іншими прикладами позитивного симбіозу є мікробне населення шлунково-кишкового тракту. Кишкова мікрофлора отримує від організму-хазяїна захист, стабільні умови існування і поживні речовини. У відповідь на таку “турботу” мікроби приймають участь у травленні (жуйні та інші травоядні тварини), постачають гостинному господареві цінні речовини (вітаміни та інші).

Негативний симбіоз – паразитизм – також досить часто зустрічається серед мікроорганізмів. Людству здавна відомі численні інфекційні захворювання, збудниками яких є бактерії та інші мікроорганізми. Для боротьби з різноманітними мікробними інфекціями застосовують не лише лікувальні засоби, але і чис-

ленні засоби дезинфекції. Іноді простіше запобігти захворюванню, ніж потім його лікувати. Особливо важливими є засоби комунальної гігієни у великих населених пунктах. Так, показниками біологічної чистоти питної води є вміст у ній кишкової палички (*E. coli*). Рівень забруднення оцінюють за колі-титром і колі-індексом.

☑ Колі-титр – це найменша кількість води, у якій можна виявити хоча б одну особину кишкової палички.

☑ Колі-індекс – це кількість клітин кишкової палички, яку можна виявити у 1 літрі води.

Вода вважається придатною для пиття, коли її колі-титр знаходиться у межах 300–500, а колі-індекс не перевищує 2–3. Для досягнення цих параметрів використовують різноманітні методи дезинфекції та фільтрування.

Розділ 3.3

Основи мікології

Гриби є об'єктом вивчення спеціального розділу біології – мікології. Але традиційно склалося так, що особливості життєдіяльності і будови грибів вивчають також мікробіологи і ботаніки.

☑ Гриби – це своєрідні безхлорофільні гетеротрофні організми, які за будовою клітини відносять до еукаріотів.

Вони мають ряд ознак, які зближують їх з тваринами, і ряд особливостей, спільних з рослинами (рис. 3.5).

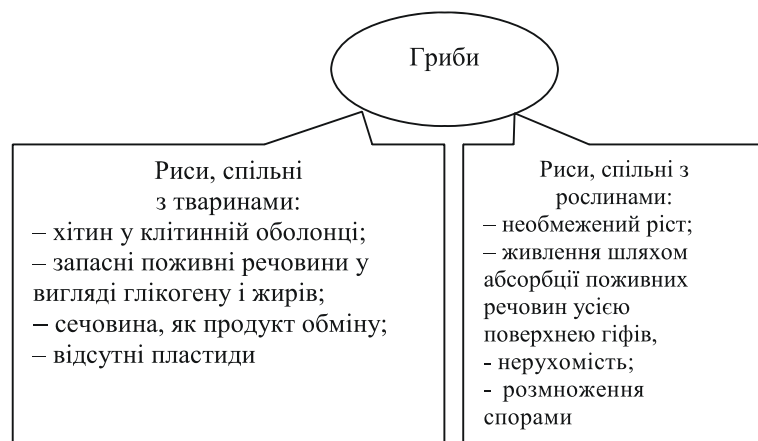


Рис. 3.5. Особливості грибів

Вважається, що вони мають багатокореневе походження – одні групи беруть початок від безбарвних джгутикових, а інші – від водоростей.

☑ Вегетативне тіло гриба називають міцелієм (грибницею). Воно складається з окремих ниток – гіфів.

У нижчих грибів гіфи не мають перегородок і являють собою мовби одну дуже розгалужену гігантську клітину. У вищих грибів вони розділені поперечними перегородками на окремі клітини.

Плазматична мембрана грибних клітин (гіфів), як і у рослин, оточена клітинною стінкою. Але лише у небагатьох нижчих грибів клітинна стінка складається з целюлози, у більшості вона створена з особливого полісахариду – хітину. До речі, саме з цього полімеру утворюються і зовнішні скелети комах та інших членистоногих. Хітин за своєю структурою близький до целюлози, але відрізняється від неї тим, що у молекулі глюкози одна з груп -ОН замінена на групу -NHCOCH₃. Перевагою хітинових стінок є більша, ніж у целюлози, стійкість до мікробів. Це важливо, тому що гриби надзвичайно щільно контактують з оточуючим середовищем. Вони мають дуже велике співвідношення поверхні до об'єму. Величезна поверхня міцелію забезпечує практично ідеальний контакт з навколишнім середовищем. Цей же контакт компенсує їх нерухомість. Гриби можуть знаходити живлення, поширюючи міцелій у середовищі. Деякі гриби здатні робити це надзвичайно швидко, утворюючи за добу більше кілометра нового міцелію. Крім хітину, до клітинних стінок грибів можуть входити також інші біополімери. Через непроникність клітинних оболонок, гриб не може проковтнути свою жертву. Він має розкласти її своїми ферментами, а потім всмоктати утворені продукти. Це нагадує позаклітинне травлення у тварин.

Людина вдало використовує властивість грибів виділяти у оточуюче середовище метаболіти. Наприклад, дріжджове бродіння у хлібопеченні та виноробстві або при синтезі антибіотиків для виготовлення ліків.

У цитоплазмі грибів знаходяться рибосоми, мітохондрії і ядра. Їх кількість може сягати від 1 до 20–30. Апарат Гольджі у грибних клітинах розвинутий слабо. У грибів відсутні пластиди. Поживні речовини відкладаються про запас у вигляді глікогену та жиру, крохмаль, на відміну від рослин, ніколи не утворюється.

☑ Нижчі гриби – це гриби, міцелій яких не має перегородок, або взагалі не утворюється.

☑ Вищі гриби – це гриби, міцелій яких складається з членистих гіфів, поділених перегородками.

Гриби – досить різноманітна група живих організмів, яким властиві всі види розмноження:

- вегетативне,
- безстатеве,
- статеве.

Вегетативне розмноження здійснюється частинами міцелію (мукор), брунькуванням (дріжджі), склероціями (ріжки), хламідоспорами (сажка).

☑ Склероції і хламідоспори — це клітини з товстими стінками, на які розпадаються гіфи.

Безстатеве розмноження проходить за допомогою спор. Це основний спосіб розмноження грибів. У нижчих грибів спори утворюються у спорангіях (зооспорангіях). У вищих грибів спори називаються конідіями і утворюються у конідієносцях.

Статевий процес (злиття клітин) у грибів досить різноманітний. Він пов'язаний з чергуванням гаплоїдних і диплоїдних поколінь.

У нижчих грибів, залежно від виду, зливаються:

- окремі клітини (кон'югація),
- окремі ділянки міцелію (контакт).

Статеві клітини нижчих грибів можуть бути однаковими або різними за розмірами (ізогамія або гетерогамія), нерухомими або рухомими (оогамія чи зигогамія). Після утворення, зигота завжди певний час знаходиться у стані спокою, а потім проростає у зооспору або коротку гіфу зі спорангієм. Перед проростанням зигота ділиться шляхом мейозу. Таким чином, головною життєвою формою більшості нижчих грибів є гаплоїдна. Диплоїдність властива лише зиготі.

У вищих грибів статевий процес відбувається у формі:

- злиття двох неспеціалізованих клітин з різних органів статевого розмноження (гаметангіогамія),
- злиття вегетативних клітин (соматогамія),
- запліднення жіночого статевого органу нерухливими чоловічими клітинами (сперматизація).

У будь-якому випадку ядра клітин зливаються не відразу. Деякий час існують дикаріони — клітини з двома ядрами. Потім вони зливаються, утворюючи диплоїдне ядро, яке ділиться шляхом мейозу. Утворені гаплоїдні ядра перетворюються на ядра спор ста-

тевого розмноження. Таким чином, у вищих грибів, як і у нижчих, диплоїдна частина життєвого циклу короткочасна, а гаплоїдна — це головна форма існування живого організму. Але для вищих грибів, на відміну від нижчих, характерна також відносно тривала дикаріонна форма. Звичайно, статеві спори утворюються у спеціальних утвореннях — асках (аскоміцети) або базидіях (базидіоміцети). Статеве спороношення звичайно завершує життєвий цикл вищих грибів.

До групи нижчих грибів належать:

- хітридіоміцети,
- ооміцети,
- зигоміцети.

Серед представників цих класів багато збудників захворювань рослин. Наприклад, синхітриум викликає рак картоплі. На пошкоджених бульбах утворюються горбкуваті пухлини. Бульби менші за розмірами і мають знижений вміст крохмалю. Ольпідій капустяний викликає “чорну ніжку” капусти. У пошкодженій розсади корінь і частина підсім'ядольного коліна мають чорну зморшувату поверхню. Вражені рослини не розвиваються. До нижчих грибів належить також гриб-паразит фітофтора. Це один з найбільш небезпечних шкідників пасльонових (картоплі, помідорів, перців, баклажанів). Зараження рослин відбувається через продиhi. Гіфи розростаються по міжклітинниках і за допомогою присосок потрапляють у клітини, спричинюючи їх відмирання. Кінці гіфів зі спорами виходять назовні через продиhi, що спричинює подальше зараження рослин. Крім того, зараження може відбутися через ґрунт і бульби. Боротьба з фітофторою дуже складна, адже клітини рослин виявляються більш чутливими до отрутохімікатів, ніж клітини гриба. Крім традиційних хімічних препаратів, екологи рекомендують заражати ґрунт триходермою. Цей гриб є природним конкурентом фітофтори, але він безпечний для рослин і людей. Серед нижчих грибів зустрічаються також сапрофітні форми. До них належить мукор або біла цвіль. Він оселяється на продуктах харчування, гної та інших органічних субстратах.

До вищих грибів відносяться:

- аскоміцети,
- базидіомицети,
- дейтеромицети.

☑ Аскоміцети або сумчасті гриби — це різноманітні за будовою організми з багатоклітинним гаплоїдним одно- або багатоядерним міцелієм.

Веgetативне розмноження цих грибів відбувається частинами міцелію, брунькуванням, склероціями. У більшості високоорганізованих аскоміцетів утворюються органи статевого розмноження, а злиття ядер дикаріонів і розвиток гаплоїдних клітин відбувається у спеціальних утвореннях — асках або сумках. У багатьох аскоміцетів сумки утворюються у плодових тілах.

До цієї групи вищих грибів відносяться дріжджі. Їх міцелій складається з окремих дрібних клітин або нестійких ланцюжків. За способом живлення це сапрофіти, які мешкають на цукристих субстратах. Ці особливості біології дріжджів здавна використовуються людиною. Наприклад, їх здатність у процесі метаболізму виділяти спирт та вуглекислий газ застосовується у хлібопеченні, виробництві спирту, вина, пива, квасу та кефіру. Сучасна біотехнологія за допомогою дріжджів з нафтопродуктів, природного газу та виробничих відходів отримує штучний білок. За добу 500 кг дріжджів виробляють до 80 кг білка, а добовий приріст маси у бичка такої ж ваги лише 500 г. Поки що мікробний білок непридатний для харчування людини. Він використовується для відгодівлі сільськогосподарських тварин та птахів.

До класу аскоміцетів відносяться також найперші, весняні, їстівні гриби наших лісів — зморшки і трюфелі. Зморшкуваті плоді тіла зморшків з'являються навесні на узліссі листяних лісів, а плоді тіла трюфелів розвиваються у ґрунті. Останні вважаються цінним делікатесним продуктом.

Серед аскоміцетів чисельною є група грибів, які паразитують на житі, пшениці, лучних та інших злаках. Одним із вагомих шкідників культурних злаків є клавіцепс пурпурний, відомий під назвою “ріжки”. Зараження відбувається спорами, що потрапля-

ють на зав'язі рослин за допомогою вітру чи комах. Міцелій розростається по всій рослині і на момент досягання злаків формує у колосі темно-фіолетовий ріжок — склероцій, які перезимовують і навесні проростають. Такий гриб-паразит виділяє отруйні речовини — токсини. Зерно з домішкою понад 0,5% склероціїв не можна ні споживати, ні згодувати тваринам. Вживання зерна, зараженого ріжками, спричинює важкі отруєння — епілептичні конвульсії (“зла корча”) та гангрену кінцівок (“антонів вогонь”). У середні віки такі отруєння мали масовий характер епідемій. Нині насіння обеззаражують хімічними препаратами, а ріжки вирощують штучно для отримання ліків.

Серед аскоміцетів є цільові гриби, зокрема представники родів пеніцил та аспергіл. Вони викликають псування продуктів харчування та кормів. Вживання таких продуктів може спричинити складні мікотоксикози (грибні отруєння). Наприклад, афлатоксини одного з видів аспергілу блокують біосинтез білка. Він може переходити з кормів у молоко корів. Споживання такого молока є причиною раку та цирозу печінки у дітей в тропічних країнах. Токсин цитреовиридин, який виробляють деякі види пеніцилів і аспергілів, інгібує біосинтез АТФ. Зараження рису цими цвільовими грибами призвело у 1908 році до смерті 10 тис. жителів Японії. Цвільові гриби стійкі до умов зберігання і приготування харчових продуктів. Враховуючи це, за даними Всесвітньої організації з охорони здоров'я, щорічно через ураження мікотоксинами вимушено знищується до 10% світового врожаю.

Цільові гриби відомі як продуценти багатьох речовин, у тому числі різноманітних ферментів і органічних кислот. Саме вони першими дали людству одне з найвидатніших досягнень ХХ ст. — антибіотики. Перший антибіотик — пеніцилін — був відкритий у 1928 р. британським дослідником О. Флемінгом з цвільового гриба пеніцилу. Сучасні методи селекції мікроорганізмів збільшили вихід пеніциліну, порівняно з диким штамом, у 10 тис. разів. Були відкриті й інші продуценти різноманітних антибіотиків. Нині відомо більше 3000 антибіотиків, які продукуються різними групами живих організмів. Крім того, значну кількість цих ліків отримано штучно. Виробництво антибіотиків

стало більш інтенсивним завдяки тому, що вчені навчилися збільшувати у клітинах мікроорганізмів кількість копій генів, які продукують ці речовини. У 1988 р. американський біохімік М. Хопвуд за допомогою методів генетичної інженерії з'єднав у одному організмі гени, які відповідали за продукування двох антибіотиків. Так був отриманий новий комплексний препарат. За останні 40 років застосування антибіотиків у медицині привело до практично повного зникнення смертельних епідемій і пандемій чуми, холери, тощо. Значно знизилася смертність від хірургічних втручань. Стали виліковними такі важкі, раніше смертельні, інфекції, як туберкульоз, менінгіт, сепсис, пневмонія та інші. Завдяки використанню антибіотиків навіть у слабо розвинутих країнах знизилася дитяча смертність та зросла тривалість життя. Широкого застосування набули антибіотики також у сільському господарстві та харчовій промисловості. Вони використовуються не лише для лікування тварин, але і для прискорення росту та розвитку молодняка, для консервування харчових продуктів.

☑ Базидіоміцети — це гриби, які мають багатоклітинний міцелій, у життєвому циклі їх домінує дикаріотична фаза, а гаплоїдна та диплоїдна фази дуже короткочасні.

Безстатеве розмноження спостерігається рідко. Статеві органи у базидіоміцетів відсутні. Статевий процес здійснюється шляхом злиття двох вегетативних клітин, внаслідок якого утворюється велика кількість базидіоспор у спеціальних виростах — базидіях. Вони утворюються здебільшого на плодкових тілах.

Саме до цього класу відносяться шапкові види, які ми звикли називати “грибами”. Залежно від того, як побудована спороносна частина плодового тіла, розрізняють гриби:

- пластинчасті (печериця, лисичка);
- трубчасті (білий гриб, маслюк).

Для деяких регіонів (наприклад, Центральне Полісся України), плодове тіла шапкових грибів — традиційний харчовий продукт. Незважаючи на те, що грибний білок погано засвоюється, гриби є добавкою до раціону, яка доповнює його білкову повноцінність. Звичайно шапкові гриби традиційно поділяють на

“їстівні” та “отруйні”. Цей поділ дуже умовний, але існує і загальноприйнятий у харчовій промисловості поділ лісових їстівних грибів на класи стосовно якості:

- до безумовно їстівних відносять білі гриби, підосичники, підберезники, маслюки, рижики, лисички, опеньки справжні та інші.
- до умовно їстівних — сиріожки, вовнянки, хрящі-молочники та інші.

Безумовно їстівні гриби переробляють звичайним способом, а споживання умовно їстівних грибів потребує застосування спеціальних кулінарних прийомів.

У їжу вживають близько 40 видів грибів. Деякі з них, наприклад, печериці, розводять у штучних умовах.

Неїстівні гриби містять дуже небезпечні токсини у високих концентраціях. Наприклад, бліда поганка виробляє 0,4 мг токсичного циклопептиду на 1 г маси гриба. Смертельна доза для людини становить 5 — 7 мг. Механізм токсичної дії цієї отрути полягає у інгібуванні еукаріотичної РНК-полімерази. Таким чином, токсини блідої поганки пригнічують синтез білка у клітинах на самому ранньому його етапі. Токсин мухомора діє подібно ацетилхоліновим медіаторам, які впливають на парасимпатичну нервову систему. Ось чому отруєння цим грибом спричинює різке зниження тиску крові, послаблення серцевих скорочень. У великих дозах таке отруєння може викликати кому і смерть.

Ще однією з особливостей біології грибів є їх здатність накопичувати у великих дозах деякі хімічні сполуки. До таких сполук належать і важкі метали та радіонукліди. Саме з надлишковим накопиченням важких металів плодовими тілами деяких їстівних грибів пов'язують часті випадки отруєння, особливо у промислових районах. У регіонах, забруднених радіонуклідами, гриби — це один з небезпечних харчових продуктів. Їх внесок у дозу внутрішнього опромінення людини може перевищувати 50%. Ось чому, збираючи гриби, потрібно бути дуже обережним і враховувати не лише біологічні особливості відомих вам грибів, але і екологічні умови, у яких вони ростуть.

Гриби досить своєрідні біологічні істоти. Вони відіграють велику роль у симбіотичних системах — мікоризі. Слово “мікориза” з латині перекладається як “грибокорінь”, воно повністю відображає як будову, так і функції цього своєрідного утворення.

☑ Мікоризою називають симбіотичне сполучення кінчиків коренів судинних рослин і гіфів гриба.

Завдяки цьому значно покращується живлення судинних рослин. Гіфи грибів у 100–1000 разів збільшують сисну поверхню коренів. Розрізняють такі види мікоризи:

- ектотрофна — гіфи грибів розташовані тільки ззовні кореня;
- екто-ендотрофна — гіфи частково проникають у клітини кореня;
- ендотрофна — гіфи живуть лише у клітинах кореня.

На корінні дерев мікоризу утворюють як вищі, так і нижчі гриби, а на корінні трав'янистих рослин — лише мікроскопічні гриби. Серед вищих базидіоміцетів, які утворюють мікоризу з деревами та чагарниками, багато цінних шапкових грибів (білий гриб, підберезник, підосичник, сирійжки).

Трутові гриби оселяються на деревах, пнях, на яких можна побачити їх тверді, багаторічні плодові тіла у вигляді копита. Значна кількість з них є паразитами, які живляться, розкладаючи деревину.

До базидіоміцетів відносять також іржасті та сажкові гриби, які є паразитами сільськогосподарських рослин, особливо злакових. Зараження угідь такими грибами-паразитами може нанести значних збитків господарству. Основними заходами боротьби з ними є виведення стійких сортів сільськогосподарських культур, проведення агротехнічних та хімічних фунгіцидних заходів.

☑ Дейтероміцети або незавершені гриби проходять життєвий цикл у гаплоїдній стадії без зміни ядерних фаз. У них не спостерігається статеве розмноження.

Вони дуже поширені у природі, це паразити і сапрофіти. Багато з них відноситься до цвільових — спричиняють пошкодження продуктів харчування.

Види роду фузаріум живуть сапрофітно у ґрунті або паразитують на рослинах, викликаючи фузаріози. Вони проявляються у тому,

що рослини (льон, бавовник, помідори, конюшина, горох, люцерна) в'януть внаслідок закупорювання судин гіфами. Але найбільш небезпечним є ураження фузаріозом зерна. Токсини цих грибів дуже активні (напівлетальна доза — 0,75–3,8 мг/кг), вони пригнічують біосинтез білка. Споживання ураженого зерна тваринами викликає некрози шкіри та слизових оболонок, сепсис, некроз нирок, кишечника, лімфатичних вузлів та кісткового мозку. У людей виникає некроз тканин шлунково-кишкового тракту та лейкопенія.

Гриби відіграють величезну роль у загальному кругообігу речовин у природі, розкладаючи та мінералізуючи органічні речовини. Особливо чітко ці функції простежуються в екосистемах з природним типом кругообігу речовин — у лісах. Біогеоценотична роль грибів у лісах надзвичайно велика. За трофічними зв'язками і способом живлення гриби об'єднуються у групи. У лісових екосистемах найпоширенішими групами є симбіотрофи, сапрофіти і ксилотрофи.

☑ Симбіотрофи (мікоризоутворювачі) — гриби, які утворюють мікоризу з корінням вищих рослин.

☑ Сапрофіти — гриби, які мають міцелій, що поширюється у лісовій підстилці або у гумусовому горизонті мінеральної частини ґрунту.

Ці гриби відіграють значну роль у мінералізації опаду і утворенні гумусу. З істівних до цієї групи відноситься лисичка справжня та види роду гнойовиків.

☑ Ксилотрофи (дереворуйнівні гриби) — включають як паразитичні та сапрофітні види грибів.

Звичайно руйнування деревини розпочинають паразити, а завершують сапрофіти. Наприклад, опеньок осінній і трутовики.

Головний населений грибами ярус — лісова підстилка. Утворення підстилок — це наслідок особливостей будови лісового рослинного угруповання. На відміну від степових трав'янистих угруповань, де основну частину біомаси складають корені, ліс накопичує величезну біомасу у надземній частині. Таким чином, значна частина органічного опаду залишається на поверхні ґрунту. У цьому випадку головним фактором мінералізації стає життєдіяльність ґрунтової мікрофлори, особливо грибів. У змішаних лісах

помірного поясу частка міцелію становить близько 20 % загальної біомаси. Максимальна біомаса міцелію — у соснових лісах (в середньому 29 центнерів на гектар), дещо менша — у широколистяних. Біомаса міцелію у тропічних та субтропічних лісах значно перевищує таку для лісів помірного поясу. Це забезпечує високий темп мінералізації органічної речовини, яка, досить часто, закінчується за один — два вегетативних періоди. Ось чому ґрунт у тропічних лісах дуже родючий, але надзвичайно нестійкий. Враховуючи те, що саме ці ліси є основним виробником кисню на Землі, їх вирубування для сільськогосподарських цілей не лише нераціональне, але і загрожує загальнопланетарною екологічною катастрофою.

Розділ 3.4

Основи ботаніки

Рослини — невід’ємний компонент будь-якої екологічної системи. Розвиток життя на Землі відбувався шляхом використання зовнішнього джерела енергії — сонячного випромінювання. Саме рослини стали тією ланкою, яка з’єднала це джерело з живими істотами. У процесі фотосинтезу рослини акумулюють сонячну енергію у вигляді різноманітних хімічних зв’язків, утворюючи органічні сполуки (вуглеводи) і кисень.

Ботаніка, як окрема наука, сформувалася однією з перших серед біологічних наук. Саме світ рослин був найбільш доступним джерелом харчування та місцем схованки для прадавньої людини. Життя серед рослин вимагало знань їх корисних і шкідливих властивостей.

☑ Ботаніка — це наука про рослини, яка вивчає зовнішню і внутрішню будову, процеси життєдіяльності, класифікацію, закономірності розподілу рослин на Землі, структуру рослинних угруповань, взаємозв’язок рослин з довкіллям, викопні рослини попередніх геологічних епох.

Сучасна ботаніка — це багатогалузева біологічна наука. Окремі питання та напрямки досліджень розглядаються відповідними розділами ботаніки (рис. 3.7). Геоботаніка та систематика вносять значний вклад у збереження видового різноманіття головних продуцентів планети. Палеоботаніка вивчає викопні рештки рослин, вносячи вклад у розуміння геологічної історії Землі. Фізіологія та біохімія рослин дала можливість проникнути у тонкощі процесу фотосинтезу та обміну речовин. З рослинами пов’язують новий етап у розвитку біотехнології. Вже зараз з рослин отримують 25% фармацевтичних препаратів. Саме завдяки біотехнології намагаються підвищити вихід цінних продуктів рослинного походження. Спеціалісти з генетичної інженерії надають відомим рослинам небачені властивості, створюють нові види і форми.



Рис. 3.7 Структура сучасної ботаніки

Анатомічна і морфологічна будова рослин

Розвиток ботаніки тісно пов'язаний з вивченням зовнішньої будови рослин і їх властивостей. Дослідження морфологічних і структурних особливостей було використано при побудові класифікаційних схем рослин і дало можливість з'ясувати основні шляхи його еволюційного розвитку. Винайдення мікроскопа сприяло появі науки анатомії рослин, яка вивчає клітинну будову тканин та тканинну будову органів рослин.

Тіло вищих рослин складається з окремих органів, які відрізняються як морфологічною будовою, так і тканинною організацією. У вищих рослин розрізняють вегетативні і генеративні органи.

☑ Вегетативні органи виконують основні метаболічні функції рослин, забезпечуючи їх життєдіяльність.

До вегетативних органів відноситься корінь і пагін, який складається із стебла і листків.

☑ Генеративні органи відповідають за статеве розмноження. Наприклад: шишка, квітка.

Рослинні тканини

Рослинні тканини, як і тваринні, утворені групами споріднених за походженням і будовою клітин, об'єднаних виконанням спільних функцій. Але вони мають деякі специфічні особливості. Рослинні клітини, крім плазматичної мембрани, оточені малопроникною жорсткою целюлозною оболонкою. До складу клітинної оболонки крім целюлози (клітковини) входять також інші полісахариди (пектини, геміцелюлоза та лігнін). Вони додають міцності тканинам рослин. Наприклад, вміст лігніну пропорційний ступеню здерев'яніння органу рослини. При цьому, клітинна стінка заважає об'єднанню клітин у функціональне ціле – тканину. Тому для взаємозв'язків між клітинами у рослинних тканинах існують спеціальні пристосування – плазмодесми.

☑ Плазмодесми – це спеціальні мембранні тяжі, які проходять через отвори у клітинній стінці, завдяки яким відбувається сполучення рослинних клітин одна з одною.

У рослин виділяють такі типи тканин:

- твірні (меристема);
- покривні (епідермальні);
- основні і механічні (паренхіма);
- провідні (флоема і ксилема);
- видільні (секреторні).

☑ Меристема представлена невеликими клітинами з тонкими стінками і великими ядрами, у яких майже відсутні центральні вакуолі. Головна функція цих клітин – поділ та ріст.

Клітини меристеми дають початок всім іншим тканинам рослини. Повністю з меристеми утворений зародок. Залежно від розташування меристеми поділяють на такі типи:

- верхівкова (апикальна), розташована на верхівці стебла (конус наростання) та кореня (ділянка ділення), що забезпечує ріст рослини у висоту чи глибину;

- бічна (латеральна), розташована всередині кореня або стебла, що сприяє росту рослини у товщину;
- вставну (інтеркалярну), розташовану у міжвузлях пагонів, листків тощо;

За походженням твірні тканини бувають первинними і вторинними.

Первинна меристема зумовлює розвиток проростка і первинний ріст органів. Вторинна меристема виникає з первинної. До неї належить камбій, який забезпечує ріст стебла і кореня у товщину.

☑ Покривна тканина утворена клітинами, які мають товсті стінки і щільно розташовані. Функція — захист внутрішніх тканин рослини від висихання, випаровування, охолодження, механічного пошкодження, а також газообмін (продихові клітини) і всмоктування води.

До цього типу відносяться епідерміс (шкірочка), пробка і корок (багатошарова мертва тканина). Живі клітини шкірки одним шаром вкривають тканину або орган. Клітини цих тканин можуть виділяти на поверхню особливі хімічні сполуки (кутикула листка, суберин пробки) або утворювати волоски. Покривна тканина кореня має спеціальні вирости (кореневі волоски), які збільшують поверхню всмоктування.

☑ Основна тканина або паренхіма створює основу органів, заповнюючи простір між провідними та механічними тканинами і виконує різні функції, в залежності від яких поділяється на асиміляційну (хлорофілоносні клітини — фотосинтезуючі), запасуючу і повітроносну (аеренхіму), міжклітинники якої заповнюються повітрям.

☑ Механічна тканина складається з мертвих клітин з потовщеними оболонками. Більшість клітин мають форму довгих волокон (зокрема, луб'яні волокна). Коленхіма (потовщені кути клітинних стінок) забезпечує опору для стебла і черешків листя. Клітини склеренхіми (потовщені клітинна стінка) забезпечують механічну міцність

☑ Провідна тканина (транспортна) представлена клітинами, які забезпечують рух води та розчинних у ній речовин по вегетативних органах рослини.

До її складу входять:

- судини (трахеї) — довгі трубки, утворені мертвими клітинами із здерев'янілими стінками, по яких відбувається висхідна течія води від коренів до надземних частин рослини;
- трахеїди — видовжені мертві клітини із нерівномірно здерев'янілими стінками, які утворюють суцільний ланцюг, що транспортує речовини вгору від кореня.
- ситоподібні трубки — вертикальний ряд живих клітин (члеників), у яких поперечні перетинки з великою кількістю пор, через які відбувається низхідна течія органічних речовин від листків до інших органів рослини.

Для здійснення руху органічних і мінеральних речовин у рослинах формуються провідні пучки.

☑ Провідні пучки — це комплекси провідних клітин і волокон механічної тканини.

Основними частинами пучків є два компоненти — ксилема (деревина) і флоема (луб).

Їх порівняльна характеристика наведена у табл. 3.4

Розрізняють чотири типи провідних пучків, які певним чином відображають еволюцію провідних тканин у рослин:

- прості — складаються з однорідних елементів або лише з трахеїд, або лише з ситоподібних трубок. Найпримітивніший тип провідних пучків;
- спільні — складаються з судин, трахеїд і ситоподібних трубок;
- складні — крім провідних елементів, містять також паренхіму.
- судинно-волокнисті — складаються з елементів складного пучка, оточеного механічною тканиною. Характеризуються найбільшою міцністю.

☑ Пучки, у яких між ксилемою і флоемою є камбій, називають відкритими, якщо ж камбію немає, то пучки називають закритими.

Завдяки діяльності камбію утворюються нові елементи ксилеми і флоеми, ось чому відкриті пучки, на відміну від закритих, розростаються. Відкриті провідні пучки властиві голонасінним і дводольним квітковим рослинам, закриті — однодольним.

Таблиця 3. 4

Основні компоненти провідних пучків

Властивості	Ксилема	Флоема
Склад	Трахеїди, судини, паренхімні клітини, волокна	Ситоподібні трубки, клітини-супутники, паренхімні клітини, волокна, склереїди.
Функції	Рухається вода і мінеральні солі, служить опорою органам рослини.	Рухаються органічні речовини, механічна функція відсутня.
Особливості будови	Трахеїди – мертві, пусті, одиночні лігніфіковані веретеноподібні клітини.	Ситоподібні трубки – сполучення у вигляді трубки живих клітин, які з'єднуються ситоподібними пластинками. Не мають ядра, тому не здатні синтезувати ферменти і ділитися.
	Судини – сполучення у вигляді трубки з мертвих пустих клітин.	Клітини-супутники знаходяться поряд з ситоподібними трубками, утворюючи спільну функціональну одиницю. Мають високоактивну цитоплазму.
	Дерев'яниста паренхіма і волокна – утворюють деревину і надають механічну міцність.	Луб'яна паренхіма і луб'яні волокна, склереїди – утворюють луб і надають механічну міцність

☑ Видільна або секреторна тканина виконує різноманітні функції залежно від секрету, що виділяється.

Вона може утворювати смолисті та ефіроолійні ходи, залози, волоски залоз, нектарники. Видільна тканина може мати такі функції:

- захист;
- участь у запиленні;
- видалення продуктів обміну.

Функція захисту проявляється у тому, що смола, що виділяється сприяє заживанню стебла та перешкоджає проникненню через пошкодження збудникам захворювань та інших шкідливим факторам. Запиленню сприяє виділення у квітці пахучих та цукристих речовин. Прикладом видалення продуктів обміну може бути кристалізація у деяких рослин щавлевої кислоти.

Вегетативні органи

Вегетативні органи утворюють підземну і надземну частини рослини. Морфологічна і анатомічна будова вегетативних органів пристосована до виконання властивих їм функцій.

☑ Корінь – це вегетативний осьовий орган рослини з необмеженим ростом, який розвивається переважно у ґрунті. Основні функції кореня:

- закріплення рослин у ґрунті;
- поглинання і транспортування води і розчинних у ній мінеральних речовин;
- первинний синтез органічних речовин;
- виділення в ґрунт продуктів обміну речовин;
- вегетативне розмноження.

При проростанні корінь з'являється першим внаслідок розвитку зародкового корінця. Залежно від походження розрізняють такі види коренів:

- головний корінь – утворюється лише із зародкового корінця;
- бічні корені – осі вторинного і наступних порядків галуження, ростуть від головного кореня;
- додаткові корені – ростуть від стебла і листка або їх видозмін.

☑ Коренева система – це сукупність усіх коренів рослини.

За формою розрізняють три типи кореневих систем:

- стрижневу – яка має добре виражений головний корінь, що займає у ґрунті вертикальне положення;
- мичкувату – що складається із значної кількості майже однакових додаткових коренів, які ростуть пучком від основи стебла;
- змішана – з різними видами коренів.

При стрижневій кореневій системі від головного кореня відходять бічні корені. Вони розташовуються у ґрунті радіально. Стрижнева коренева система типова для дводольних покритонасінних і для голонасінних рослин.

Мичкувата коренева система типова для однодольних покритонасінних рослин. Вона формується під час куціння, при цьому на підземній частині рослини утворюється вузол куціння, від якого розвиваються додаткові пагони і численні додаткові корені.

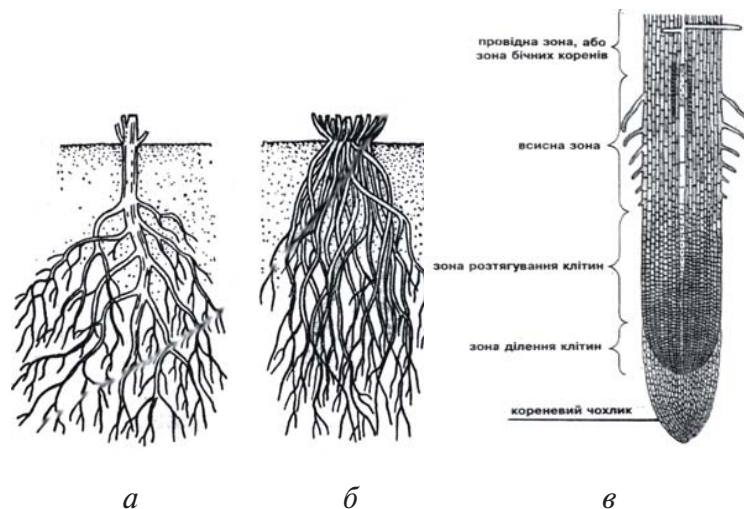


Рис. 3.8 Типи корневих систем (а – стрижнева, б – мичкувата) та внутрішня будова кореня (в).

Змішана коренева система властива здебільшого багаторічним трав'янистим і деревним рослинам із відділу покритонасінних.

Відмінності між основними типами кореневої системи спостерігаються вже при проростанні насіння. Морфологія кореня, глибина і ширина залягання кореневої системи залежать від виду рослин, умов їх існування, методів штучного впливу на їх ріст.

За об'ємом коренева система завжди більша, ніж наземна фітомаса.

Корінь, як і інші органи рослини, має клітинну будову. Головні, бічні і додаткові корені на поздовжньому розрізі подібні.

☑ Різні ділянки кореня, які складаються з неоднакових клітин, утворюють зони кореня.

На поздовжньому розрізі кореня виділяють такі зони (рис. 3.8):

- зона поділу з кореневим чохликом;
- зона росту;
- всисна зона;
- провідна зона.

Зону поділу утворюють клітини верхівкової меристеми. Кінчик кореня захищений кореневим чохликом. Пошкодження клітин чохлика сприяє проникненню кореня між частинами ґрунту. Зона росту, яка міститься вище зони поділу, містить клітини, які практично не діляться, а інтенсивно ростуть, вступаючи у фазу диференціації. У всисній зоні клітини покривної тканини утворюють бічні вирости – кореневі волоски. Вони збільшують всисну поверхню кореня. Тривалість життя окремого волоска – 15–20 днів. В міру росту всисна зона пересувається вниз і завжди розташована поблизу кінчика кореня. Провідна зона, по якій рухаються поживні речовини, тягнеться від всисної зони аж до кореневої шийки і становить більшу частину кореня.

☑ Пагінь – це комплексний осьовий вегетативний орган рослини, який складається зі стебла і розташованих на ньому листків і бруньок.

Стебло як осьова частина пагона здійснює багато функцій:

- зв'язок всіх частин рослини;
- збільшення поверхні за рахунок галуження;
- розміщення листків і бруньок;
- транспортування води з розчинними мінеральними та органічними речовинами;
- вегетативне розмноження;
- фотосинтез (трав'янисті);
- запас поживних речовин.

Всі складові пагона розвиваються із бруньок, які поділяють на вегетативні та генеративні (рис. 3.9). За розташуванням виділяють верхівкові та бічні бруньки.

☑ Частина рослини, яка складається з апікальної меристеми і за рахунок якої відбувається ріст стебла, називається конусом наростання або точкою росту. Це важлива і найактивніша частина рослини.

У перших листостеблових рослин (мохів та папоротеподібних) конус наростання складається лише з однієї ініціальної пірамідальної клітини. У квіткових та голонасінних це конус з округлою верхівкою, створений групою клітин, розташований у основі бруньки.

За конусом наростання розташована відносно довга (10 мм) зона поділу. Всі клітини проходять стадію розтягання, після чого починається їх спеціалізація. Безпосереднім продовженням меристеми є формування прокамбію за межами зони розтягання. Клітини прокамбію здатні до поділу лише у горизонтальній площині. Там, де розвивається прокамбіальний тяж, можна спостерігати всі стадії розвитку тканин стебла.

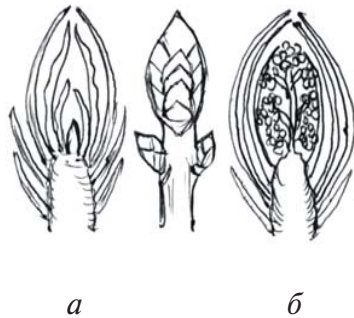


Рис. 3.9 Брунька — зачатковий пагінь:
а — вегетативна брунька, б — генеративна (квіткова).

У голонасінних і дводольних прокамбій перетворюється у вторинну меристему — камбій. З прокамбію утворюються нова твірна тканина — пучковий камбій. Вона дає початок вторинній ксилемі і флоемі. Цей приріст відбувається протягом вегетативного періоду, а взимку зупиняється. Так утворюються річні кільця у багаторічних дерев'янистих рослин. У трав'янистих дводольних рослин посилено розвиваються паренхімні клітини. Механічні тканини закладаються переважно на поверхневих шарах кори у вигляді колєнхіми або тяжів склеренхімних (луб'яних) волокон.

У однодольних весь прокамбій використовується на утворення провідних елементів. Їх закриті провідні пучки не мають камбію. Це призводить до відсутності справжнього вторинного приросту. Провідні пучки розташовані по всьому поперечному розрізі стебла і густо переплетені у міжвузлях. Стебло однодольних не диференціюється на кору і осьовий циліндр.

Серцевина займає центральну частину стебла і складається з однорідних паренхімних клітин з міжклітинниками. Оболонки таких клітин рідко дерев'яніють. Іноді тут групами трапляються кам'яністі клітини. Вже у кінці першого періоду вегетації у багатьох рослин ці клітини відмирають, а клітинна порожнина заповнюється повітрям. Коли вони відмирають одночасно, серцевину називають однорідною (бузина). У дуба, берези серцевина складається з живих і мертвих клітин — різнорідна. У деяких багаторічників серцевина служить для відкладання поживних речовин. Стебло однодольних часто має центральну пустоту — соломина.

Залежно від ступеня здерев'яніння стебла, його морфологічних та анатомічних ознак, виділяють різні життєві форми рослин:

- дерев'яністі рослини (дерева, кущі, кущики);
- напівдерев'яністі рослини (напівкущі, напівкущики);
- трав'яністі рослини.

Кожна з цих груп рослин формує відповідний ярус у лісових екосистемах і характеризується відповідними екологічними функціями і ознаками.

☑ Деревя — це одноствовбурні дерев'яністі рослини, розгалуження яких починається високо над поверхнею землі.

Дерева утворюють основу даного рослинного угруповання та підріст. Вони мають велику тривалість життя — десятки, а іноді, і сотні років.

☑ Кущі — багатостовбурні рослини, розгалуження яких починається з основи. У кущиків головна вісь швидко відмирає і заміщується бічними.

Кущі входять до складу підліску, а кущики — живого надґрунтового покриття. Перші мають висоту від 1 до 6 метрів, а другі — не більше 50 см. Тривалість життя рослин цих форм — 10–25 років.

☑ У трав'янистих рослин стебло не дерев'яніє.

За морфологічними ознаками трави — дуже різноманітна група. Вони — головний компонент живого надґрунтового покриття. Надзвичайно велике видове розмаїття трав'янистих рослин характерне для лучних та степових фітоценозів. Серед цієї групи зустрічаються як однорічні, дворічні, так і багаторічні форми. Більшість багаторічних трав після цвітіння і плодоношення втрачають усі надземні пагоны. На підземних пагонах формуються зимуючі бруньки.

У процесі розвитку корінь і пагін рослин проходять стадії утворення первинної та вторинної структури.

☑ Первинні структури – це найбільш необхідні й прості за будовою частини рослин.

Первинна структура вегетативних органів утворена епідермою, первинною корою, ендодермою і осьовим циліндром (первинна ксилема і флоема).

☑ Вторинні структури утворюються пізніше, вони більш складні за будовою.

Вторинні структури – це камбій, луб і вторинна флоема і ксилема. У процесі свого розвитку вторинні структури витісняють первинні на периферію стебла і кореня.

Пагін забезпечує розташування листків для здійснення важливих життєвих функцій.

☑ Листок – це орган, у якому відбуваються найголовніші процеси рослин:

- Фотосинтез;
- газообмін;
- транспірація,
- запас поживних речовин;
- вегетативне розмноження.

На відміну від осьових органів (стебла і кореня), листок має двосторонню симетрію і обмежений верхівковий ріст (здатність до наростання основою). Основною частиною є листкова пластинка, яка кріпиться до стебла за допомогою черешка або основою (сидячий листок). Біля основи листка можуть бути різної форми придатки – прилистки.

☑ Вузол – це місце прикріплення листків до стебла, а міжвузля – відстань між сусідніми вузлами.

Якщо міжвузля довгі, то пагін називають видовженим, а короткі – вкороченим. Плодові дерева та кущі утворюють обидва типи пагонів. На вкорочених пагонах розвиваються плоди, а видовжені пагони безплідні. У випадку дуже короткого міжвузля утворюється прикоренева розетка з листя, як, наприклад, у кульбаби або моркви. Звичайно пагін має кілька вузлів і міжвузлів, які закономірно повторюються.

Листя на пагонах розташовані у певному порядку. Залежно від цього розрізняють листкорозміщення (рис. 3.10):

- спіральне або почергове (жито, пшениця, гречка, яблуня);
- супротивне (характерне для багатьох рослин, наприклад, бузок);
- кільчасте (вороняче око, підмаренник, хвощ).

Листкорозміщення має велике екологічне значення. Воно забезпечує максимальну освітленість листкових пластинок – листову мозаїку. У 1904 р. В. Р. Зелінський встановив, що у будові листків однієї і тієї ж рослини є певні відмінності, які визначаються ярусним розміщенням їх на пагоні. Листки вищого ярусу відрізняються від листків нижчого ярусу:

- кращим розвитком сітки провідних пучків;
- більшою кількістю продихів на одиницю поверхні;
- дужче розвиненою стовбчастою хлоренхімою;
- більш дрібними клітинами.

Неоднакова будова листків різних ярусів – це пристосування до різних умов фізіологічної діяльності рослини. Вона пояснюється їх формуванням та розвитком в умовах різного водозабезпечення ярусів стебла.

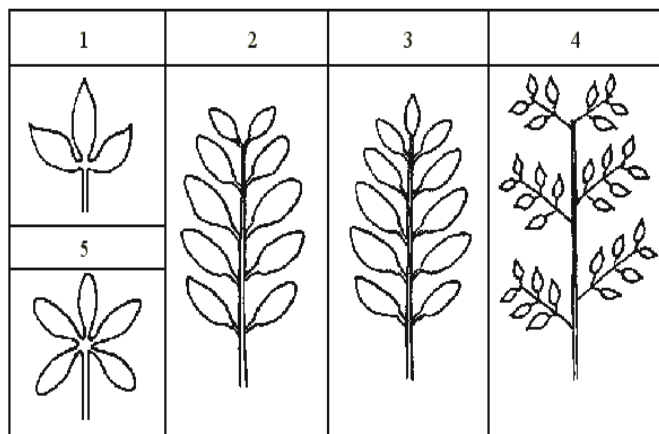


Рис. 3.10 Листкорозміщення на стеблі:
а – почергове, б – супротивне, в – кільчасте.

Залежно від кількості листкових пластинок, листки бувають:

- простими – з однією листковою пластинкою;
- складними – утворені декількома листковими пластинами.

Складні листки бувають (рис. 3.11) перистоскладними (малина) і пальчастоскладними (каштан). При парній кількості листків вони називаються парноперистими (жовта акація), а при непарній — непарноперистими (біла акація). Досить поширені також трійчасті листки (конюшина, суниця).



- 1. Трійчастий
- 2. Парноперистий
- 3. Непарно перистий
- 4. Двояко перистий
- 5. Пальчастий

Рис. 3.11. Класифікація складних листків

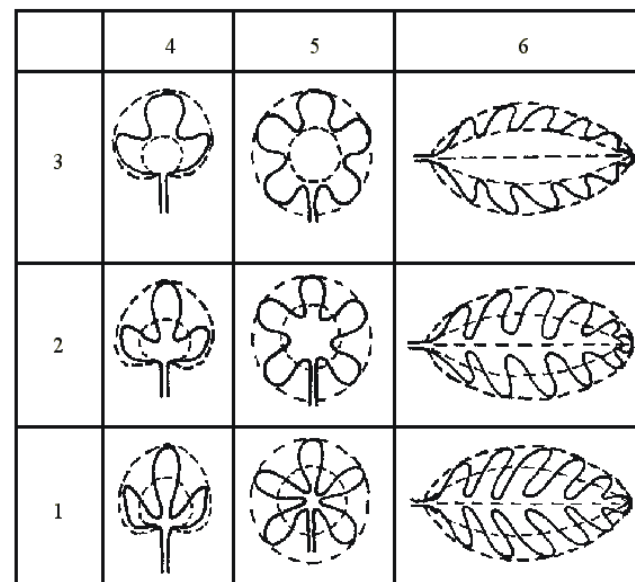
Прості листки характерні для всіх трав'янистих рослин і для більшості дерев і кущів. Вони дуже різноманітні за зовнішнім виглядом. Прості листки за формою і обрисом листкової пластинки, поділяють на:

- округлі;
- овальні;
- яйцеподібні;
- ланцетоподібні;
- лінійні тощо.

Залежно від розчленування пластинки, листки бувають:

- лопатеві (виїмка становить не більше 1/4 ширини пластинки);

- роздільні (виїмка не більше 1/3);
 - розсічені (виїмка досягає головної жилки).
- За характером розташування виїмок листки бувають (рис. 3.12):
- пальчатолопатеві (плющ);
 - перистолопатеві (дуб);
 - пальчатороздільні (виноград);
 - перистороздільні (кульбаба);
 - пальчаторозсічені (коноплі);
 - перисторозсічені (редька).



- 1. Розсічений
- 2. Розділений
- 3. Лопатевий
- 4. Трійчасто—(розсічений, розділений, лопатевий)
- 5. Пальчато—(розсічений, розділений, лопатевий)
- 6. Перисто—(розсічений, розділений, лопатевий)

Рис. 3.12. Класифікація простих листків з виїмчастою листовою пластинкою

За формою основи листки поділяють на:

- клиноподібні;
- серцеподібні;
- списоподібні;
- стрілоподібні.

За формою верхівки – тупі, гострі, загострені. Листкова пластинка може бути:

- цілокраєю (бузок);
- пилчастою (яблуня);
- зубчастою (кропива);
- городчастою (пеларгонія);
- виїмчастою (лобода).

Листок розвивається з листкових горбочків, що утворюються в основі конусу наростання. Основні риси і головна структура листків виявляються ще тоді, коли вони перебувають у бруньках. Листки, які розпускаються навесні, закладаються ще у попередньому вегетативному періоді. Так, у липи цей процес відбувається ще у травні. У черемхи він розпочинається на початку липня, а закінчується у жовтні.

У листка розрізняють:

- покривні тканини;
- асиміляційні тканини;
- провідні тканини.

Шкірка (епідерміс) покриває листок протягом усього життя. Її клітини щільно прилягають одна до одної, захищаючи рослину від висушування, механічних пошкоджень та інфекцій. Епідермальні клітини, як правило, не містять хлорофілу. Проникність епідермісу для газів забезпечують продихи. Крім того, вони відіграють головну роль у газообміні.

☑ Продихи – спеціалізовані клітини епідермісу листка, через яку проходить газообмін з довкіллям і випаровування води, що, у свою чергу, приводить до висхідного руху речовин у рослині.

Продихові щілини становлять від 15 до 25% об'єму листка. Загальна поверхня клітин, які можуть вбирати вуглекислий газ, майже у 20 разів більша, ніж поверхня листка. Регуляція величини

ни продихів відбувається за рахунок роботи особливих замикаючих та навколопродихових клітин, які містять хлорофіл і здатні міняти свій об'єм.

М'якуш листка утворений асиміляційною тканиною, яка складається з паренхімних клітин з тонкою оболонкою (хлоренхіми). Ці клітини містять велику кількість хлоропластів. Хлоренхіму поділяють на верхню (стовбчасту) та нижню (губчасту).

Стовбчаста хлоренхіма утворена видовженими циліндричними клітинами, які щільно прилягають одна до одної. Стовбчаста хлоренхіма може мати один або декілька шарів. Це залежить від умов освітлення. Хлоропласти розташовуються так, щоб забезпечити максимальне проникнення сонячного світла. Саме у цій частині листка відбувається основний фотосинтез. Клітини губчастої хлоренхіми мають неправильну форму і містять менше хлоропластів. Вони розташовані на нижній частині листка. Це також багат шарова структура. Головна функція губчастої хлоренхіми не фотосинтез, а газообмін і транспірація (випаровування води). Верхній шар губчастої тканини містить спеціалізовані збиральні клітини, які мають форму лійок. У ці клітини надходять органічні речовини, утворені в процесі фотосинтезу у стовбчастій хлоренхімі.

М'якоть листка пронизана густою сіткою жилок, до складу яких входять судинно-волокнисті пучки, які продовжуються із стебла. Жилки виконують механічну роль ("скелет" листка) та провідну. Розташування жилок на листковій пластинці є важливою систематичною ознакою. Розрізняють три основних типи жилкування:

- сітчасте (пірчастосітчасте, пальчатосітчасте);
- паралельне;
- дуговидне.

Сітчасте жилкування характерне для дводольних рослин, паралельне і дуговидне – однодольним.

Дихотомічне жилкування характерне для древньої групи, до якої належить гінкго дволопатево. У мохоподібних, плауноподібних і деяких хвойних листову пластинку пронизує лише один провідний пучок. Таке жилкування називається простим.

Метаморфози пагона та кореня

У процесі еволюційного розвитку вегетативні органи деяких рослин видозмінилися..

☑ Видозміни вегетативних органів рослин як пристосування до виконання додаткових функцій за певних умов зовнішнього середовища називаються метаморфозами.

Метаморфози (від грецьк. *metamorphosis* – перетворення) можуть утворюватися з різних вегетативних органів – стебла, листя, цілого пагона, кореня. Метаморфозами стебла є колючки (у терену, гледичії, груші), вусики (у винограду, гарбузових та інших). Метаморфозами листя є лусочки, колючки у барбарису і кактусів, вусики у гороху, тощо. У білої акації колючки – це видозмінені прилистки. Оригінальні видозмінені листки у комахоїдних рослин створюють ловильні апарати (росичка, ловимуха, непентес). Метаморфозовані пагони найчастіше пов'язані з запасанням рослиною поживних речовин. Це можуть бути пристосування до несприятливих умов зовнішнього середовища або до вегетативного розмноження. У першому випадку рослини називаються геофітами.

☑ Геофіти – рослини, які переносять несприятливі умови середовища у вигляді кореневищ, цибулин, клубнів, клубнецибулин, заглиблених у ґрунт.

Найбільш типовими видозмінами пагону є:

- кореневище;
- бульба;
- цибулина.

☑ Кореневище – це видозмінений пагін з лускатими листками і бруньками.

Листки у кореневищі втратили здатність до фотосинтезу, вони частково редуковані. Кореневище найчастіше знаходиться у ґрунті, тому його іноді плутають з коренем. Від кореня кореневище відрізняється наявністю листків і бруньок та відсутністю кореневого чохла. За формою кореневище може бути довгим і тонким (наприклад, пирій, осока), або коротким і товстим (наприклад, півники, щавель). Щорічно з верхівкової бруньки виростає новий пагін.

☑ Бульба – це потовщені, здуті, м'ясисті пагони з редукованими листками.

У пазухах бульб містяться бруньки, які називаються вічками. Бульби також часто знаходяться у ґрунті (наприклад, картопля). Вони містять запас поживних речовин.

☑ Цибулина складається з вкороченого стебла (денця), на якому розвиваються потовщені, тісно зближені листки і додаткові корені.

Цибулина утворюється у цибулі, часнику, тюльпанів тощо. Вона розташована, як правило, у ґрунті. У багатьох рослин вона формує надземний пагін, а з бічної пазушної бруньки утворюється нова цибулина.

Корені рослин характеризуються великою пластичністю і змінюють свою анатомічну будову залежно від умов існування та напрямку фізіологічних функцій. До найбільш поширених метаморфозів коренів відносять:

- повітряні;
- запасуючі;
- скоротливі;
- корені-причіпки;
- дихальні;
- мікориза;
- бульбочки тощо.

Багато тропічних рослин пристосовуються до розвитку не в ґрунті, а на стеблах інших рослин. Такі рослини називаються епіфітами.

☑ Епіфіти – рослини, що прикріплюються до інших рослин, але живляться самостійно.

Епіфіти – це не паразити. Вони здатні до фотосинтезу, який забезпечує їх органічними речовинами. Вони вбирають дощову або атмосферну воду і використовують мінеральні речовини зі змивів пилу з дерев, на яких розвиваються.

☑ Повітряні корені – це не заглиблена у ґрунт коренева система епіфітів.

Поверхня таких коренів утворена зі специфічних багатограних клітин, які здатні інтенсивно вбирати воду (до 80% від маси кореня).

☑ Запасаючі корені утворюються як з головного, так і з бічних і додаткових коренів.

Розростання запасаючих коренів залежить від розвитку первинної і вторинної паренхіми. У її клітинах накопичуються запаси поживних речовин, як правило, вуглеводів.

☑ При потовщуванні головного кореня утворюються коренеплоди, а при стовщенні додаткових коренів утворюються кореневі бульби.

Коренеплоди властиві моркві, редьці, бурякові, а кореневі бульби — жоржині, любці. Додаткові корені відростають від стебла, тому, для збільшення посадкового матеріалу таких рослин, їх корисно підгортати.

Серед багаторічних трав'янистих рослин поширена здатність коренів до поздовжнього скорочення.

☑ Скоротливі корені — це такі корені, які у певні періоди життя рослини втягують їх відповідні органи (верхівки пагонів, цибулини, верхівкові бруньки) у ґрунт або інший субстрат.

Це явище сприяє не лише вкоріненню рослин, але й захисту від несприятливих умов довкілля. Клітини скоротливих коренів мають еластичні стінки, здатні розтягуватися у радіальному напрямку і скорочуватися у поздовжньому. У них добре розвинена паренхіма і відмирають деякі групи клітин кори. Зовні це проявляється у значному потовщенні і поперечній поморхливості. Корені, що укорочуються, добре видно, наприклад, у цибулин тюльпанів, пролісок, крокусів тощо.

☑ Корені-присоски (гаусторії) утворюються на коренях або стеблах паразитичних рослин.

Вони властиві таким паразитичним рослинам, як, наприклад, повитиця, вовчок (заразиха). Гаусторія має вигляд подушечки, всередині якої знаходиться виріст. На ньому утворюються довгі волосоподібні клітини, здатні проникати всередину тканин рослини-живителя. Гаусторії, утворені на стеблі, розглядають як високоспеціалізовані додаткові корені.

☑ Дихальні корені — це корені, які піднімаються над поверхнею і забезпечують дихання рослин.

Дихальні корені властиві тропічним рослинам, які ростуть у болотах і, через надлишкову зволоженість, не мають достатньої кількості кисню у ґрунті для дихання.

☑ Мікориза — результат взаємодії (симбіозу) коренів вищих рослин з грибами.

Мікориза — це широко розповсюджений тип симбіозу (дивися Розділ 3.3 “Основи мікології”).

На коренях бобових, вільхи, обліпихи, куничника лісового, мучниці, тонконога, капусти, редьки і деяких інших рослин утворюються бульбочки, у яких поселяються різні види мікроорганізмів, здатні фіксувати азот атмосфери. Наприклад, у бобових це бактерії, а у вільхи — гриби.

☑ Заселення мікроорганізмами клітин коренів призводить до їх розростання у вигляді пухлин, які отримали назву бульбочок.

Клітини, заповнені бактеріями, розташовані групою, яка утворює бульбочкове гніздо. У одній бульбочці може бути декілька гнізд.

Вегетативне розмноження

Однією із додаткових функцій всіх вегетативних органів — є здатність до вегетативного розмноження, яке широко розповсюджено у природі і часто використовується людиною у рослинництві.

☑ Вегетативне розмноження — це розмноження частинами вегетативних органів: коренів, пагонів або групами соматичних клітин цих органів.

Таке розмноження — одне із пристосувань для утворення потомства там, де немає сприятливих умов для статевого розмноження. В основі вегетативного розмноження лежить здатність рослин до регенерації. При вегетативному розмноженні у потомства повторюється генотип батьківської форми. До природних шляхів вегетативного розмноження відносять розмноження:

- кореневими паростками (вишня, бузок, малина);
- кореневищами (пирій, очерет);
- вусами (суниці, жовтець повзучий);
- цибулинами (тюльпан, цибуля);
- бульбами (паслін бульбоносний).

Усі способи вегетативного розмноження використовуються людиною у садівництві та лісівництві. Серед штучних методів вегетативного розмноження найчастіше використовують:

- відсадки (смородина, виноград, азалія);
- живці (частина стебла, кореня, листків);
- щеплення (пересадка частини однієї рослини з брунькою на іншу).

Вегетативне розмноження має важливе значення для селекції рослин (збереження ознак сорту).

Вплив умов навколишнього середовища на структуру вегетативних органів рослин

Середовище життя рослин не однорідне, воно складається із багатьох компонентів, які тісно між собою пов'язані. Різноманітні абіотичні фактори впливають на особливості морфології і фізіології рослин, а також на процеси росту і розвитку, тривалості життя, плодючості тощо. За відношенням до певного фактора середовища, який має важливе формотворче і фізіологічне значення і викликає пристосувальну реакцію, виділяють екологічні групи рослин (рис. 3.13).

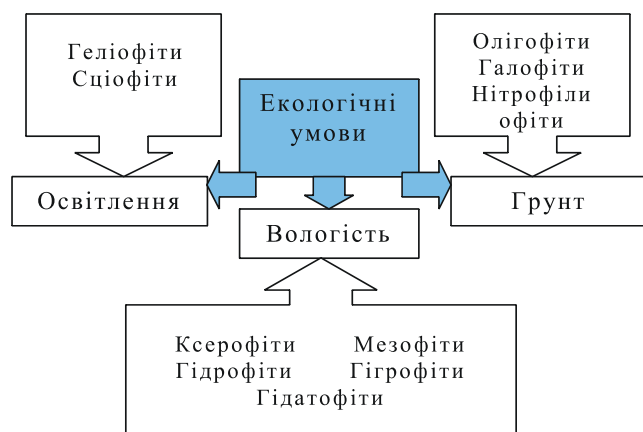


Рис. 3.13. Екологічні групи рослин по відношенню до абіотичних умов навколишнього середовища

Залежно від потреби у освітленні, анатомічна будова листка та інших частин пагона має специфічні особливості, тому рослини можна поділити на такі екологічні групи:

- світлолюбні (геліофіти);
- тіньовитривалі;
- тінелюбні (сціофіти).

Світлолюбні рослини мають пагони і гілки з добре розвинутою ксилемою та механічними тканинами (наприклад, дерева або степові, лучні трави). Листки дрібноклітинні, що зумовлює їх менші розміри, меншу товщину пластинок з більш густою сіткою жилкування і великою кількістю продихів. Клітини хлорофільної паренхіми видовжені, тісно прилягають одна до одної. Така будова зустрічається і на зворотній стороні листка. Губчаста паренхіма займає невеликий об'єм. Кількість хлоропластів у клітині невелика, а їх розміри менші, ніж у тіньовитривалих рослин.

Тіньовитривалі (наприклад, узлісні чагарники, трави) – майже однакова кількість стовбчастої і губчастої паренхіми, середні розміри клітин, помірна кутинізація оболонки, менша, ніж у світлолюбних, кількість продихів і жилок. Це забезпечує можливість фотосинтезу навіть в умовах часткового затінення.

Тінелюбні – не ростуть у природних умовах на відкритих місцях (наприклад, трав'янисті рослини широколистяного лісу). Їх будова забезпечує посилену транспірацію – клітини тонкостінні, дуже розвинені повітряні міжклітинники, епідерма має тоненьку кутикулу, поверхня випаровування збільшена. Продихи виступають над поверхнею і майже весь час відкриті. Асиміляційна тканина являє собою переважно губчасту паренхіму.

При порівнянні різних деревних порід за їх потребою у світлі спостерігаються істотні відмінності (рис. 3.14). Вони мають велике значення при формуванні рослинних угруповань у наземних екосистемах. Наші лісові породи (сосна, береза, модрина, горобина), а також плодові дерева (яблуні, груші, сливи, вишні, абрикоси) та культурні злаки належать до групи світлолюбних рослин. Клен, дуб, липа – до тіньовитривалих, а бук, ліщина, самшит – до тінелюбів.

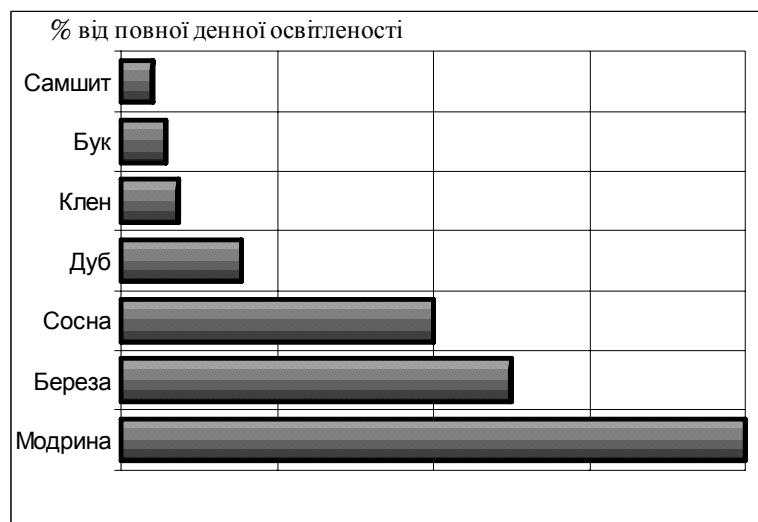


Рис. 3.14. Порівняння різних деревних порід по їх потребі у світловому режимі

Вологість — провідний фактор у житті рослин. Стосовно цього абіотичного чинника виділяють такі групи рослин: ксерофіти, мезофіти, гідрофіти, гігрофіти, гідатофіти.

☑ Ксерофіти — рослини, які живуть у посушливих місцях і пристосувалися до тривалої або сезонної ґрунтової або атмосферної посухи.

Ксерофітам характерні різноманітні пристосування, які зменшують випаровування води (транспірацію). Це може бути товста кутикула і зовнішня стінка епідерми (цукрова тростина, пальми), розташування проростків у заглибинах (олеандр), скручування листя (ковила), редукція листя до лусочок (ефедра), перетворення листя у колючки (кактуси) тощо. Ростуть у степах, напівпустелях, пустелях. В лісових та лісостепових областях зустрічаються там, де нестача вологи (на відкритих пісках). Більшість ксерофітів мають потужну кореневу систему, здатну проникати вглиб до водоносного шару ґрунту.

☑ Рослини, які накопичують у листях великий запас води, називаються сукулентами. До таких відносяться молодило, алое тощо.

☑ Рослини, які мають жорсткі, з дуже розвинутою механічною тканиною листки, вкриті товстою кутикулою, воском, волосяним покривом, називаються склерофіти. Наприклад, види ковил, синяк звичайний, цмин пісковий та ін.

☑ Мезофіти — рослини, що ростуть в умовах середнього зволоження ґрунту, вони відзначаються різноманітністю форм і не мають різко виражених специфічних ознак. До цієї групи відноситься більшість рослин помірних зон, зокрема, лісові, лучні, плодові.

☑ Гігрофіти — рослини, які ростуть при підвищеній вологості ґрунту і повітря.

До гігрофітів належать рослини боліт та вологих лук (різні види осок, незабудка болотна, м'ята водяна, півники болотні та ін.) У деяких з цих рослин відсутні пристосування для зменшення транспірації: клітини епідерми тонкостінні, кутикула тонка, прорости заглиблені. У інших є пристосування для швидкого скочування води з поверхні листа: гладенька кутикула, каплеподібні верхівки листка.

☑ Гідрофіти — рослини, які занурені у воду лише нижньою частиною свого тіла і зростають і тріох середовищах: ґрунтовому, водному, повітряному.

До цієї групи відносяться прибережно-водні та болотні рослини (очерет, рогіз, сусак, стрілолист, глечики, лотоси. Деякі гідрофіти повністю занурені у воду, інші — лише частково. Вони можуть вільно плавати по поверхні водойм (ряска), або кріпитися до дна водойми (латаття). Для гідрофітів характерні велика поверхня органів, тонкі листки, відсутність кутикули, наявність міжклітинників, заповнених повітрям тощо.

☑ Гідатофіти — рослини, повністю занурені у воду. Залежно від розподілу у водному середовищі серед них розрізняють:

- рослини вкорінені із плаваючим листям (латаття біле, глечики жовті);
- вільно плаваючі рослини (ряска, жабурник);
- придонні вкорінені рослини (водяний різак алоевидний).

Важлива абіотична характеристика ґрунту, яка впливає на рослинність, — це вміст мінеральних солей у ґрунтовому розчині.

☑ Олігофіти – це рослини, що живуть на дуже бідних мінеральними солями субстратах.

Такі умови створюються на сфагнових болотах. До олігофітів відносяться багно, журавлина, росичка тощо.

☑ Псамофіти – рослини, типовим місцезростанням яких є піски. Вони мають ознаки, спільні з ксерофітами. Наприклад, жито дике, цмин пісковий, деревій дрібноквітковий.

☑ Нітрофіли – зростають на ґрунтах, збагачених на азот (наприклад, кропива дводомна, блекота чорна).

☑ Ацидофіли – рослини, які надають перевагу кислим ґрунтам (наприклад, щавель кислий).

☑ Галофіти – рослини, які ростуть на засолених ґрунтах.

Вони також мають риси, спільні з ксерофітами, навіть, незважаючи на те, що надлишок солей часто пов'язаний з надлишком вологи (узбережжя морів, мокрі солонці). Клітини галофітів мають високий осмотичний потенціал. Це необхідна умова для поглинання води. Серед них часто зустрічаються сукуленти. У деяких рослин є спеціалізовані залози, які виділяють сіль. Наприклад, солонець трав'янистий, молочка приморська, тризубець морський.

За відношенням до температури виділяють такі групи:

- холодостійкі (модрина, сосна, ялина, береза);
- середньо теплолюбні (дуб, ясен, липа, ліщина);
- теплолюбні (яблуня, черешня, горіх, самшит).

Таким чином, внаслідок взаємодії рослин з навколишнім середовищем і природного добору у них виникли нові фізіологічні властивості і морфологічні ознаки, які максимально пристосовані до абіотичних умов існування.

Квітка – генеративний орган

Розмноження квіткових рослин нерозривно пов'язане з особливим високоспеціалізованим генеративним органом – квіткою. Саме її поява забезпечила прогресивну еволюцію і широке розселення покритонасінних.

☑ Квітка – це видозмінений пагін, пристосований до утворення спор і гамет для статевого процесу, внаслідок якого утворюється насіння і плід.

Квіткою закінчується головне стебло або бічні стебла. Схематична будова квітки наведена на рис. 3.15. У типовій квітці розрізняють такі частини:

- квітконіжка з квітколожем;
- чашечка з чашолистками;
- віночок з пелюстками;
- андроцей і гінецей (тичинки і маточка).

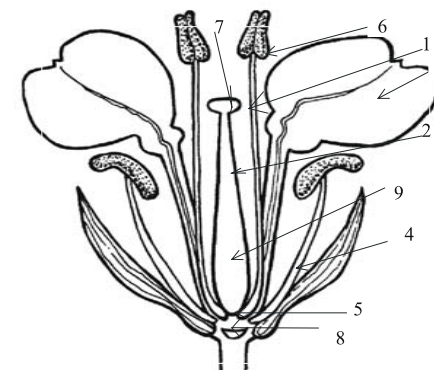


Рис. 3.15. Будова квітки:

- 1 – тичинкова нитка; 2 – маточковий стовпчик;
3 – пелюстка віночка; 4 – чашолисток чашечки; 5 – квітколоже;
6 – пилляк; 7 – приймочка; 8 – квітконіжка; 9 – зав'язь.

Стеблова частина квітки, якою вона прикріплюється до рослини, це є квітконіжка з квітколожем.

☑ Квітконіжка – це безлиста частина стебла під квіткою. Квітколоже – верхня розширена частина квітконіжки.

У таких рослин, як незабудка, конвалія, яблуня квітконіжка добре помітна. У інших (подорожник, жовтець, гвоздика) вона не розвинена.

☑ Квітки з нерозвиненою квітконіжкою називаються сидячими.

Форма квітколожа може бути різною – видовженою, опуклою, плоскою, вгнутою. Всі частини квітки, розміщені на квітколожі – це видозмінені листки. Їх узагальнена назва – квітколистки. Най-

частіше вони розташовані колами (мутовками), але у деяких квіток розміщення квітколистків спіральне.

☑ Чашечка з чашолистиками і віночок з пелюстками утворюють стерильну (безплідну) частину квітки, яку називають оцвітиною.

Оцвітина, у якої чашечка з чашолистиками мають один колір, а віночок — інший, називають подвійною. У випадку, коли ці частини квітки мають однаковий колір, оцвітину називають простою. Проста чашечковидна оцвітина має звичайно зелений колір, а проста віночкоподібна — яскравий. Оцвітина виконує дві функції:

- захист статевих органів квітки;
- створення умов для запилення (приваджування запилювачів).

Зустрічаються також квітки, у яких оцвітина відсутня. Їх називають голими.

Чашечка складається з невеликих зелених чашолистків. Найчастіше чашолистки утворюють одне коло, але іноді під ними розташоване коло листкоподібних утворень, які називають підчашею. Чашолистки бувають вільними або зрослими. У першому випадку чашечку називають вільнолистою (роздільнолистою), а в другому — зрослолистою.

Віночок складається з пелюсток, які можуть бути вільними або зрослими. У вільних пелюсток розрізняють верхню широку частину — пластинку, і нижню звужену — нігтик. Звужену частину зрослопелюсткового віночка називають трубкою, а плоску — відгином. Перехід між трубкою і відгином називають зівом.

Чашечку і віночок з радіально симетричним розташуванням компонентів називають правильними (актиноморфними). Коли через чашечку і віночок можна провести лише одну вісь симетрії, то такі називають неправильними (зигоморфними). Прикладом квіток першого типу може бути шипшина, а другого — квасоля. Є квітки, у оцвітини яких симетрія повністю відсутня. Їх називають асиметричними (наприклад, канна). У квітів, які приваблюють запилювачів запахом, біля основи пелюсток розташовані спеціальні залози, які виділяють нектар, — нектарники.

☑ Андроцей (сукупність всіх тичинок) і гінецей (сукупність маточок) — це вузькоспеціалізовані частини квітки, які беруть участь в процесах запилення і запліднення.

Кількість тичинок у андроцеї коливається у значних межах. Тичинки можуть бути вільними або зрослими. У першому випадку андроцей називається вільним, а у другому — зрослим. У випадку, коли зростаються всі тичинки, то зрослий андроцей називають одnobратнім. Коли якась тичинка залишається вільною, а інші зростаються, то такий андроцей називають двобратнім. Коли тичинки зростаються групами, то андроцей вважається багатобратнім.

Окрема тичинка — це мікроспорофіл, який складається з пиляка і тичинкової нитки. У кожній з двох половинок пиляка, зв'язаних в'язальцем, є два пилкових гнізда. Зверху вони вкриті одношаровою оболонкою. Оболонка — це все, що залишилося у квіткових рослин від мікроспорофіла (листка, на якому утворюються мікроспорангії). Пилкові гнізда містять спорогенну тканину. Це мікроспорангії, які утворюють мікроспори. Вони дають початок чоловічому гаметофітові. Він розвивається у пилку, який містить чоловічі гамети. Тичинкові нитки можуть мати різну довжину і форму.

Гінецей утворений однією або декількома маточками. Маточка розміщена в середині квітки. У зрілому вигляді вона поділяється на такі частини:

- зав'язь — нижня розширена частина;
- стовпчик — середня циліндрична частина;
- приймочки — верхня розширена частина.

Маточка формується з плодолистків, які є залишками мегаспорофілів (листіків, на яких утворюються мегаспорангії). Залежно від кількості плодолистків, які пішли на утворення маточки, розрізняють декілька типів гінекеїв:

- одночленний — маточка із одного плодолистика;
- багаточленний — маточка із декількох плодолистків;
- апокарпний — плодолистки не зростають між собою, утворюючи декілька маточок;
- ценокарпний — плодолистки зростаються в одну маточку;
- синкарпний — плодолистки зростаються частково, поділяючи зав'язь на камери;
- паракарпний — плодолистки зростаються краями, лишаячи центральну частину порожнистою.

Апокарпний тип гінецеїв у гороху, жовтцю, анемони, а ценокарпний — у цибулі, дикої редьки. Залежно від розташування зав'язі відносно до інших частин квітки, розрізняють такі типи зав'язі:

- верхня — прикріплюється до квітколожа тільки своєю основою;
- нижня — занурена у квітколоже і зростається з ним.

Прикладом квітки з верхньою зав'яззю є картопля, помідори, а з нижньою — огірок, гарбуз.

У більшості рослин у квітках в наявні і андроцей, і гінецей, у деяких рослин розвивається лише один компонент.

☑ Двостатеві квітки мають андроцей і гінецей, одностатеві — або гінецей (жіночі або маточкові квітки), або андроцей (чоловічі або тичинкові квітки), безстатеві — взагалі не мають андроцею і гінецею.

☑ Рослини, у яких маточкові і тичинкові квітки знаходяться на одній рослині, називаються однодомними (наприклад, кукурудза, береза, горіх). Коли маточкові і тичинкові квітки знаходяться на різних рослинах, то такі рослини називаються дводомними (наприклад, тополя, верба).

Будова квітки — одна з найважливіших таксономічних ознак покритонасінних. Це є підставою для визначення родинної належності рослин.

☑ Для зручності і уніфікації визначення будови квітки була розроблена система позначень, які складають формулу квітки.

Для позначення окремих частин квітки використовують перші букви відповідних латинських назв цих компонентів (табл. 3.5).

Таблиця 3.5

Компоненти квітки і їх позначення у формулі

Компонент	Латинська назва	Означення у формулі
Чашечка	Calyx	Ca
Віночок	Corolla	Co
Андроцей	Androceum	A
Гінецей	Gynoecium	G
Проста оцвітина	Perigonium	P

Кількість цих компонентів позначається цифрами. У випадку, коли вона перевищує 12, ставлять математичний знак нескінченності (?). Коли компоненти квітки розташовані декілько-

ма кругами, то цифри, які відповідають їх кількості, з'єднують знаком додавання (+). Дужки у формулі квітки ставлять тоді, коли вказують на зростання частин квітки. Рисочка під цифрою означає верхню зав'язь, а над цифрою — нижню. Правильну квітку позначають зірочкою (*), а неправильну — стрілочкою (^). Одностатеві квітки позначають через генетичні символи статі (+ — маточкова квітка, > — тичинкова квітка). На рис. 3.16 наведені приклади формули квіток у загальновідомих рослин.

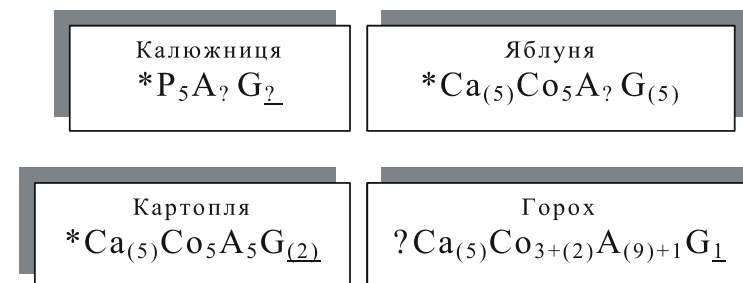


Рис. 3.16. Формули квіток деяких рослин

У більшості рослин пагони закінчуються не однією, а декількома квітками. Вони розташовані не абияк, а об'єднані у певні групи.

☑ Суцвіття — це пагін або система пагонів, які несуть квітки і є пристосуванням до кращого запилення квіткових рослин.

На суцвіттях розташовані спеціалізовані листки, які втратили здатність до фотосинтезу. Вони називаються приквітниками і приквітничками.

Суцвіття поділяють на декілька типів залежно від розташування квіток відносно головної осі, способу наростання та інших особливостей (рис. 3.17).

☑ Суцвіття називають простим, якщо квітки розташовуються безпосередньо на головній осі. У складного суцвіття квітки розташовані на розгалуженнях головної осі.

☑ Моноподіальні (невизначені) суцвіття характеризуються тим, що їх квітки розпускаються знизу вгору, квітка на верхівці головної осі зацвітає останньою.

☑ Симподіальні (визначені) суцвіття розпускаються у протилежному напрямку – спочатку квітка на верхівці головної осі, а ріст продовжує верхні бічні пагони.

☑ Агрегатними називають складні суцвіття, які утворені сполученням різних типів суцвіть.

☑ Запилення – це перенесення пилка на приймочку маточки. Коли обмін статевим матеріалом відбувається у одній рослині, то такий спосіб запилення називається самозапиленням, а коли між різними рослинами, то це перехресне запилення.

Перехресне запилення більш прогресивне і ефективне, оскільки відбувається змішування генетичного матеріалу двох різних особин і можлива поява нових комбінацій спадкової інформації. Це розширює генетичну мінливість виду і дає більш широку можливість для вдалого пристосування до умов довкілля.

Існують різні способи перенесення пилка на приймочку, серед яких найчастіше відбувається запилення комахами і вітром.

Біологічні переваги суцвіть перед одиночними квітками зрозумілі. Вони полягають у підвищенні ймовірності запилення і зменшенні ймовірності пошкодження квітки несприятливими умовами довкілля. Залежно від типу запилення, квітки і суцвіття набувають певних характерних ознак:

- у вітрозапильних рослин суцвіття легше і більш рухливе, ніж у комахозапильних;

- пилок у вітрозапильних рослин сухий, легкий і дрібний, а у комахозапильних – великий і липкий;

Типи суцвіть:

- | | |
|--------------------------|---------------------------|
| 1 – складний зонтик; | 11 – складний дихазій; |
| 2 – щиткоподібна волоть; | 12 – дихазій; |
| 3 – кошик; | 13 – плеїохазій; |
| 4 – зонтик; | 14 – звивина; |
| 5 – щиток; | 15 – завійка. |
| 6 – китиця; | 16 – монохазій; |
| 7 – колос; | 17 – складний плеїохазій. |
| 8 – початок; | |
| 9 – складний колос; | |
| 10 – волоть; | |

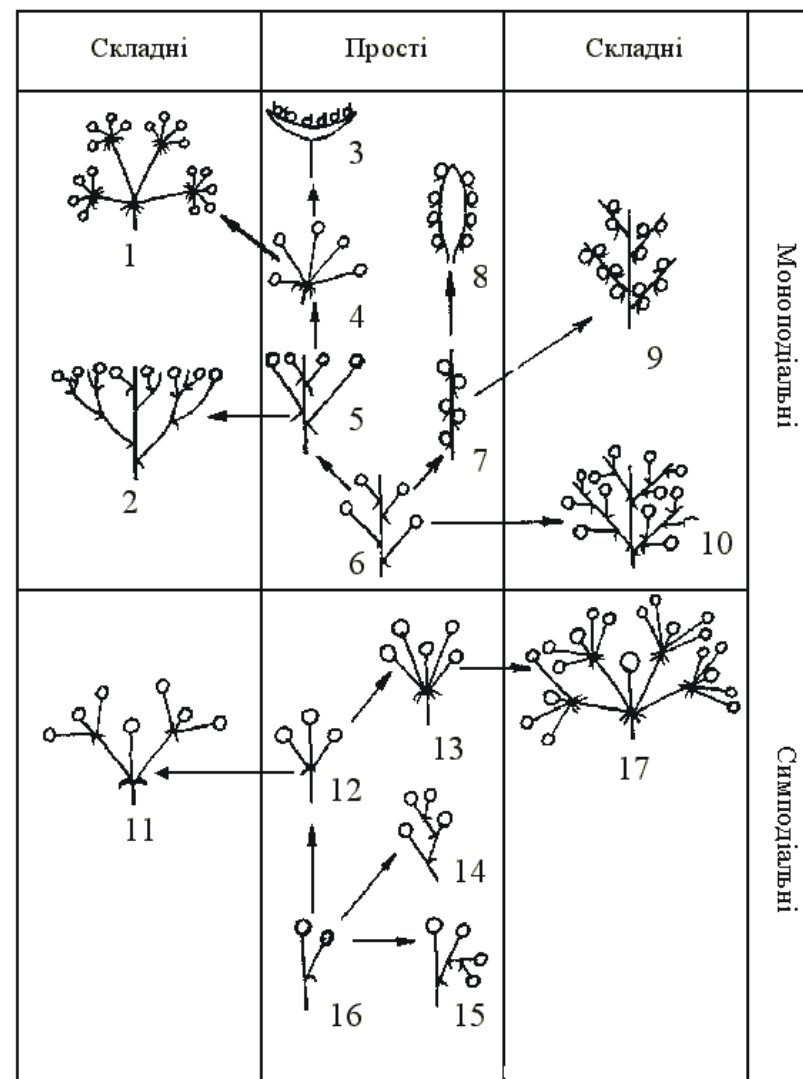


Рис. 3.17. Типи суцвіть:

- як правило, вітрозапильні рослини цвітуть раніше, ніж комахозапильні.

- на відміну від вітрозапильних, у комахозапильних рослин квітка яскравіше забарвлена і має запах;

Всі складові частини квітки мають спільне походження — це видозмінений пагін. Яскравим доказом того, що квітконіжка і квітколоже є видозміненим стеблом, а квітколистки — видозміненими листками, є будова квітки латаття. У неї крайові зовнішні пелюстки схожі на листки пагона і мають зелене забарвлення з зовнішнього боку. Ближче до центру розташовані білі пелюстки, які поступово переходять у тичинки. Примітивність будови квітки латаття ілюструє шлях еволюційного перетворення звичайного пагона у високоспеціалізований орган статевого розмноження, шляхом пристосування його видозмінених частин.

Запліднення, будова насіння і плоду

Утворення мікроспор і чоловічих гамет відбувається у центральній частині пилкового гнізда. Внаслідок мейотичного поділу спорогенних клітин з кожної клітини утворюється чотири гаплоїдні мікроспори. Вони мають щільну цитоплазму і велике ядро. Мікроспори дають початок чоловічому гаметофітові, який представлений пророслим пилком. У пилку міститься маленька генеративна клітина і велика клітина-трубка. З генеративної клітини шляхом мітотичного поділу утворюються два спермії. Ззовні пилкове зерно вкрите двошаровою оболонкою:

- екзиною — зовнішньою;
- інтиною — внутрішньою.

На відміну від мегаспор спорових рослин, мегаспори насінних рослин постійно знаходяться всередині спорангія. Мегаспори розвиваються в особливих утвореннях — насінних зачатках. Насінневі зачатки складаються з:

- нуцелюса, який формує зародковий мішок;
- інтегументів — особливих захисних покривів.

Одна з клітин нуцелюса (материнська) ділиться шляхом мейозу і утворює чотири гаплоїдні мегаспори. Мегаспора, як і мікроспора, однадерна. Три з чотирьох відмирають. Внаслідок трьох мітотичних поділів мегаспора утворюється жіночий гаметофіт — зародковий мішок. У зародковому мішку квіткових рослин зна-

ходиться сім клітин. У центрі — диплоїдна клітина, а по полюсах — яйцеклітина і п'ять гаплоїдних клітин.

При запиленні пилковий зерно потрапляє на приймочку маточки (рис. 3.18). Пилкове зерно проростає і, за допомогою клітини-трубки, два гаплоїдні спермії проникають у зародковий мішок. Один з сперміїв зливається з яйцеклітиною, утворюючи диплоїдну зиготу. Другий — зливається з центральною диплоїдною клітиною зародкового мішка, утворюючи триплоїдну клітину. Згодом з заплідненої яйцеклітини розвивається зародок, а з триплоїдної клітини — ендосперм.

☑ У квіткових рослин під час запліднення відбувається злиття двох чоловічих гамет з двома клітинами жіночого гаметофіту. Така особливість запліднення властива лише покритонасінним і називається подвійним заплідненням.

Особливості подвійного запліднення покритонасінних рослин були відкриті у 1898 р. видатним вітчизняним цитологом і ембріологом рослин С. Г. Навашиним, який працював на біологічному факультеті Київського університету (нині Київський Національний університет імені Тараса Шевченка).

Внаслідок подвійного запліднення з'являється насінина — якісно нове утворення у розмноженні рослин, яке містить не лише зародок, але і запас поживних речовин.

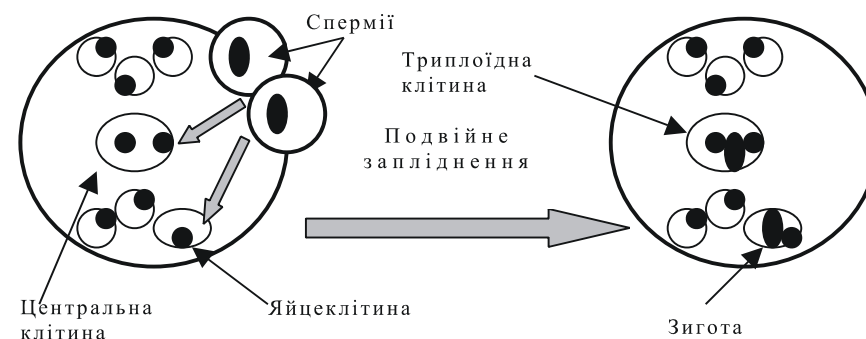


Рис. 3.18. Схема подвійного запліднення покритонасінних рослин

Залежно від місця зберігання поживних речовин, насіння покритонасінних поділяють на:

- безендоспермове — запас поживних речовин у сім'ядолях (бобові, гарбузові, айстрові, капустяні тощо);
- ендоспермове — запас поживних речовин у ендоспермі (тонконогові та інші однодольні);
- периспермове — запас поживних речовин у клітинах нуцелюса (лободові, щиріцеві, гвоздичні).

Хімічний склад поживних речовин покритонасінних різноманітний. Серед них переважають вуглеводи, ліпіди і білки. Крім того, тут є певна кількість мінеральних речовин, вітамінів, ферментів тощо.

Кожна насінина на поверхні має насінну шкірку, а всередині — зародок або зародок з ендоспермом. Головна функція насінної шкірки — захист зародка від механічних і біологічних пошкоджень, від надмірного висихання та передчасного проростання. Найчастіше вона багат шарова і міцна. У деяких рослин шкірка насіння настільки товста і міцна, що для їх проростання її потрібно пошкодити. Штучне пошкодження насінної шкірки називається скарифікацією насіння. Воно застосовується для поліпшення проростання насіння. Іноді на поверхні шкірки утворюються волоски та інші вирости. Вони мають пристосувальне значення при розповсюдженні насіння. За допомогою таких волосків розноситься насіння тополі. У бавовнику волоски настільки довге, що його використовують для отримання бавовняного волокна. У однодольних насінна шкірка легко відділяється, а у дводольних — приростає до інших частин.

Зародок — це головна частина насіння, з якої формується нова рослина. У більшості рослин у зародку чітко виділяють:

- зародкове стебельце;
- зародковий корінець;
- зародкову бруньку;
- сім'ядолі.

Зародкові стебельце і корінець — це осьові структури. На верхівці стебельця знаходиться зародкова брунька. Вона утворена точкою росту, прикритою зачатками листків. Нижче бруньки до

стебельця прикріплені сім'ядолі. У дводольних їх дві, а у однодольних — одна. У безендоспермного насіння у сім'ядолях знаходяться поживні речовини. Зародковий корінець має вигляд маленького горбика, прикритого кореневим чохлаком.

Ендосперм складається з паренхімних клітин, які щільно прилягають одна до одної і мають тонкі оболонки та густу цитоплазму.

☑ Принциповою різницею між голонасінними і покритонасінними є те, що у останніх ендосперм утворюється лише після запліднення.

Залежно від хімічного складу ендосперму виділяють рослини з борошнистим ендоспермом (злакові) і рослини з маслянистим ендоспермом (півники). Запасні речовини ендосперму під час проростання насіння гідролізуються і використовуються на розвиток зародка. Якщо ендосперм поглинається на початкових етапах розвитку зародка, то розвивається насіння без ендосперму.

Таким чином, анатомічно насіння — це результат розвитку насінневих зачатків. З інших частин зав'язі формується плід.

☑ Плід — це орган, який утворюється в процесі розвитку зав'язі квітки і призначений для захисту і розповсюдження насіння.

Будова, форма та інші ознаки плодів надзвичайно різні. Це пояснюється видовою різноманітністю покритонасінних і широким спектром їх пристосувань до умов навколишнього середовища. Як підставу для класифікації плодів беруть такі ознаки:

- кількість маточок (прості чи складні);
- походження плодів (справжні чи несправжні);
- кількість насіння (однонасінні чи багатонасінні);
- розкриття оплодня (розкритий чи нерозкритий);
- консистенція оплодня (сухий чи соковитий).

☑ Плід, в утворенні якого бере участь лише одна маточка, називають простим, а коли маточок було декілька, то плід називають складним.

Головну роль у формуванні плода відіграє гінецей, але у деяких випадках в утворенні плода можуть брати участь й інші частини квітки (квітколоже, оцвітина).

☑ Плоди, в утворенні яких бере участь лише гінецей, називають справжніми. Плоди, які утворюються не лише з маточки, але і з інших частин квітки, називають несправжніми.

Типовими справжніми плодами є плоди вишні, винограду. Прикладом несправжніх плодів є яблука, груші.

Звичайно, плоди утворюються після запліднення. Але у деяких рослин плоди можуть утворюватися без запліднення.

☑ Плоди, які утворюються з незаплідненої квітки і не містять насіння, називають партенокарпічними.

☑ Сукупність плодів, які зростаються між собою, називають супліддям.

На відміну від плодів, вони утворюються з декількох квіток або цілого суцвіття. Такі зрілі плоди характерні для шовковиці, буряка, ананасу, інжиру.

Плід складається з оплодня і однієї (однонасінний) або декількох (багатонасінний) насінин. Якщо оплодень розкривається після дозрівання, то плід називають розкривним (капуста), а коли ні, то нерозкривним (горіх). Оплодень або перикарпій можна розділити на три шари:

- екзокарпій;
- мезокарпій;
- ендокарпій.

У різних рослин співвідношення товщини і щільності всіх трьох шарів значно відрізняється. Досить часто будова перикарпію є видовою ознакою.

☑ Плоди з м'яким перикарпієм називають соковитими, а з твердим — сухими.

Екзокарпій — це зовнішній шар оплодня. Він утворюється з оболонки зав'язі і є покривною тканиною плода. Поверхня цього шару здебільшого вкрита кутикулою або волосками. Екзокарпій має прориди. У деяких плодів зустрічаються клітини коленхіми (слива, абрикос) або кам'янисті клітини (груша, айва). Мезокарпій — це середня оболонка оплодня. Якщо цей шар розростається, стає м'ясистим, а м'якуш містить багато розчинних цукрів, то утворюється соковитий плід (вишня, слива, виноград). У випадку, коли мезокарпій твердий і міцний, утворюється сухий плід (горох, мак, горіх). На початку розвитку плода у більшості рослин мезокарпій містить хлорофілосні

клітини. В міру дозрівання зелене забарвлення зменшується або зникає зовсім. Зміна кольору плодів зумовлена синтезом значної кількості глікозидів (флавоноїдів і антоціанів). Ендокарпій — внутрішній шар оплодня. У кісточкових порід він видозмінюється і перетворюється у товсту оболонку — кісточку. У інших типів плодів ця оболонка має вигляд сухої гладенької або волокнистої плівки.

Все різноманіття плодів, залежно від форми та інших особливостей можна поділити на чотири основні групи (табл. 3.6):

- коробочкоподібні — сухі, багатонасінні, як правило, розкривні;
- горіхоподібні — сухі, однонасінні, нерозкривні;
- ягодоподібні — соковиті, головним чином, багатонасінні;
- кістянкоподібні — плоди з деревнистим ендокарпієм, найчастіше однонасінні.

Таблиця 3.6

Основні типи плодів

Група	Назва плоду	Ознаки	Приклади
Коробочкоподібні	Біб	Утворений одним плодолистиком	Горох, квасоля
	Стручок, стручков	Утворений двома плодолистиками, насіння кріпиться до поздовжньої перегородки	Редька, Грицики
	Коробочка	Нерозкривний	Мак, Лілії
Горіхоподібні	Горіх, Горішок	Має дерев'янистий оплодень, який не зростається з насінною	Ліщина, Бук
	Жолудь	Оплодень м'якший, ніж у горіха	Дуб
	Сім'янка	Утворюється з двох плодолистків, має шкірястий оплодень, з яким насіння не зростається	Соняшник, кульбаба
	Зернівка	Має шкірястий оплодень, з яким насіння зростається	Пшениця, ячмінь
Ягодоподібні	Ягода	Оплодень, за виключенням тонкого екзокарпія, соковитий, м'ясистий	Агрис, Помідор
	Яблуко	Несправжній, в утворенні беруть участь частини тичинок, оцвіттини, квітколожа	Яблуна, груша
	Гарбузина	Екзокарпій дерев'янистий, мезокарпій і ендокарпій соковиті	Гарбуз, огірок
	Помаранча	Екзокарпій містить ефірні олії, мезокарпій сухий, губчастий, ендокарпій соковитий, м'ясистий	Апельсин, лимон
Кістянкоподібні	Кістянка	Екзокарпій тонкий, мезокарпій соковитий, а ендокарпій твердий, дерев'янистий, утворює кісточку	Вишня, слива

Плоди і насіння покритонасінних рослин поширюються різними шляхами. Головними з них є перенесення за допомогою:

- вітру – анемохорія;
- води – гідрохорія;
- тварин – зоохорія;
- людини – антропохорія.

В процесі еволюції у плодів виникло безліч пристосувань, які сприяють їх поширенню. Це різні пливчасті вирости (клен, береза), волоски (тополя, бавовник), повітряні порожнини (лотос), щетинки (череда) тощо. Плоди з соковитими оболонками мають насіння з міцною насінною шкіркою, яка охороняє їх від впливу травних ферментів. Всі ці пристосування сприяють збереженню і розповсюдженню виду.

Систематика рослин

☑ Систематика рослин вивчає різноманіття рослинного світу шляхом створення класифікаційної системи, яка б відбивала подібність у будові, фізіології рослин, а також їх походження та еволюцію.

В історії систематики були періоди створення утилітарних систем (за корисними властивостями для людини), штучних морфологічних систем (на основі однієї або декількох ознак зовнішньої будови), натуральних або природних систем, побудованих на сумі морфологічних ознак, сучасних - еволюційних або філогенетичних. Серед останніх найбільш повно і детально розроблена загальноновизнана система А.Л. Тахтаджяна (1987, 1997). В ній автор урахував усі найновіші досягнення в галузі біологічних наук, які мають значення для з'ясування філогенетичних зв'язків квіткових рослин.

Класифікацію рослин на окремі систематичні групи роблять на підставі загальноприйнятих одиниць – таксонів. Згідно філогенетичної системи царство Рослини належить до надцарства Еукаріотів і включає відділи, які наведені в табл. 3. 7.

Таблиця 3. 7

Класифікація царства Рослини

Царство Рослини			
Підцарство Нижчі рослини		Підцарство Вищі рослини	
Справжні водорості	Відділи	Спорові	Відділи
	Золотисті		Мохоподібні
	Жовтозелені		Псилітоподібні
	Діатомові		Риніоподібні
	Динофітові		Плауноподібні
	Евгленові		Хвощеподібні
	Бурі		Папоротеподібні
	Зелені		
Лишайники	Харові	Насінневі	Відділи
	Класи		Сосноподібні (Голонасінні)
	Сумчасті		Магноліє подібні (Покритонасінні)
	Базидіальні		

Водорості

Водорості – це найдавніші рослини, які складають найбільшу групу серед нижчих рослин (нараховують близько 30 тисяч видів). У процесі філогенезу вони еволюціонували від одноклітинних мікроскопічних організмів до багатоклітинних складно організованих гігантів. У високоорганізованих форм спостерігається диференціація клітин на тканини. Проте їх тіло – слань або талом – не розчленоване на корінь, стебло та листок. Завдяки тому, що протягом багатьох геологічних епох умови водного середовища практично не змінювалися, окремі групи водоростей зберегли до наших часів чимало прадавніх рис. Сучасне систематичне та видове різноманіття водоростей свідчить про тривалий з різними напрямками шлях еволюції цих організмів.

☑ Водорості – це комплексна група автотрофних і міксотрофних спорових рослин, життєдіяльність яких або повністю проходить у водному середовищі, або дуже тісно з ним пов'язана.

Водорості бувають одноклітинними, колоніальними та багатоклітинними. Тіло багатоклітинних водоростей

їхні клітини мають у своїй будові типові для еукаріотів структури та ряд особливостей, характерних лише для даного типу во-

доростей. Клітинна оболонка складається з целюлози та пектину, вона часто ослизнюється або мінералізується, створюючи додатковий захист. Серед водоростей зустрічаються як одноядерні, так і багатоядерні форми. Водорості мають здатність до фотосинтезу. Деякі види водоростей поєднують фотоавтотрофний спосіб живлення з фотогетеротрофним або гетеротрофним і, за певних умов, можуть повністю переключатися на них (евглена зелена). У різноманітних за формою хроматофорах містяться різні пігменти. Часто зелене забарвлення маскується іншими пігментами. У деяких видів у хроматофорах утворюються спеціальні білкові тільця — піреноїди — навколо яких відкладаються запасні вуглеводи. Крім крохмалю, як запасні, можуть відкладатися інші речовини (олія, глікоген, цукри, кислоти). За будовою талому водоростей розрізняють дев'ять основних типів морфологічної організації (рис. 3.19):

- монадна;
- амебоїдна (ризоподільна);
- пальмелоїдна (капсальна);
- кокоїдна;
- сифональна (сифонова);
- нитчаста (трихальна);
- різнонитчаста (гетеротрихальна);
- пластинчаста;
- харофітна.

Монадна структура вважається однією з найдавніших. Вона характерна для одноклітинних водоростей, які пересуваються за допомогою джгутиків. Крім загальних для еукаріотів органел, монади мають пульсуючі вакуолі та спеціальні фототаксичні пристосування — вічка або стигми. Найчастіше цей тип структури зустрічається у зелених (наприклад, хламідомонада), жовто-зелених та золотистих водоростей.

Амебоїдна структура також є ознакою примітивної організації. Клітини цих водоростей вкриті цитоплазматичною мембраною, яка постійно змінює свою форму. Рух відбувається за рахунок утворення псевдоподій (псевдоніжок) — вип'ячувань мембрани, у які поступово перетікає цитоплазма. Такий тип структури зустрічається у жовто-зелених, золотистих і криптофітових водоростей.

Пальмелоїдна структура представлена колоніальними і одноклітинними водоростями. Вони не здатні до активного руху, не мають ні джгутиків, ні псевдоподій, а їхні клітини занурені у слиз. Такий тип структури характерний для золотистих та жовто-зелених водоростей.

Кокоїдна структура характеризується нерухомими у вегетативному стані формами, вкритими міцною оболонкою. Під час розмноження ці водорості відновлюють монадну структуру, утворюючи зооспори. Така структура є єдиною формою для діатомових, але вона також часто зустрічається у багатьох видів одноклітинних та колоніальних водоростей (наприклад, зелені водорості хлорела, хрококок).

Сифональна структура утворена однією великою багатоядерною клітиною. Зустрічається у зелених та жовто-зелених водоростей (наприклад, вошерія).

Нитчаста структура — це багатоклітинна форма, яка представлена клітинами, об'єднаними у довгі прості, або розгалужені нитки. Вона досить часто зустрічається у зелених (наприклад, улотрикс, спірогіра), жовто-зелених та інших водоростей.

Різнонитчаста структура — це ускладнення нитчастої, яке полягає у тому, що нитки розміщуються у двох площинах — вертикальній і горизонтальній. Зустрічається у деяких представників зелених, бурих та червоних водоростей.

Пластинчаста структура представлена одно-, дво- або багатопшаровим пластинчастим таломом. Вона характерна для золотистих, зелених (наприклад, ульва), бурих (фукус), червоних водоростей (порфіра).

Харофітна структура — це багатоклітинна слань (талом), розчленована на вузли та міжвузля. Може досягати довжини 20 — 25 см. Вона властива лише харовим водоростям.

Для водоростей характерні всі типи розмноження — вегетативне, безстатеве і статеве. Вегетативне розмноження — це поділ клітин, розпадань ниток або колоній, розділення талому. Безстатеве розмноження відбувається за допомогою зооспор, автоспор, апланоспор. Ці спеціалізовані клітини виникають усередині вегетативних клітин або у спеціальних органах шляхом поділу внутрі-

шнього вмісту, який інтенсивно відбувається у період сприятливих умов (влітку). Статевий процес полягає у злитті двох гаплоїдних гамет у диплоїдну зиготу і відбувається частіше восени. Форми статевого процесу досить різноманітні, що пов'язано з особливостями будови гамет, які можуть бути однаковими або різними за розмірами, рухомими або нерухомими.

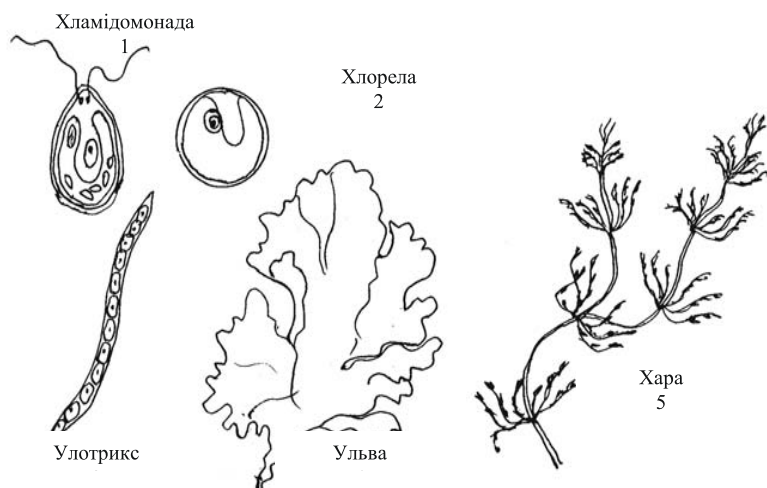


Рис. 3.19. Водорості з різними типами таломів:
1 – монадний, 2 – колоїдний, 3 – нитчастий, 4 – пластинчастий,
5 – харофітний.

У переважної більшості водоростей відбувається кратне зменшення числа хромосом під час проростання зиготи. Дорослі форми (домінуюче покоління) мають гаплоїдний набір хромосом. У діатомових та деяких бурих водоростей зигота проростає без редукції числа хромосом.

☑ Водорості, весь життєвий цикл яких проходить у диплоїдній фазі називаються диплобіонтами.

У високоорганізованих зелених, бурих і червоних водоростей зигота без редукції проростає у диплоїдну форму, яка формує органи безстатевих розмноження, де внаслідок мейотичного поділу

утворюються гаплоїдні спори. Проростаючи, вони утворюють гаплоїдну форму, яка продукує гамети.

☑ Спосіб розвитку з послідовним чергуванням диплоїдної і гаплоїдної форм називається зміною поколінь або репродуктивним циклом. Диплоїдне покоління – це спорофіт, а гаплоїдне – гаметофіт.

Для водоростей характерні різні типи зміни поколінь в циклі розвитку:

- ізоморфна – спорофіт і гаметофіт морфологічно не відрізняються один від одного (наприклад у зеленої водорості ульви, у деяких червоних та бурих водоростей);
- гетероморфна – спорофіт домінує в циклі розвитку, більший за розмірами, гаметофіт – редукований (наприклад у бурій водорості ламінарії).

Основними умовами існування водоростей є наявність вологи і світла. Незначна частина водоростей здатна до наземного існування, більшість мешкають у водному середовищі.

Водорості водойм мають дуже широкий спектр пристосування до абіотичних умов середовища. Деякі представники здатні існувати у гарячих джерелах і полярних морях. На Північному Уралі, на Камчатці і на острові Нова Земля цікавим явищем є “червоний сніг”. Його відтінки змінюються від блідо-рожевого до темно-малинового. Це результат розвитку різних видів хламідомонад, які накопичують у клітини різні речовини, які забезпечують їх функціонування при низьких температурах. Водорості здатні пристосовуватися до різноманітного спектру солоності води – від прісної до ропа. Наприклад, дюналиєла (із відділу зелених) забарвлює воду солоних озер у червоний колір. Розселення водоростей на різних глибинах обумовлено явищем хроматичної адаптації – наявності різноманітних за складом пігментів, які здатні сприймати сонячні промені, які проникають на різні глибини. Тому представники бурих та червоних водоростей утворюють зарості на значних глибинах у морях та океанах. У залежності від глибини, на якій мешкають водорості, вони складають планктон, бентос і перифітон.

☑ Планктон — це дуже дрібні водорості, які знаходяться у товщі води у завислому стані.

До цієї групи відносяться хламідомонада, вольвокс, пандорина, мікроцистис. Планктон має велике значення у живленні як малих, так і дуже великих водних тварин. Наприклад, саме планктон є основним харчовим продуктом для велетенських ссавців — китів.

☑ Бентос — водорості, які живуть на дні водойм.

До цієї групи відносяться харові та багато діатомових водоростей. Бентос відіграє значну роль в утворенні гірських осадових порід.

☑ Перифітон — це водорості, якими обростають підводні предмети і вищі рослини водойм (представники діатомових, бурих, зелених, червоних водоростей).

Водорості, які живуть поза водоймами, об'єднують у такі екологічні групи:

☑ Едафітон — це водорості, які живуть у товщі ґрунту або на його поверхні.

У ґрунті живе понад 700 видів водоростей. Це деякі вошерії, ботридії та інші.

☑ Аерофітон — це наземні водорості, які поселяються на корінні і стовбурах дерев, на скелях.

На корі тополь бурий наліт утворює трентеполія, на багатьох породах зелений наліт - плеврокок та інші. На твердих вапнякових породах поселяються “свердлярчі” водорості. Вони поступово проникають у глибину і розростаються там, виділяючи кислоти, які розчиняють вапно.

☑ Симбіонти — це водорості, які пристосувалися до життя на різноманітних живих організмах.

Відома одноклітинна водорість, яка присутня у клітині одного з видів інфузорій. Клітини водоростей знайшли всередині тіла личинки бабки, всередині черв'яка конволюта, на ніжках водяного кліщика. Одноклітинні зелені водорості входять до складу лишайників (див. далі).

Водорості як продуценти утворюють значну біомасу у водних екосистемах. У Світовому океані вони щорічно створюють близь-

ко 550 млрд. тон органіки. Це 1/4 частина всієї органічної речовини планети. У процесі фотосинтезу водорості виділяють також кисень, який є основою життя у Світовому океані. У комплексі з бактеріями вони беруть участь у процесах самоочищення води.

Водорості не лише важливий компонент різноманітних екосистем, але і широко використовуються людиною у господарській діяльності. Деякі види традиційно вживаються у їжу та згодуюються свійським тваринам (ламінарія, порфіра). Водорості використовуються як добрива, багаті на мікроелементи. Крім того, вони є важливою сировиною для отримання альгінатів, спиртів, ацетону, органічних кислот, ефірів, різноманітних ферментів, вітамінів, антибіотиків та інших біологічно активних речовин. З водоростей добувають агар (сировина для мікробіологічної і харчової промисловості), папір, мікроелементи (особливо галогени).

Лишайники

Подвійна природа лишайників була з'ясована близько 150 років тому, хоча як організми вони були відомі людству ще з часів до нашої ери. Німецький вчений С. Швенденер довів комплексну будову лишайників з клітин водоростей та грибних гіфів. Вченими виявлено близько 26 тисяч видів лишайників, які поширені в різних рослинно-кліматичних зонах.

Про систематичне положення лишайників нині існує два погляди. Місце лишайників у царстві гриби як групи ліхенізованих грибів базується на панівній ролі грибного компонента в тілі лишайника. Головною підставою для віднесення лишайників до нижчих рослин є наявність автотрофного компонента - водорості, який забезпечує незалежне існування лишайників в середовищі. Давнє походження (понад 200 млн. тому) та специфічні ознаки лишайників вказуються на їх автономність в системі органічного світу.

☑ Лишайники — це самостійна група спорових комплексних організмів, які складаються із фікобіонту (водорості) та мікобіонту (гриба) і характеризуються специфічними особливостями:

• морфологічними (три типи слані: кіркова, листувата, кушиста)— слань у вигляді листоподібних пластинок;

- анатомічними (гомеомерна та гетеромерна слань);
- фізіологічними (своєрідний обмін речовин між компонентами, дуже повільний ріст, значна тривалість життя);
- біохімічними (наявність лишайникових кислот);
- екологічними (поширення залежно від наявності субстратів).

Фікобіонт в тілі лишайника представлений переважно зеленими водоростями (з родів требуксія, хлорела, хлорокок), рідше – синьо-зеленими (носток, глеокапса). Мікобіонт у більшості лишайників представлений сумчастими грибами з аскоміцетів, рідше – базидіомицетів (переважно тропічні види).

Тіло лишайника (талом або слань) утворене переплетеними гіфами гриба, між якими розташовані клітини водоростей. За анатомічною будовою розрізняють два види талому:

- гомеомерний – клітини водорості розташовані більш-менш рівномірно поміж грибними гіфами (більш древня форма);
- гетеромерний – впорядкована пошарова структура: верхній і нижній кірковий шари, зона водоростей, серцевинний шар (у більшості лишайників) (рис. 3.20а).

Кірковий шар лишайників утворений щільним плетивом ниток грибного міцелію. З нижнього боку утворюються пучки грибних гіф (ридзини), якими відбувається прикріплення лишайника до субстрату.

Колір слані лишайників – сіруватий, попелястий, бурий, оливковий, фіолетовий, помаранчевий, яскраво-жовтий або майже чорний – обумовлений складом пігментів, концентрацією кислот та інших речовин, які містяться в оболонках грибних гіф.

За морфологічною будовою лишайники поділяють на три групи:

- накипні (коркові) – слань у вигляді кірочки, яка міцно зростається з субстратом;
- листуваті – слань у вигляді листоподібних пластинок;
- куцисті – слань має вигляд більш-менш розгалужених куциків.

Накипні або коркові лишайники мають зернисту, порожнисту, бородавчасту, бугорчасту, дрібно лопатеву слань у вигляді плям, які щільно зростаються з субстратом. Накипні лишайники є най-

чисельнішою (80% від усіх лишайників) та найпоширенішою групою (наприклад, види з родів леканора, лецідея, біатора, рінодіна та ін.).

Листуваті лишайники мають вигляд пластинок з лопатями по краях, різні за формою, розмірами, забарвленням. Найчастіше на корі листяних дерев зростають види з родів пармелія, фісція, ксанторія (рис. 3.20 в).

Куцисті лишайники – різноманітні за будовою. Їх лопаті бувають плоскими або циліндричними, простими чи розгалуженими, розширеними чи звуженими. Лишайники, що ростуть на ґрунті (представники роду кладонія) утворюють первинну недовговічну лускату слань, і вторинну – у вигляді вертикальних виростів (вилчастих, шиловидних, келихоподібних тощо). Лишайники, що зростають на корі дерев мають звисаючу розгалужену лопатеву (види з роду рамаліна, евернія) або циліндричну слань (уснея відома під назвою “бородач”). Слань куцистих лишайників різних розмірів – від декількох міліметрів до десятків сантиметрів.

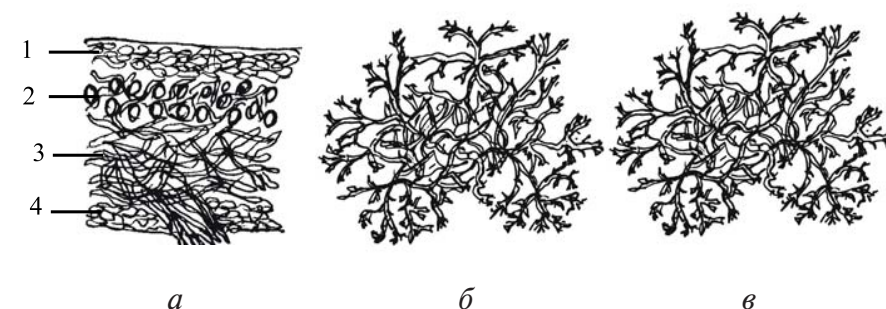


Рис. 3.20. Анатомічна та морфологічна будова лишайників:
 а – гетеромерна слань лишайника (1 – корковий шар, 2- зона водоростей, 3 – серцевина із гіфів гриба, 4 – ридзини);
 б – куцистий лишайник цетратія степова;
 в – листуватий лишайник пармелія темно-бура.

На поверхні слані лишайників часто утворюються плодові тіла грибного компонента у вигляді дрібних дисків, в яких дозрівають

грибні спори. Проте таке розмноження є неефективним для лишайників, оскільки відсутній водоростевий компонент.

Основним шляхом розмноження лишайників є вегетативний, за допомогою утворів, що містять обидва компоненти – соредії та ізидії. Вони являють собою скупчення клітин водоростей, оточених гіфами гриба, які формуються в зоні водоростей. Соредії у вигляді порохнистої маси утворюють прориви у корковому шарі, вкриваючи поволокою слань лишайника, а ізидії утворюють горбковидні або палочковидні вирости, вкриті корковим шаром.

Довгий час вважали, що взаємодія грибів та водоростей у лишайниках має мутуалістичний характер – гриб постачає воду, забезпечує мінеральне живлення та дихання, а водорості відповідають за фотосинтез і органічне живлення. Насправді ж відношення між грибом і водоростями досить складні з елементами паразитизму та сапрофітизму. Гриб в тілі лишайника використовує не лише синтезовані водоростями органічні речовини, але і відмерлі частини їх тіла. Наслідком такого специфічного обміну речовин є повільний ріст (0,025–8 мм в рік) і довга тривалість життя – 50–4500 років.

На розповсюдження лишайників впливають екологічні фактори середовища – вологість, рівень освітлення, температура складу субстрату тощо. Однією з умов поселення та росту лишайника є довготривала нерухомість субстрату. По відношенню до субстрату виділяють такі екологічні групи лишайників:

- Епіфіти – зростають на корі дерев.
- Епігеїди – оселяються на ґрунті.
- Епіліти – зростають на кам'янистих субстратах (гранітах, вапняках, бетонних спорудах).
- Епіксили – зростають на оголеній (пні) або обробленій (забори, старі будівлі) деревині.

Лишайники – піонери рослинності. Вони займають такі екотопи, в яких не можуть існувати інші рослини, більш високоорганізовані. Лишайники першими заселяють неродючі місця, відіграють велику роль у руйнуванні гірських порід і первинному ґрун-

тоутворенні. Наприклад, на піщаних ґрунтах першою стадією заростання є лишайникова. І в соснових лісах домінують різні види кущистих лишайників (особливо кладонії), оскільки відсутня конкуренція з боку вищих рослин.

Лишайники розповсюджені у різних природних зонах (від Крайньої Півночі до тропіків) і є важливим компонентом екосистем. Найбільшу біомасу лишайники утворюють у тундрі, де домінують в рослинному покриві і є цінною кормовою базою для оленів (ягель – сукупність кущистих лишайників).

Лишайники відрізняються від інших рослин дивовижною стійкістю до впливу чи змін абіотичних факторів. Вони витримують різну ступінь освітлення, вологості, значні періоди посухи, різкі коливання температур, великі дози радіації. Але дія антропогенного фактора (насамперед, забруднення повітря) виявилась згубною для багатьох видів лишайників. Найбільш чутливими до забруднень повітря оксидами сірки, азоту виявились кущисті епіфітні лишайники (уснея, евернія). Встановлено, що окремі види листуватих (ксанторія настінна, пармелія борозенчаста) та коркових є толерантними (стійкими) до забруднень. Ці властивості лишайників використовують для оцінки стану повітря у містах шляхом ліхеноіндикаційного картування.

☑ Ліхеноіндикація – застосування лишайників у якості біологічних індикаторів навколишнього середовища.

Лишайники використовуються у геології для визначення віку льодовикових морен, гірських обвалів тощо, у фармакології для одержання антибіотиків (алекторія, цетрарія, кладонія, пармелія, уснея, евернія), у парфумерії для отримання ароматичних речовин і фіксаторів запахів (лобарія, евернія).

В Україні відомо понад 1000 видів лишайників, з яких найбільше різноманіття характерне для Карпат та Криму. 27 видів лишайників є рідкісними і занесені у Червону книгу України.

Вищі рослини

Поява вищих рослин, пов'язана з виходом рослин на сушу, знаменувала новий важливий етап в розвитку рослинного світу на Землі. У зв'язку з пристосуванням до умов життя на суші у рослин

виникла ціла система внутрішніх тканин різного функціонального призначення з одночасною зовнішньою диференціацією тіла на окремі органи. Ускладнення рівня організації вищих рослин було зумовлено новими умовами середовища. Поряд з цим для вищих рослин характерна висока ступінь універсализації, яка виявляється у спільних рисах, що притаманні всім сучасним відділам:

- наявність розвинених вегетативних органів (коренів та пагонів);
- поява системи провідних тканин та механічних елементів;
- правильне ритмічне чергування поколінь в циклі розвитку з переважанням спорофіта та поступовою редукцією гаметофіта (окрім мохів);
- наявність багатоклітинних статевих органів — антеридіїв та архегоніїв;
- статеве розмноження по типу оогамії;
- утворення однакових спор (рівноспорові) і різних спор (рівноспорові).

Розвиток вказаних ознак у вищих рослин зумовив ту величезну різноманітність форм рослин, яку ми тепер спостерігаємо на Землі.

Вищі рослини поширені у всіх рослинно-кліматичних зонах, пристосувавшись до різноманітних умов навколишнього середовища.

Розглянемо особливості життєвого циклу вищих рослин, складається з чергування двох ядерних фаз і двох поколінь: гаметофіту і спорофіту.

☑ Гаметофіт — це статеве гаплоїдне покоління вищих рослин, на якому розвиваються статеві органи, де утворюються гамети.

Статеві органи вищих рослин, як правило, багатоклітинні. У залежності від типу гамет, вони поділяються на антеридії і архегонії.

☑ Антеридії — округлі тільця, зовнішня оболонка яких укрита стерильними клітинами. Спермагенні клітини утворюють чоловічі гамети — рухомі сперматозоїди.

☑ Архегонії — колбоподібні тільця, оточені стерильними клітинами. В них формується нерухома жіноча гамета — яйцеклітина.

Після дозрівання гамет у спеціалізованих органах гаметофіту відбувається їх злиття — запліднення.

☑ Оогамія — тип статевого розмноження, при якому зливаються спеціалізовані гамети — жіноча яйцеклітина і чоловіча сперматозоїд.

Після злиття гамет утворюється диплоїдна зигота, із якої розвивається спорофіт. У спорових рослин необхідною умовою для запліднення є наявність краплинно-рідкого середовища, яке забезпечує рух і злиття гамет. У процесі еволюції вищих рослин відбувалося поступове спрощення (редукція) антеридіїв і архегоніїв.

☑ Спорофіт — це нестатеве диплоїдне покоління вищих рослин, на якому формуються органи безстатевого розмноження — спорангії. У спорангіях, шляхом редукційного поділу, формуються гаплоїдні спори, які забезпечують безстатеве розмноження.

Із спор розвивається гаметофіт. Спори вищих спорових рослин можуть бути однаковими (рівноспорові) або різними (різноспорові). Дрібніші за розміром спори називаються мікроспорами, а більші — мегаспорами. З мікроспори розвивається чоловічий гаметофіт, а з мегаспори — жіночий. У насінневих папоротей, які стали предками насінневих рослин, мегаспорангій перетворився на насінневий зачаток. Після запліднення в ньому розвивається зародок, а сам насінний зачаток перетворюється у насінину.

Особливості циклу розвитку з певним співвідношенням та будовою поколінь відображають шляхи еволюції вищих рослин. Розвиток вищих рослин, крім мохоподібних, пішов у напрямку ускладнення домінуючого покоління - спорофіту і поступового спрощення гаметофіту (рис. 3.21). В умовах наземного життя розмноження спорами набуло особливого значення і для забезпечення виживання виду необхідна була велика кількість спор. Тому у вищих рослин спостерігається збільшення розмірів спорофіта, що відбувається на розширенні його фотосинтезуючої поверхні для накопичення достатньої кількості органічних речовин.

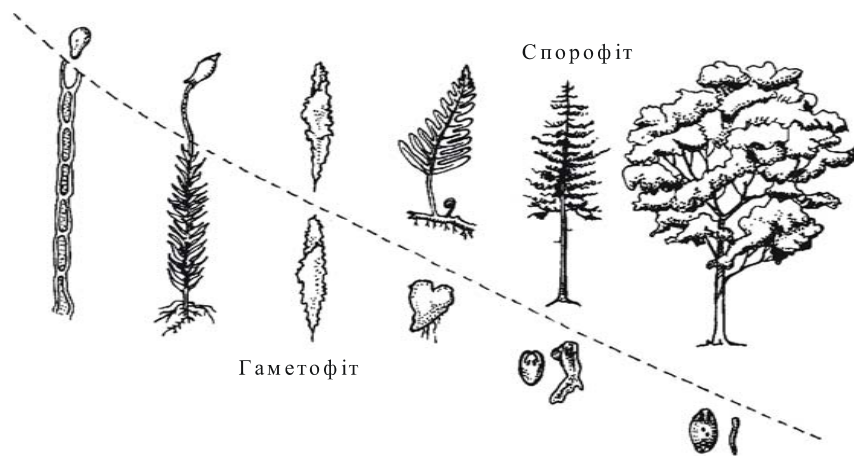


Рис. 3.21. Співвідношення між гаметофітом і спорофітом у рослин різних систематичних груп

Найголовніша перевага насінневих рослин у тому, що статевий процес у них не залежить від наявності крапельно-рідкого середовища, а насінина має багатоклітинний зародок, запас поживних речовин та захисну оболонку. Завдяки цьому вони змогли розселитися по всій Землі і стали прогресивною групою вищих рослин. У сучасній флорі нараховують понад 350 тис. видів вищих рослин. Вони поділяються на 8 відділів (шість спорових та два насінневих):

- Мохоподібні;
- Риніоподібні;
- Псилотоподібні;
- Плауноподібні;
- Хвощеподібні;
- Папоротеподібні;
- Сосноподібні (Голонасінні);
- Магнолієподібні (Покритонасінні).

Залежно від особливостей анатомічної будови вищі рослини поділяють також на безсудинні (Мохоподібні) та судинні (всі інші).

Спорові рослини

На початку XX ст. було встановлено групу вимерлих рослин — риніофітів (псилофітів), яка відрізняється від усіх вищих рослин винятковою примітивністю організації.

☑ Риніофіти — перші наземні рослини, відомі із силуру.

Це були невеликі трав'янисті рослини з безлистими теломатами, дихотомічно розгалуженими на верхівках, зі спорангіями на кінцях, які прикріплювалися до ґрунту ризоїдами. Гаметофіти невідомі. Представники риніофітів відіграли важливу роль в еволюції вищих наземних рослин як предки різних відділів вищих спорових рослин.

☑ Псилотофіти — найменша за чисельністю у сучасній флорі група вищих спорових трав'янистих рослин (12 видів), поширених у вологих тропіках та субтропіках, які за примітивною будовою подібні до риніофітів.

☑ Мохоподібні — це давні за походженням невеликі наземні, рідше водянні безсудинні вічнозелені рослини, з простою будовою та переважанням гаметофіту в циклі розвитку, які становлять відокремлену гілку в еволюції вищих спорових рослин.

Існує дві точки зору на походження мохоподібних: від водоростей (бурих або зелених) та від перших наземних рослин риніофітів.

Систематичними ознаками відділу мохоподібних є:

- гаметофіт представлений у деяких пластинчастим таломом або вертикальним пагоном;
- розміри гаметофіту від 2-4 мм до 20-30 см, зростають великими скупченнями (від декількох десятків особин до декількох сотен і тисяч, утворюючи куртини, купини, подушки);
- органами прикріплення є ризоїди (коренеподібні вирости поверхневих клітин тіла);
- на гаметофіті формуються багатоклітинні статеві органи — антеридії і архегонії, запліднення відбувається у вологому середовищі;
- спорофіт у вигляді спорогону (коробочки на ніжці) розвивається на гаметофіті;

- Из спор виростає розгалужена нитчаста (рідше пластинчаста) протонема з бруньками, із яких формується гаметофіт;

- Вегетативне розмноження відбувається за допомогою виводкових бруньок;

Мохоподібні поширені в усіх рослинно-кліматичних зонах, є невід’ємними компонентами багатьох наземних екосистем. Як невибагливі організми, мохи разом з лишайниками беруть участь у перших стадіях заростання ґрунтів, оселяються на кам’янистих субстратах. Основне видове розмаїття мохоподібних припадає на помірні вологі регіони Північної півкулі. Мохи домінують у рослинному покриві тундр, лісотундр, у хвойних та мішаних лісах, на сфагнових болотах. По відношенню до субстратів виділяють екологічні групи мохів: епіфіти, епіліти, епіксили, епігеїди.

У сучасній флорі відділ мохоподібні представлені близько 25 тис. видами, які відносяться до трьох класів: антоцеротовидні, печіночники, листкостеблові. Представники антоцеротовидних (понад 300 видів) та печіночників (близько 8500 видів) мають гаметофіт у вигляді пластинчастого талому без диференціації на тканини. Їх найбільша різноманітність спостерігається в регіонах із вологотропічним кліматом, де вони здебільшого ростуть на стовбурах і гілках дерев, на вологих скелях. В областях з холодним та помірним кліматом печіночники зростають переважно на сирих і вологих ґрунтах, у тінистих лісах (найтиповіший представник маршанція поліморфна). Найчисельнішим видовим різноманіттям характеризуються листкостеблові мохи (понад 14 тис. видів), які розвивалися в напрямку ускладнення гаметофіту та спеціалізації спорогону. Їх гаметофіт завжди розчленований на стеблову частину (каулідій радіальної будови) та листоподібні сидячі філідії), які розташовані спіралью (рис. 3.22). Антеридії та архегонії утворюються групами на верхівці стебла або бічних пагонів.

☑ Дводомними називаються рослини, у яких статеві органи різної статі формуються на різних особинах, а однодомними – на одній.

Спорогони різні за розміром та формою мають стопу (гаусторію), якою прикріплюються до гаметофіту, ніжку та коробочку (спорангій) із кришечкою. Найпоширенішими в усіх частинах

світу і також на Україні є мохи з підкласу брієві. Значна участь брієвих мохів у наземному покриві лісових ценозів рівнинної частини України, у Карпатах та Криму (понад 500 видів). Найбільшим різноманіттям характеризуються представники порядків політрихові (типовий представник зозулин льон звичайний), дикранові (дикранум віничний), лунарієві (фунарія вологомірна), брієві (бріум дернистий).

Сфагнові мохи відрізняються від більшості мохів специфічними рисами будови (відсутність ризоїдів, наявність шару відмерлих пустих клітин, розгалуженість стебел), яка обумовлює їх екологічні властивості, а саме здатність до процесів заболочування та утворення торф’яних ґрунтів. Наростання пласту торфу у найсприятливіших умовах відбувається зі швидкістю 1 см за 10 років. Торф використовується як паливо, добрива, хімічна та фармакологічна сировина. В Україні сфагнові мохи (29 видів) поширені у Карпатах та на Поліссі.



Рис. 3. 22. Загальний вигляд гаметофітів – мохів із спорогонами: а – зозулин льон, б – сфагнум.

☑ Плауноподібні – найдавніші вищі судинні рослини, спорофіти яких характеризуються наявністю розвинених вегетативних органів.

Всі сучасні представники відділу – багаторічні трав'янисті, переважно вічнозелені рослини. Спорофіт наземних плауноподібних до 30 см заввишки диференційований на стебло, корінь, шиловидні або ланцетні листки, розміщені спіралью. Підземні частини пагонів мають вигляд типового кореневища. На верхівці пагонів утворюються спороносні колоски (стробіли), які складаються із осі і спорофілів, при основі яких розташовані спорангії (рис. 3.23). Серед плаунів є як рівноспорові, так і різноспорові види (селагіNELA, молодильник озерний). Гаметофіти (заростки) різноспорових плаунів одностатеві, розвиваються швидко за рахунок поживних речовин, що містяться в спорі. Гаметофіти рівноспорових плауновидних підземні або напівпідземні, м'ясисті, дрібні за розмірами (2–20 мм), двостатеві, ведуть сапрофітний спосіб життя (здебільшого у симбіозі із грибами) і дозрівають протягом 1–15 років.

Предки сучасних плаунів і хвощів процвітали на Землі понад 400 мільйонів років тому. Серед викопних плауноподібних (лепідодендрони) і хвощевидних (каламіти) поряд із трав'янистими були могутні деревовидні форми до 15 м заввишки, розквіт яких спостерігався у палеозойську еру.

Участь у рослинному покриві плауновидних незначна. Найвища видова різноманітність плаунів характерна для тропічної та субтропічної зон, у біоценозах помірних широт вони є компонентами здебільшого хвойних та мішаних лісів як на рівнині, так і в горах. Це представники родів плаун (плаун булавовидний), баранець, дифазіаструм та інші. На території України плауноподібні представлені 12 видами, з яких 7 є рідкісними (занесені до Червоної книги України) і потребують охорони.

☑ Хвощевидні – багаторічні трав'янисті рослини, спорофіт яких має пагони з чітко вираженими члениками (меживузлями) і вузлами з кільчасто розміщеними листками.

Відділ становить лінію еволюції членистостеблових форм, що виникли і розвинулися з риніофітів. Інша назва хвощеподібних – клинолисті.

Спорофіт складається з горизонтального розгалуженого підземного стебла (кореневища), від якого відходять корені і надземні пагони. Від кожного вузла пагону відходять вторинні гілочки,

на яких утворюються лускоподібні листочки. На кінцях деяких гілочок розвиваються спороносні органи – спорангієфори, які найчастіше мають вигляд верхівкових стробілів. Спорофіти деяких видів хвощів (хвоща польового) представлені двома типами пагонів – буруватим весняним (спороносним) і зеленим літнім (асимілюючим). Спори проростають у нитчастий заросток, на якому розвиваються органи, що продукують гамети. Із зиготи, після запліднення, розвивається спорофіт.

Для хвощів характерне вегетативне розмноження за допомогою кореневища. Переважна більшість сучасних хвощеподібних – рівноспорові рослини.

У сучасній флорі це єдиний відділ, який представлений одним класом з одним порядком, родиною та родом із 32 видів, які входять до складу різних фітоценозів. Більшість видів хвощів, які зростають на Україні (9 видів) – вологолюбні види, тому ростуть переважно на болотах на вологих луках, по берегах річок (хвощ прирічковий, хвощ болотний, хвощ лучний). В листяних та мішаних лісах зростає хвощ зимуючий із цупкими прямостоячими вічнозеленими пагонами спорофіту, та хвощ лісовий із довгими м'якими гілочками. Рідкісними у флорі України є реліктовий вид – хвощ великий та малопоширений вид – хвощ рябий (рис. 3.23).

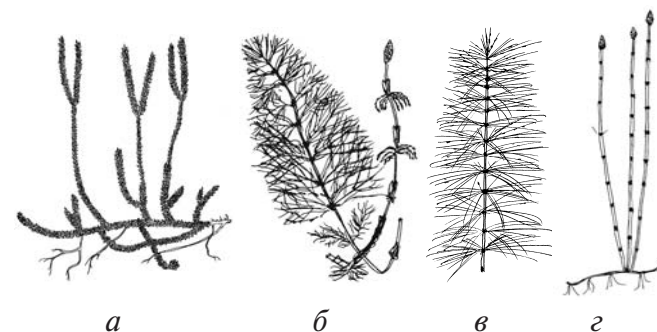


Рис. 3.23. Представники плауновидних та хвощевидних флори України: а – плаун булавовидний, б – хвощ лісовий, в – хвощ великий, г – хвощ рябий.

Плауноподібні і хвощеподібні представляють самостійні гілки дрібнолистої лінії еволюції вищих спорових рослин. Центральну гілку макрофільної лінії еволюції представляють папоротеподібні, які є найчисельнішою та найрізноманітнішою групою у сучасній флорі вищих судинних рослин.

☑ Папоротеподібні – викопні та сучасні багаторічні трав'янисті, рідше деревні та ліановидні рослини, здебільшого наземні або епіфіти, інколи водяні.

Систематичними ознаками відділу папоротеподібних є:

- спорофіт як домінуюча фаза в циклі розвитку, має розвинений корінь, стебло (надземна частина вкорочена, підземна у вигляді кореневища) і здебільшого великі перисто-складні листки (вайя);

- розмножуються вегетативно (кореневищем, виводковими бруньками); безстатеві (спорами), статеві (гамети зливаються при наявності вологи).;

- спорангії розміщені групами як правило з нижнього боку листової пластинки, утворюючи соруси, рідше – на окремих спороносних пагонах;

- більшість представників – рівноспорові папороті, є різноспорові;

- гаметофіт рівноспорових папоротей двостатевий автотрофний пластинчастий або бульбовидний заросток, у різноспорових – редукований, одностатевий, розвивається у спорангіях.

За систематичними ознаками відділ папоротеподібні поділяють на 7 класів, серед яких представники чотирьох класів є викопними, а трьох – по різному представлені у сучасній флорі. Так, вужачкові та маратієві папороті як найдавніші за походженням з ознаками примітивної будови включають незначну кількість видів (близько 200) і мають обмежене поширення.

Найчисельнішим та найпоширенішим є клас багатоніжкових папоротей (понад 9 тис. видів) до складу якого входять три підкласи: багатоніжки, сальвінієві, марсилієві.

Розглянемо будову і цикл розвитку папоротевидних на прикладі типової рівноспорової папороті наших лісів – щитника чоловічого (папороті чоловічої). Домінуючим поколінням у циклі розвитку па-

поротей є спорофіт (рис. 3.24). Спорофіт щитника – це багаторічна трав'яниста рослина з товстим коротким кореневищем. Вайї прикореневі, двічіперисторозсічені, до 25 см завдовжки. У другій половині літа на нижньому боці листка утворюються купки спорангіїв – соруси. Гаплоїдні спори утворюються внаслідок мейотичного поділу археспоріальної тканини, що міститься у спорангіях.

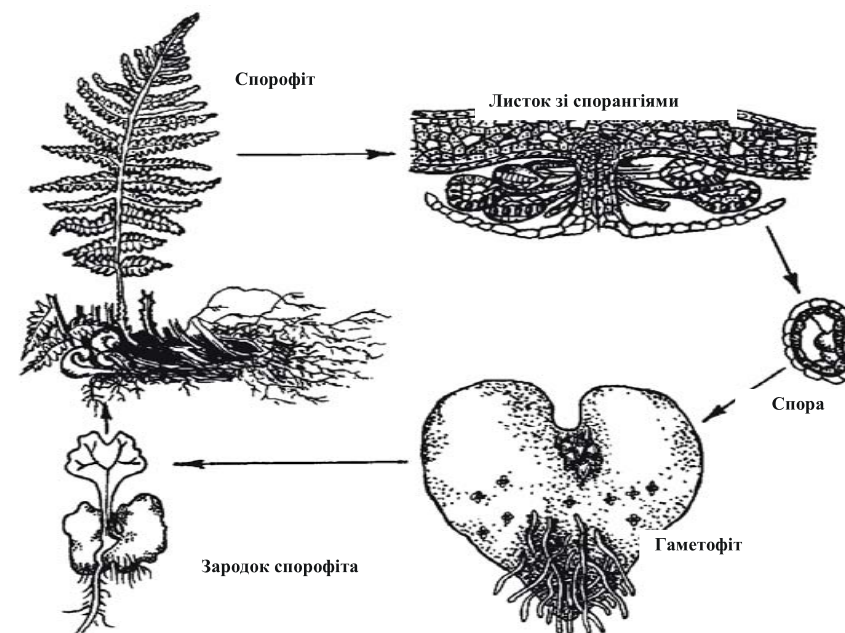


Рис. 3.24. Цикл розвитку папороті, щитник чоловічий

У сприятливих умовах спори проростають у двостатевий гаметофіт, який має вигляд серцеподібної пластинки до 1 см у діаметрі і називається заростком. До субстрату заросток кріпиться ризоїдами. Гамети утворюються в антиридіях і архегоніях. Запліднення папоротей відбувається в умовах підвищеної вологості (під час дощу або рясної роси). Зигота проростає у зародок, який до утворення кореня і наземних вегетативних органів живиться за рахунок заростку.

Різноспорові папороті відносяться до підкласів сальвінієвих та марсилієвих. Їх представники мешкають у заболочених місцях, на мілководдях (марсилія чотирилиста), у водоймах (сальвінія плаваюча). Вказані види як релікти занесені до Червоної книги України. У різноспорових папоротей утворюються спори двох типів — мікроспори і макроспори. З мікроспор розвиваються чоловічі заростки (мають лише антеридії), а з макроспор — жіночі (мають лише архегонії). Гаметофіт різноспорових настільки редукований, що розвивається у спорангіях. Спорофіти водних папоротей однорічні.

Найбільше видове різноманіття сучасних папоротеvidних спостерігається в регіонах із субтропічним та тропічним кліматом. У вологотропічних лісах зростають деревовидні (представники роду ліптотерис) і багаторічні трав'янисті (види з роду ціатея), як наземні, так і епіфітні (платіцеріум оленерогий). У помірних широтах найчисельнішою є папороті з порядку ціатеєвих: у вологих затієних лісах види з родів щитник та безщитник, в розщілинах скель папороті з родів аспленій, листовик, багатоніжка (рис. 3.25 б).

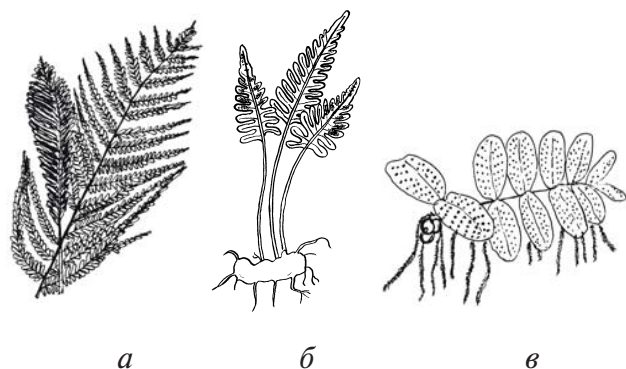


Рис. 3. 25. Представники реліктових папоротей флори України:
а — страусове перо звичайне, б — багатоніжка звичайна,
в — сальвінія плаваюча.

У флорі України папороті представлені 55 видами, з яких 11 є рідкісними і занесені до Червоної книги України (зокрема релікти гронянка півмісяцева, вудсія альпійська, сальвінія плаваюча).

Розквіт папоротеподібних припадає на карбон. У цей період вони були переважно деревовидними і формували вологі болотисті ліси. Із зміною клімату вони відмерли, утворивши поклади кам'яного вугілля. Деякі сучасні види папоротей використовуються як лікарські та декоративні рослини.

Насінневі рослини

Голонасінні та покритонасінні відносяться до насінневих рослин. На відміну від спорових, вони являють собою більш високий рівень еволюційної організації, який проявляється в таких рисах:

- всі насінневі рослини різноспорові;
- гаметофіт роздільностатевий, редукований до декількох клітин, розвивається у спорангії;
- головним зачатком для розвитку і розселення є якісно нове утворення — насіння, яке містить зародок, утворений у результаті злиття чоловічої (нерухомої спермії) і жіночої гамет,
- статевий процес повністю втратив залежність від крапельно-рідкої води. Злиття гамет відбувається у процесі запліднення у результаті росту пилкової трубки.
- насіння досягає або відкрито на лусках у шишках або всередині плоду.

Зародок, захищений насінневими оболонками, дозволив насінневим рослинам широко розселитися по планеті і зайняти численні екологічні ніші. Насіння не лише захищає зародок від ушкоджень, але і містить певний запас поживних речовин, який забезпечує його розвиток. Відмінність між голонасінними і покритонасінними полягає у тому, що у останніх насіння вкрите додатковою захисною оболонкою — плодом. Насінневі рослини надзвичайно різноманітні — від малесенької ряски, яка має лише декілька міліметрів у діаметрі, до велетенських мамонтових дерев, висота яких перевищує сто метрів.

Предками насінневих рослин вважаються насінневі папороті (клас вимерлих голонасінних), у яких мікроспорангій перетворився на насінневий зародок.

☑ Голонасінні — відділ насінневих архегоніат, як сучасних, так і викопних, виключно деревовидних форм (дерев, кущів, ліан).

Характерні риси голонасінних:

- спорофіт — багаторічна вічнозелена деревовидна рослина;
- органами розмноження є стробіли (шишки), як правило, одностатеві;
- чоловічий гаметофіт представлений двоклітинним пилком, жіночий — багатоклітинним тілом із архегоніями;
- вторинна деревина із трахеїдами, рідше — із судинами;
- моноподіальний тип галузження.

Серед голонасінних є представники двох ліній еволюції:

- макрофільної — з широкими листками (представники більш древніх груп — гінкгові, саговники);
- мікрофільної — з видозміненими листками у хвою (соснові, кипарисові)

Особливості циклу розвитку голонасінних пов'язані із процесами спорогенезу, запилення, запліднення та розвитку насіння.

☑ Жіночі шишки називаються мегастробілами, а чоловічі — мікροстробілами.

Мегаспорогенез і формування жіночого гаметофіту (багатоклітинний утвір із архегоніями) відбувається у мегастробілах. Весь розвиток жіночого гаметофіту проходить на спорофіті у насіннево-му зачатку, розташованому при основі шишкових лусок. Мікроспрогенез відбувається у пилкових мішках мікροстробіл. З кожної мікроспори формується чоловічий гаметофіт (пилкове зерно). Воно вкрите двома оболонками:

- екзиною — зовнішньою;
- інтиною — внутрішньою.

Після того, як пилко потрапляє на насінневий зачаток, він проростає, утворюючи пилкову трубку. Вона несе спермії і сприяє тому, що він зливається з яйцеклітиною, утворюючи зиготу. Поява пилкової трубки — один з ароморфозів у розвитку рослинного світу, що забезпечило можливість запліднення без води і мало величезне значення для рослин в умовах наземного способу життя. На схемі 3.26 показаний цикл розвитку сучасних голонасінних на прикладі сосни звичайної.

Щороку на верхівках пагонів сосни утворюються буруваті дрібні жіночі шишки, при основі мегаспорофілів яких утворюються насінні зачатки. На бічних пагонах розташовані скупчення жов-

тих чоловічих шишок, в яких навесні утворюється багато пилку. Зрілий пилко переноситься вітром. У перший рік відбувається запилення жіночих шишок. Процес запліднення триває протягом року, а розвиток насіння у жіночій шишці — понад 12 місяців. Після дозрівання шишка розкривається і насіння розповсюджується вітром за допомогою сухого шкірястого виросту — крильця. У різних видів голонасінних протяжність циклу розвитку коливається від 3-х місяців до 3-х років.

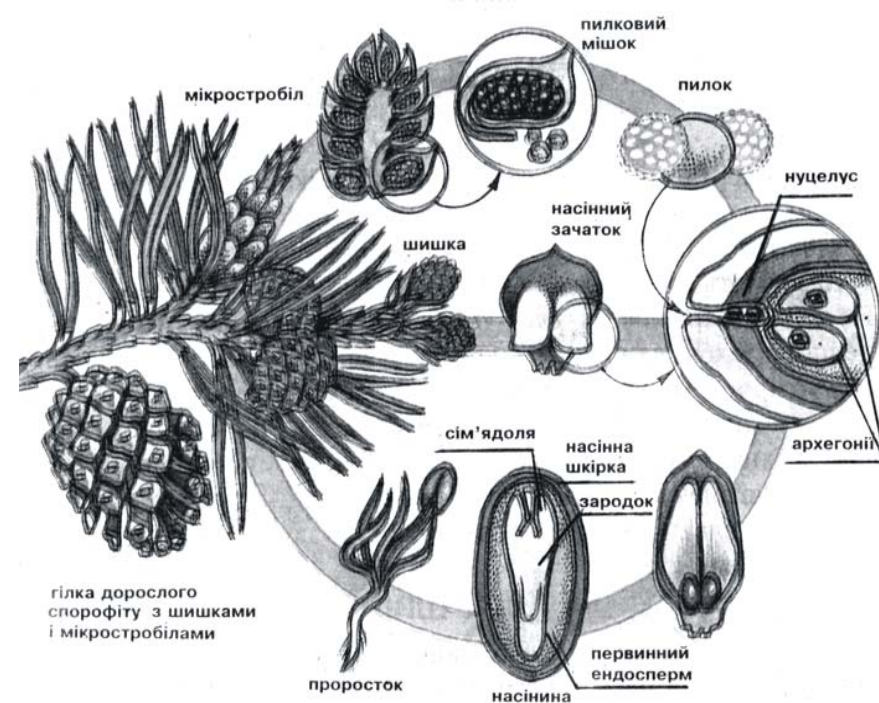


Рис. 3. 26. Цикл розвитку сосни звичайної

Сучасна флора голонасінних нараховує близько 800. Незважаючи на відносно малу кількість видів, саме голонасінні є основними породоутворюючими формами у сучасних лісах помірною та холодного поясу.

За різними класифікаційними схемами голонасінні поділяють на три або шість класів. Представники класів насінні папороті та бенетитові — виключно викопні рослини. Їх розвиток припадає на карбон. Насінні папороті є вимерлою перехідною ланкою, яка зв'язувала папороті і голонасінні. Виходячи з викопних решток, палеонтологи зробили висновок, що вони нагадували сучасні деревоподібні папороті, але, на відміну від них, були здатні до вторинного потовщення і мали справжні насінні зачатки, що містилися на листках. За багатьма ознаками (будова листків, стебла, насінних зачатків) насінні папороті були схожі із сучасними та викопними саговниками, які відомі з карбону. Бенетитові були не лише деревними, але і трав'янистими рослинами. Найбільшого розквіту вони досягли у юрський період. Саме у бенетитових лісах бродили динозаври. Бенетити зовні були подібні до саговників, мали великі перисті листки, які розташовувалися на верхівці стебла. На відміну від інших голонасінних, шишки бенетитових були двостатевими.

Саговникові процвітали у мезозойську еру. У наші часи саговники збереглися в тропіках та субтропіках Південно-Східної Азії, Африки, Америки і Австралії (близько 100 видів). Сучасні саговники — деревоподібні рослини з колоновидним нерозгалуженим, частіше невисоким стовбуром (із серцевиною, деревиною, корою) та кроною великих, здебільшого перистих, шкірястих листків. Двodomні рослини. Чоловічі стробіли видовжені, жіночі мегаспорофіли жовтуватого кольору містяться на верхівці стовбура і не оформлені у стробіл.

Гнетові займають особливе положення серед голонасінних. Вважається, що вони походять від бенетитових. Ці рослини мають багато рис, які наближають їх до покритонасінних. Так, наприклад, у вторинній деревині гнетових є судини. У них сильно редукований гаметофіт. Мікроспорофіли і мегаспорофіли мають покриви. Статевий процес нагадує подвійне запліднення покритонасінних. Більшість представників цього класу належать до вимерлих рослин. Представники родів гнетум, ефедра, вельвічія, які збереглися у сучасній флорі, відрізняються будовою та особливостями розвитку, а також екологічними властивостями. Види роду ефедра мають членисті пагони з листками у вигляді лусочок, що є

приспосовуванням до посушливих і напівпустельних умов, в яких вони мешкають. Їх ареал охоплює степові та пустельні екосистеми Європи, Середньої Азії, Індії, Китаю, Північної і Південної Америки. У пагонах ефедри міститься алкалоїд ефедрин, який використовують як ліки. Вельвічія має дерев'янисте стебло, два листки, які ростуть протягом життя і розриваються від вітру на довгі пасма. Вона зустрічається у одній з найсуворіших пустель світу — у пустелі Наміб у Південно-західній Африці. Єдине джерело вологи для вельвічії — тумани. На думку деяких дослідників, ця рослина може сягати віку 950 — 1500 років. Види роду гнетум — здебільшого деревовидні ліани із шкірястими цілісними листками, які зростають у вологотропічних лісах Азії, Африки, Південної Америки.

Клас гінкгових включає викопну групу часів мезозою. Зі всього різноманіття гінкгових нині зберігся лише один вид — гінкго дволопатеве, батьківщина якого — Південно-Східна Азія. Гінкго — дводомне високе дерево (до 30-40 м заввишки), з пірамідальною кроною, яку утворюють віялоподібні черешкові листки з дихотомічним жилкуванням. Як реліктову екзотичну та цінну лікарську рослину гінкго культивують у ботанічних садах і парках Європи.

☑ Реліктовими називають дуже давні за походженням і в сучасних умовах вимираючі види.

Найчисельнішим та найпоширенішим у сучасній флорі є клас хвойні. З'явившись у карбоні, свого розквіту вони досягли у юрський період. Але, на відміну від попередніх груп, виявилися більш стійкими до похолодання, тому і розселилися в зонах з помірним і холодним кліматом. Значне різноманіття хвойних спостерігається у гірських системах. Хвойні відіграють велику роль в утворенні ландшафтів Землі, оскільки майже 95% лісів земної кулі складаються або лише з хвойних, або є мішаними. На північній півкулі значні площі утворюють хвойні ліси із різних видів сосни, ялини, модрина, ялиці. Саме види цих родів мають широкі географічні ареали, відносно вузькими характеризуються такі роди як псевдотсуга, кипарисовик, кедр, туя, дуже вузькими — ендемічні та реліктові види з родів секвоядендрон, кріптомерія, кунінгамія, туйовик.

У сучасній флорі відомо близько 600 видів соснових, переважна більшість — мешканці Північної півкулі. Це дерева або чагарники з чітко виділеним головним коренем. У більшості соснових гілки розміщені кільцями. Щорічне утворення нового кільця дозволяє визначити вік рослини. Деревина складається з трахеїд та ситовидних трубок, судини відсутні. За незначним винятком, це вічнозелені рослини з голчастим листям, яке називають шпильками або хвоєю. Шпильки зібрані у групи і розташовані на вкорочених пагонах. Кількість шпильок на пагоні — систематична ознака хвойних. Утворення гамет і насіння відбувається у шишках.

Сосни — одна з найбільших груп серед хвойних. Їх нараховується близько 100 видів. Найпоширенішою деревною рослиною лісів як України, так і інших країн Європи є сосна звичайна. Вона виступає як вид-едифікатор природних лісів Полісся.

☑ Вид-едифікатор — основна пороудоутворююча рослина лісу, навколо якої формується лісове рослинне угруповання.

Сосна звичайна — це невибагливе і швидкостигле дерево. Тому її використовують для штучних насаджень на борових терасах річок з метою закріплення ґрунтів по всій Україні. В лісових біоценозах сосна дає притулок для численних лісових мешканців, особливо птахів. Американські вчені встановили, що старі суховерхі сосни — улюблене місце для гніздування 11 видів дятлів, 3 видів поповзнів, 2 видів мухоловок, 7 видів сов, 3 видів ластівок. Шпильки — основний корм для цінного мисливського птаха глухаря. Молоді пагони активно об'їдає велетень наших лісів лось.

У гірському Криму едифікатором є сосна кримська. А у високогір'ях Карпат зростає сосна гірська (найменша за розмірами). На відміну від сосни звичайної та кримської, сосна кедрова (зростає в гірських районах центральної Європи) має по 5 шпильок у пучку, а в шишках утворюються великі насінини з високим вмістом кедрового масла. Сосна крейдяна зростає на крейдяних відслоненнях у Донецькій області. Обидва останні види як реліктові занесені до Червоної книги України.

Едифікатором Карпатських темнохвойних лісів є ялина звичайна. У садовому господарстві розводять також блакитні ялини родом з Північної Америки — ялину колючу і ялину Енгельмана.

Специфічного кольору ці дерева набувають завдяки восковому нальоту, який у природі захищає дерево від надмірного випаровування. Блакитні ялини стійкі до атмосферного забруднення, тому добре ростуть у містах.

Тис ягідний у Європі зустрічається лише у Карпатах, Криму і на Кавказі. Це реліктове дерево (до 27 м заввишки) характеризується надзвичайною довговічністю (до 1000 років). Насіння тису вкриті соковитими принасіниками.

Модрина — один з небагатьох листопадних видів хвойних, об'єднує біля 20 видів. В Україні це дерево зустрічається лише у посадках.

До хвойних належать дерева, які вражають своїми розмірами. Секвої (мамонтові дерева) — гігантські реліктові дерева, які збереглися у Північній Америці. Їх висота сягає 140 м, а товщина — 40 м. Кора у старих рослин завтовшки 70 см. Вона, як губка, втягує воду, тому секвоя зовсім не боїться пожеж. У 1 г насіння секвої міститься 400 насінин. Назва мамонтове дерево — не випадкова, адже вік окремих дерев сягає 3500 — 4000 років.

Родина кипарисових об'єднує голонасінні трьох родів з лусковидною хвоєю та невеликими за розмірами дерев'янистими, шкірястими або м'ясистими шишками. Найпоширенішими на Україні в природних умовах та культурі є представники родів кипарис, яловець, туя. Кипарис вічнозелений — середземноморський вид — культивують у Криму та на Кавказі. Яловець звичайний — утворює підлісок у соснових лісах Полісся. Яловець казацький — сланкий куш (1-1,5 м заввишки) зростає у горах Криму, Кавказу, Південної та Середньої Європи. Рідкісним для нижнього поясу Кримських і Кавказьких гір є яловець високий (занесений до Червоної книги України).

Види з роду туя поширені у Північній Америці та Східній Азії. На Україні широко культивують різні форми туї західної.

У природних біоценозах України зростає 19 видів голонасінних, в тому числі 7 видів, занесених до Червоної книги України. Понад 100 видів і форм хвойних культивується у ботанічних садах, дендропарках України, а також використовуються в озелененні міст та інших населених пунктів.

☑ Покритонасінні або квіткові - пануюча у сучасній флорі та рослинному покриві Землі група насінневих рослин, які характеризуються найвищим рівнем досконалості і різноманітності у будові та пристосуванні до різних умов середовища.

Від решти вищих рослин покритонасінні відрізняються таким комплексом ознак:

- наявністю генеративного органу - квітки;
- покриттям насіння оплоднем і утворенням плода;
- подальшою редукцією чоловічого і жіночого гаметофіту;
- подвійним заплідненням;
- наявністю у деревині судин;
- різноманіттям вегетативних органів та життєвих форм.

До відділу квіткових входять дерева, кущі, в'юнкі рослини і трави, які пристосовані до різних умов навколишнього середовища. Деякі з покритонасінних повністю занурені у воду, інші ростуть у місцях, де вологи надзвичайно мало. Більшість квіткових – автотрофні, але є часткові і, навіть, повні паразити. Деякі рослини стали хижими. Вони пристосувалися до захоплення і перетравлення комах або інших дрібних безхребетних тварин. Багато покритонасінних закінчують весь цикл свого розвитку за один місяць, а є і такі, які досягають зрілості лише через 20 – 30 років. Деякі живуть лише один вегетаційний період, а деякі – протягом століть і, навіть, тисячоліть. Покритонасінні характеризуються різноманіттям форм і розмірів як самих рослин, так їх окремих частин – листя, стебел, коріння і квіток. У покритонасінних утворення мікроспори і мегаспори на спорофіті відбувається у генеративних органах – квітках. Спори проростають у гаметофіт всередині спорангіїв. Чоловічий гаметофіт (пилек) складається з двох клітин, а жіночий (зародковий мішок) має вісім клітин. Внаслідок статевого процесу з насінневого зачатка утворюється насіння, а з зав'язі і інших частин квітки – плід.

Щодо походження квіткових існує декілька гіпотез, в основу яких покладено шлях утворення квітки. За стробілярною гіпотезою квіткові походять від голонасінних (ймовірно класу бенетитових, або з якоїсь іншої відмерлої групи). Згідно із фоліарною гіпотезою предками покритонасінних були насінні папороті. Теломна

гіпотеза вказує на ймовірні шляхи походження квіткових від папоротеподібних.

У табл. 3.8 наведена порівняльна характеристика голонасінних і покритонасінних.

Таблиця 3.8

Відмінності між голонасінними і покритонасінними

Ознаки	Голонасінні	Покритонасінні
Спорофіт	Дерево, зрідка кущ	Всі життєві форми
	Структурні елементи вегетативних органів менш різноманітні	Структурні елементи вегетативних органів надзвичайно різноманітні
	Відсутні судини	Наявні судини
	Насінневі зачатки лежать відкрито на насінневій лусочці	Насінневі зачатки покриті плодолистиками
	Немає відозмін вегетативних органів	Утворюються відозміни пагону (бульби, цибулини, кореневища) та листків (вусики, колючки)
Гаметофіт	Жіночий – ендосперм з двома і більше архегоніями; чоловічий – пилек, який містить 3 типи клітин	Жіночий – зародковий мішок з 8 клітинами; чоловічий – пилек, який містить 2 клітини різних типів
Запліднення	Одинарне: один зі спермійв зливається з яйцеклітиною одного з архегоніїв	Подвійне: один зі спермійв зливається з яйцеклітиною, а другий – з вторинним ядром центральної клітини
Насіння	Утворення насіння проходить дуже повільно, протягом 1,5 – 2 років, інтервал між запиленням і заплідненням може тривати 13 місяців	Утворення насіння триває від 3 – 4 тижнів до одного вегетаційного періоду
	Ендосперм гаплоїдний	Ендосперм триплоїдний
	Зародок найчастіше має більше двох сім'ядоль	Зародок має одну або дві сім'ядолі
	Насіння лежить відкрито на насінневій лусочці	Насіння вкрите плодом

Основні систематичні ознаки квіткових, за якими їх поділяють на підкласи, порядки, родини:

- будова квітки, тип суцвіття;
- тип плоду;
- особливості вегетативних органів.

Більшість учених поділяє відділ покритонасінних на два класи (рис. 3.27):

- Дводольні або Магнолієвидні;
- Однодольні або Лілієвидні.

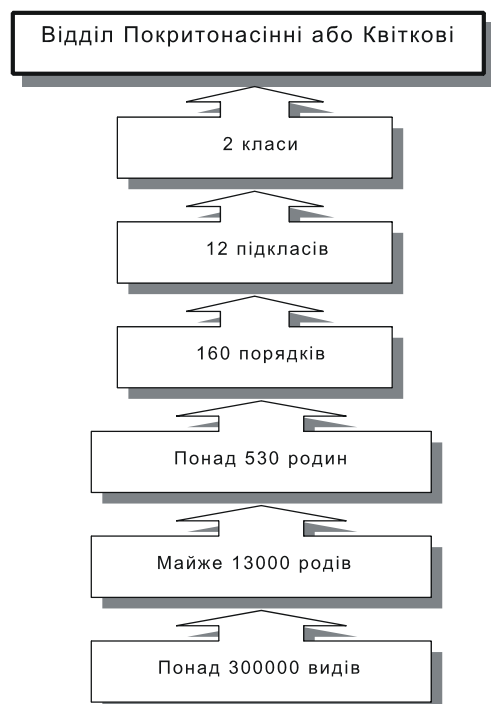


Рис. 3.27. Основні таксони покритонасінних.

Порівняльна характеристика цих класів наведена у табл. 3.9. Наведені ознаки характеризують найбільш типових представників класів дводольних і однодольних, тому вони не завжди співпадають для всіх без винятку рослин. Серед дводольних є рослини з деякими ознаками однодольних і навпаки. Так, наприклад, у деяких дводольних є одна сім'ядоля (чистяк), дугове жилкування листя (подорожник), а у однодольних спостерігається потовщення стебла (пальмові - юкка, драцена).

Таблиця 3. 9

Порівняльна характеристика класів покритонасінних рослин

Ознаки	Клас Дводольні	Клас Однодольні
Вегетативна форма	Дерева, кущі, трави	Переважно трави
Коренева система	Стрижнева, мішана	Мичкувата
Форма листя	Прості, складні	Прості, цільнокраї
Жилкування	Сітчасте	Паралельне, дугове
Стебло	На поперечному розрізі стебла провідні пучки розташовані по колу, чітко видно кору і серцевину	Провідні пучки розміщені безладно, немає чіткого розподілу внутрішньої частини стебла на кору і серцевину
Провідні пучки	Відкриті, мають камбій, за рахунок якого потовщується стебло і утворюються вторинні тканини	Закриті, вторинного потовщення стебла не відбувається
Зародок	Має дві сім'ядолі, які містять запас поживних речовин, ендосперм не розвинений	Одна сім'ядоля, запас поживних речовин міститься у ендоспермі
Квітка	Здебільшого п'яти- або чотиричленна	Здебільшого тричленна

Дводольні або магнолієвидні

До класу дводольних відноситься біля 75% видів квіткових рослин. Різноманіття дводольних поділяють на 8 підкласів. Розглянемо характеристику та представники типових родин з різних підкласів.

☑ Підклас магноліїди об'єднує як деревні (родина магнолієвих, лаврових), так і багаторічні трав'янисті наземні (родина хвилівникові) та водні (родина лататтевих, лотосових) рослини, давні за походженням та наявністю примітивних ознак у будові квіток, плодів

Родина магнолієвих включає переважно вічнозелені субтропічні дерева і кущі. За будовою квітки, плода та деякими іншими ознаками магнолієві наближені до голонасінних. Практичне значення цих рослин полягає у високих декоративних якостях. На півдні України розводять вічнозелену магнолію великоквіткову і магнолію лілійну. У парковому господарстві багатьох українських

міст зустрічається тюльпанне дерево (батьківщина – Північна Америка).

Родина хвилівникових у флорі України представлена двома видами, які є типовими для лісових фітоценозів. Копитняк європейський – тінелюбна типова рослина широколистяних лісів. Хвилівник звичайний зростає у заплавах лісах.

Типовими ознаками лататевих є розвинене кореневище, цілісні великі листки на довгих черешках, квітки поодинокі, двостатеві. В Україні найбільш поширені у прісних водоймах (найчастіше, старицях) глечики жовті та латаття біле. У тропічних водоймах (заплави Амазонки) мешкає вікторія королівська. Представники родини лотосових ростуть у Африці, Азії, Північній Америці.

☑ Підклас ранункуліди включає родини жовтецевих, півонієвих, макових, квітки яких мають багато тичинок і маточок.

Родина жовтецевих об'єднує багаторічні трави, зрідка кущі і ліани, найчастіше з простими листками, які поширені переважно в помірних та холодних областях (понад 2000 видів, з них 152 – на Україні). Оцвітину квіток проста або подвійна, п'ятичленна, плоди різної будови (листянки, сім'янки, рідше ягоди або коробочки). Жовтецеві часто виступають як важливі компоненти рослинного покриву на вологих луках, у лісах, степах. Серед них чисельною групою є первоцвіти (анемона жовтецева та дібровна, пшінка весняна, горицвіт весняний, сон чорніючий, с. білий). Найчисельнішим у флорі України є рід жовтець. Деякі представники жовтецевих відомі як лікарські (горицвіт, аконіт, сокирки, калюжниця), деякі – як декоративні (ломиніс, дельфіній, орлики).

☑ Підклас гвоздиковидні об'єднує родини гвоздичних, кактусових, лободових, гречкових з багаторічних або однорічних трав'янистих, рідше здерев'янілих рослин, які поширені як в азидних (посушливих), так і помірних зонах. Найбільшим флористичним та систематичним різноманіттям у флорі України характеризується родина гвоздичних, види якої беруть участь у трав'янистому покриві лучних, степових та узлісних ценозів (рід гвоздика, смілка, мильнянка, зірочник, лещиця та ін). Основною систематичною ознакою родини є подвійна п'ятичленна оцвітину з виїмчастими на верхівці (або роздільними) пелюстками та плодом ко-

робочка (рідше горішок). Важливе господарське значення мають представники родин лободових (буряк, шпинат) та гречкових (гречка, щавель, ревень, гірчак).

☑ Підклас гамамеліди об'єднує дерева і чагарники, квітки яких здебільшого анемофільні, безпелюсткові чи взагалі без оцвіттини, одностатеві (рідше двостатеві), зібрані у сережкоподібні суцвіття, плоди – сім'янка або крилатка. Досить давня за походженням група деревних листопадних чи вічнозелених рослин, проте у сучасній флорі відіграють важливу роль як едифікатори лісів (родина букові, березові, ліщинові, горіхові). Основними лісоутворюючими породами з родини букових є бук лісовий (Карпати), бук східний (Крим), дуб черешчатий або звичайний (Лісостепова зона), з родини березових – береза бородавчаста, береза пухнаста, вільха клейка, з родини ліщинових – граб звичайний, ліщина звичайна. Найбільші площі в Україні широколистяних лісів з переважанням дуба звичайного (на Лівобережжі) та граба звичайного (на Правобережжі). Деревина дуба високої якості: міцна, довговічна. Внаслідок інтенсивних рубок площі дібров значно скоротилися. Тому перед лісовим господарством нашої країни стоїть завдання по відновленню цієї цінної культури. Едифікаторами Кримських гірських лісів є дуб скельний та пухнастий. У гірських місцевостях Японії зростають ендемічні види берези – ліщинолиста і японська вишнева. Лише у Гімалаях, на висоті 3 – 4 тисячі метрів росте береза біла китайська.

☑ Ендемічні види – організми з вузьким ареалом, характерні лише для певних територій та регіонів.

☑ Підклас діленіїди охоплює близько 100 родин з різноманітними ознаками. До нього належать дерева і чагарники (представники родин вербові, липові, в'язові, шовковицеві), напівчагарники (вересові), багаторічні, дворічні та однорічні трав'янисті рослини з родин капустяні, гарбузові, мальвові, кропивові, молочайні.

Однією з найбільших є родина капустяних або хрестоцвітів (близько 3200 видів із 380 родів). Вони поширені на всіх континентах, але переважно у помірних і холодних зонах, аж до Арктики. За життєвими формами, головним чином, трави, зрідка – кущі. У флорі України набули поширення понад 220 видів. Мають чіткі

систематичні ознаки: квітки чотиричленні, суцвіття – китиця або волоть, плід – стручок або стручечок. Найважливіше господарське значення має капуста городня або звичайна. Вона займає до 30% площ, відведених під городні культури. Це трав'яниста дворічна рослина, яка у перший рік вегетації утворює качан. Внаслідок багатовікової культури було створено багато різновидностей капусти (капуста білоголова, червоноголова, брюссельська, савойська, цвітна, кольрабі та кормова). Головки капусти мають вагу від 0,5 до 20 кг. Одна головка містить у середньому близько 90% води, 1,8% білків, 0,2% жирів, 5,4% вуглеводів (у тому числі 2% цукрів), 1,6% клітковини, 1,2% мінеральних речовин, а також 300 мг/г вітаміну С. Серед капустяних є медоноси (види роду гірчиця), технічні олійні (рапс, рижій, катран абіссінський тощо). Чисельною є група бур'янів (наприклад, свиріпа, хрінниця, редька дика).

Родина гарбузових включає переважно однорічні трави, зрідка – кущ і або невеликі дерева (700 видів). Центри видового різноманіття – Східні Гімалаї, Південно-східна Азія і Південна Америка. Листя досить велике, пальчастолопатево або пальчаторозсічене. Характерні видозмінені листки – вусики. Оцвітина зростається у трубку, віночок зрослий. Квітки найчастіше різностатеві. Рослини дводомні. Плід ягодоподібна гарбузина, зрідка – ягода. Найпоширеніші культурні рослини належать до родів огірок, дині, кавун, гарбуз. У флорі України у дикому вигляді зустрічається лише переступень – лікарська рослина.

☑ Підклас розиди - один з найбільших у класі дводольних, включає понад 55000 видів із 64 родин. Найчисельнішими та найпоширенішими є представники родин розові, бобові, зонтичні. Значну участь у природних фітоценозах України мають деревні представники родин кленові, жостерові, калинові, бузинові, а також багаторічні та однорічні трави з родин валеріанові, геранієві, льонові, товстолисті.

Родина розові налічує до 100 родів, понад 3000 видів. У флорі України представлено понад 150 видів деревних та трав'янистих рослин. За рядом ознак родина розових поділяється на сім підродин, із яких у флорі України характерні представники лише чотирьох (табл. 3.10).

Таблиця 3.10

Характеристика підродин родини розових

Ознаки	Підродини родини розових			
	Спірейні	Шипшинові	Яблуневі	Сликові
Життєві форми	Кущі, багаторічні трави	Вічнозелені і листопадні дерева, кущі, ліани, багаторічні трави	Дерева, кущі	Дерева, кущі
Листки	Складні і прості	Складні	Складні і прості	Прості
Прилистки	Опадають	Зберігаються	Опадають	Опадають
Зав'язь	Верхня	Верхня	Нижня	Верхня
Плід	Збірна листянка	Збірний горішок (сім'янка) або збірна кістянка	Яблуко	Кістянка
Формула квітки	*Ca ₍₅₎ Co ₍₅₎ A ₇ G ₍₆₋₁₀₎	*Ca ₍₅₎ Co ₍₅₎ A ₇ G ₇	*Ca ₍₅₎ Co ₍₅₎ A ₇ G ₍₅₎	*Ca ₍₅₎ Co ₍₅₎ A ₇ G ₍₁₁₎
Представники	Спірея або таволга	Шипшина, суниця, малина, перстач	Яблуня, груша, горобина, глід, айва	Вишня, черешня, слива, абрикос, персик, черемха

Практичне значення родини дуже велике. До неї належать важливі плодові (яблуня, груша, вишня, слива, абрикос та ін.), ягідні (малина, ожина, суниця), декоративні (троянда, черемха, горобина), лікарські (перстач, глід, родовик) рослини. У флорі України родина розових представлена 289 видами із 40 родів.

Родина бобових (метеликових) – одна з найчисельніших. Вона нараховує близько 18000 видів, 650 родів. У флорі України зустрічається понад 300 видів бобових. Представники цієї родини мають різноманітні життєві форми – дерева, кущі, ліани, багаторічні та однорічні трави. Більшість трав ростуть у помірних широтах, а дерева і кущі – у тропічних та субтропічних зонах. Листки у бобових складні, здатні видозмінюватися у вусики. Квітки дуже характерні – метеликового типу. Оцвітина подвійна, зросло пелюсткова. Віночок – з 5 різних за формою пелюсток, верхня називається парусом, бокові – веслами, а нижні зрослі – човником. Плід біб з різною кількістю насіння. Насіння бобових надзвичайно багате на білок. У гороху його вміст може становити до 34% від сухої маси, у

нута — до 31%, у люпину — до 61%. За якістю харчового білка перше місце займають квасоля і сочевиця. Саме завдяки поживності насіння багато видів бобових — важливі сільськогосподарські культури. Наприклад, люпин, соя, горох, люцерна. Представники цієї родини мають важливе значення у формуванні рослинного покриву у багатьох кліматичних зонах. Значна участь бобових у травостої степових та лучних фітоценозів України (представники родів астрагал, зіновать, буркун, люцерна, лядвенець, чина, горошок).

До родини селерових (зонтичних) належить понад 3000 видів (близько 300 родів). Вони поширені по всій земній кулі. У флорі України — близько 150 видів. Всі роди цієї численної родини дуже подібні між собою, особливо за будовою вегетативних органів. Основна життєва форма — багаторічні трави, зрідка напівкущі або кущі. Стебло має всередині порожнину і може бути до 4 м заввишки. Листя з розсіченими листовими пластинками. Квітки з редукованою чашечкою, п'ятичленим правильним віночком. Характерна ознака родини — суцвіттям простим або складним зонтиком. До цієї родини відносяться такі городні культури, як морква, селера, петрушка, кріп. Як лікарські використовують дягель, любисток, болиголов.

☑ Підклас губоцвітовидних охоплює 52 родини рослин, які мають зрослопелюсткові квіти і характеризуються великим різноманіттям багаторічних трав'янистих рослин, незначним — деревовидних. Серед останніх значне поширення мають представники родини маслинових (маслина, ясен, бузок, форзиція, жасмин). У флорі України найчисельнішими є родини ранникових, губоцвітів, шорстколистих. У природних фітоценозах України поширені представники родин маренових, подорожникових, тирличевих. Важливі дикорослі та культурні рослини належать до родини пасльонових.

У родині пасльонових нараховується понад 2200 видів, які належать до 85 родів. У середніх широтах це, головним чином, трав'янисті рослини, а у тропіках — кущі і дерева. Листя просте з розсіченою листовою пластинкою. Квіти правильної п'ятичленної форми. Плід — ягода або коробочка. До цієї групи відносяться лікарські, харчові та технічні рослини. Найбільш відомий представ-

ник пасльонових — паслін бульбоносний (картопля). Це однорічна (у культурі) і багаторічна (у дикому стані) трав'яниста рослина роду пасльону. Походить з Південної Америки. Харчову цінність мають видозмінені підземні пагони — бульби. Пересічна вага бульби — 50 — 150 г. Вони містять 12 — 24% крохмалю, близько 2% білка, до 1% клітковини і мінеральних речовин, 0,2 — 0,3% жирів, вітаміни С, А, В₁, В₂, Р. Картопля — це не лише харчовий продукт, але і сировина для крохмале-патокової і спиртової промисловості, цінний корм для худоби. Важливими городніми культурами є також помідори (томати), перець, баклажани. Як технічні культури вирощують тютюн і махорку. Лікарські властивості має беладонна, блекота, декоративні — петунія.

До родини губоцвітів (глухокропивових) входить близько 200 родів і понад 35000 видів, поширених по всій земній кулі, особливо в областях із сухим і жарким кліматом. Переважно трав'янисті рослини із чотиригранним стеблом, супротивними простими листками, квітки з віночком двогубої (однугубої) форми. У флорі України близько 200 видів, які є типовими компонентами степових лучних, лісових та гідрофільних фітосистем (чебрець, шавлія, материнка, м'ята, зеленчук, глуха кропива, чистець та ін.).

☑ Підклас астериди об'єднує переважно трав'янисті багаторічні або однорічні рослини, які поширені в усіх рослинно-кліматичних зонах.

Родина айстрові належить до найбільш чисельної групи дводольних рослин і об'єднує понад 20000 видів і близько 1300 родів. У флорі України представлено понад 800 видів айстрових. Це одна з найпоширеніших і високоорганізованих родин квіткових рослин. Усі види айстрових мають високу енергію як насінневого, так і вегетативного розмноження. Характерна ознака родини — наявність суцвіття кошик. Ззовні він вкритий обгорткою з видозміненого верхівкового листа. До складу суцвіття входять різноманітні за формою і будовою квіти:

- трубчасті — двостатеві;
- язичкові — двостатеві;
- несправжньоаязичкові — маточкові;
- лійкоподібні — стерильні.

Плід – сім'янка, нерідко з чубчиком або плівчастою короною. Господарське значення айстрових надзвичайно велике. Серед них є цінні олійні (соняшник, сафлор, мадія), каучуконосні (кок-сагиз, тау-сагиз, гваюла), кормові і овочеві (топінамбур, латук, артишок), лікарські (ромашка лікарська, арніка, череда, деревій, пижма, полин гіркий, мати-й-мачуха, кульбаба) рослини. До цієї родини належить велика кількість декоративних рослин (айстри, жоржини, хризантеми, чорнобривці). Зустрічаються також бур'яни – будяк, лопух, волошка, осот, злинка.

Однодольні або лілієвидні

Клас однодольних нараховує близько 63000 видів, об'єднаних у три підкласи (майже 3000 родів, понад 100 родин). Основні життєві форми – трави. Деревя, кущі і ліани зустрічаються зрідка. На відміну від дводольних, у еволюційному відношенні однодольні – це цілісний природний ряд, у якому окремі порядки і родини мають споріднену спеціалізацію. Вони тісно взаємопов'язані перехідними формами. Крім наведених у табл. 3.11 відмінностей двох класів покритонасінних, ознаками однодольних є:

- у флоемі відсутня луб'яна паренхіма, вона складається лише з ситовидних трубок і клітин-супутників;
- у провідному пучці ксилема огинає флоему;
- листорозташування дворядне;
- запасні продукти і продукти метаболізму (ефірні олії, дубильні речовини, алкалоїди, глікозиди тощо) менш різноманітні, а їх молекули мають більш просту будову, ніж у дводольних.

Серед різноманітних абіотичних факторів, які впливають на рослини, вологість посідає одне з чільних місць. Між двома класами покритонасінних по відношенню до цього фактору спостерігаються деякі відмінності. На відміну від однодольних, трав'янисті дводольні рослини – це, головним чином, мезофіти. Серед однодольних, навпаки, багато високоспеціалізованих рослин, пристосованих до особливих умов існування – гідрофітів, геофітів, галофітів, ксерофітів, ефемерів.

Однодольні посідають чільне місце у формуванні трав'яного покриву, багато видів є важливими культурними рослинами.

☑ Підклас алісмаїди включає водяні або болотні трави з архаїчними ознаками (близько 500 видів). Типовими представниками водноємних є види з родин рдесникові (рдесник плаваючий, рдесник кучерявий, рдесник гребінчастий) та жабурникових (жабурник звичайний, елодея канадська). Невід'ємними компонентами прибережно-водних фітоценозів є види з родин сусакові (сусак зонтичний) та частухових (частуха подорожникові, стрілолист стрілолистий).

☑ Підклас ліліїди – найбільший серед однодольних. Об'єднує різноманітні за будовою та поширенням як в помірних, так і тропічних зонах переважно трав'янисті рослини. Особливий цикл розвитку мають ефемероїди, які квітнуть навесні – із родин лілійні (тюльпан, рябчик), гіацинтові (проліска, гіацинтник), амарилісові (підсніжник, нарцис) півникові (шафран).

☑ Ефемероїди – багаторічні рослини з коротким, переважно весняним, періодом розвитку.

Представники вказаних та багатьох інших родин (зокрема, орхідних) мають високодекоративні властивості (види з родів гладіолус, півники, лілія, гіацинт, конвалія, клівія, зозулинець та ін.). В умовах тропіків зростають такі цінні харчові рослини як банан (родина бананові), ананас (бромелієві). Найвагоміше господарське значення має родина злакових, а також цибулевих.

Родина лілійні у сучасній трактівці об'єднує багаторічні трави (близько 500 видів), у яких підземний запасуючий орган – цибулина, оцвітина проста, віночковидна, вільнопелюсткова, плід – коробочка. Типовими представниками лілійних є рід лілія (близько 60 видів), види якого поширені в Європі, Східній Азії та Північній Америці. В Україні в лісах зростає лише один вид – лілія лісова, занесений до Червоної книги України. Більшість видів культивують на квітниках (лілія біла, лілія тигрова, лілія королівська) та в оранжереях (лілія золотиста, лілія гарна). Більшість видів тюльпанів ростуть у гірських районах Середньої Азії, Кавказу. У флорі України представлено 8 видів тюльпанів, переважно у степах (тюльпан Шренка, тюльпан гранітний, тюльпан скіфський), рідше у лісах (тюльпан дібровний), які є рідкісними і занесені до Червоної книги України. Враховуючи, специфіку будови вегетативних органів (наявності відозмін у вигляді кореневища або ци-

булини), квіток та плодів із родини лілійні було відокремлено ряд інших родин, які тепер об'єднуються у порядок лілієцвіті: конвалієві (рід конвалія, купина), гіацинтові (проліска, гіацинт), цибулеві (цибуля, часник), холодкові (аспарагус).

Родина осокових включає понад 5600 видів, об'єднаних у 120 родів. Це багаторічні трави з кореневищами. Поширені на всіх континентах, більшість видів – у тропічних країнах. У помірному і холодному поясі осокові найважливіші компоненти рослинного покриву, особливо на болотах. Характерні ознаки: стебло найчастіше тригранне, зрідка циліндричне, листки лінійні, квітки переважно одностатеві, оцвітина редукована у вигляді плівок, суцвіття – простий або складний колос. Рід осока – один з найбільш поліморфних родів покритонасінних (до 1500 видів).

Родина злакових або тонконогових включає близько 11000 видів із 700 родів. Життєва форма – переважно багаторічні і однорічні трави, зрідка деревоподібні (бамбуки). Стебло циліндричне, порожнисте (соломина). Листки при основі щільно охоплюють стебло, утворюючи піхву. Суцвіття – простий або складний колос. Квіти з редукованою у півки оцвітиною, двостатеві, зрідка одностатеві, в останньому випадку рослини однодомні. Плід – зернівка. Максимальне видове різноманіття приурочене до тропічної і субтропічної зони. Важливе значення злакові мають також у формуванні трав'яного покриву у помірній зоні. Вони домінують у природних фітоценозах луків (види з родів тонконіг, кунічник, мітлиця, лисохвіст), степів (ковила, костриця, тимофіївка, келерія, житняк), боліт (очерет, лепешняк). Серед зернових злаків важливими круп'яними та хлібними культурами є пшениця, жито, ячмінь. До кормових злаків, окрім вказаних дикорослих, належать такі важливі сільськогосподарські культури як овес, кукурудза, просо, рис, сорго, цукрова тростина.

Рід пшениця включає 19 видів, які ростуть у дикому стані в Закавказзі, Африці, Малій Азії, на Близькому Сході. Найважливіше значення для харчування мають два види – пшениця тверда та пшениця м'яка. Остання займає майже 90% загальної площі

посівів пшениці на Землі. У зерні пшениці міститься 9 – 25% білка (клейковини). Зерно твердої пшениці вищої якості. Воно містить більше білка і використовується для виробництва макаронних виробів, манної крупи. Селекціонерами виведено близько 300 сортів пшениці. Рід жито налічує 12 видів. Більшість сортів жита посівного є озимими і характеризуються високою зимостійкістю та невибагливістю до ґрунтів. У природних ценозах України (піски в долині р. Дніпро) зустрічається жито дике.

Рис – головний хлібний злак у Азії, Африці, Південній Америці і Австралії, який займає друге місце у світі після пшениці. Походить з Південно-східної Азії. В Україні рис вирощують на солонцевих ґрунтах Причорномор'я, заплавах Дунаю та Південного Бугу, у Криму. Кукурудза звичайна – однорічний культурний злак родом з Америки. У дикому стані нині невідомий. У багатьох країнах це основна зернова культура.

В агроценозах поширені бур'яни із злакових – пирій повзучий, мишій зелений, мишій сизий та ін.

☑ Підклас арециди - древня група однодольних, яка об'єднує трав'янисті форми, серед яких чимало епіфітів, ліан і водних рослин, а також вториннодеревоподібні (понад 6500 видів). Переважання деревоподібних форм (пальмових) з великими листками, редукованими квітками та складними суцвіттями із розвиненим покривним листком – характерна особливість цих однодольних. Найчисельнішою є родина пальмових (близько 3000 видів), поширених в областях з тропічним та субтропічним кліматом. Найбільша видова різноманітність пальм сконцентрована в Індонезії та в Бразилії. Плоди та стовбури пальм використовують як продукти харчування (фінікова, кокосова пальма), кормові та технічні культури. У флорі України поширені види з родин ряскові (ряска мала), рогозові (рогоз вузьколистий, рогоз широколистий), ароїдні (лепеха звичайна), які є типовими компонентами водних, болотних та прибережно-водних екосистем.

Походження та еволюція вищих рослин

Сучасне видове різноманіття рослинного світу є результатом довготривалої еволюції, яка супроводжувалася коливаннями кліматичних, геологічних та інших умов на Землі. Згідно положень сучасної синтетичної теорії еволюції макроеволюція (еволюція надвидових таксонів) здійснювалася шляхом мікроеволюції (видоутворенням). Елементарними факторами мікроеволюції в популяціях являються мутаційний процес, популяційні хвилі, природний добір (рушійна форма) та ізоляція. Головними шляхами розвитку органічного світу, в тому числі рослинного, є:

☑ Ароморфоз (або морфофізіологічний прогрес) - значне підвищення рівня організації. Наприклад: поява багатоклітинності, статевого розмноження, формування вегетативних органів, поява судин, квітки, насіння тощо.

☑ Ідіоадаптація - шлях урізноманітненості ознак пристосувального характеру, що призводило до зростання чисельності та розширення ареалу різних груп рослин. Наприклад: виникнення різноманітних квіток і суцвіть (пристосування до різних запилювачів), різноманіття вегетативних органів, плодів.

Історія розвитку рослинного світу на Землі розглядається згідно геохронологічного поділу на ери та періоди, кожна з яких характеризується особливостями геологічних умов та відповідним ступенем розвитку життя. У таблиці 3.11 та наступних схемах (рис. 3.28) відображений філогенез рослинного світу.

☑ Філогенез – процес історичного розвитку як окремих видів так і систематичних груп організмів, взаємопов'язаний з онтогенезом (індивідуальним розвитком).

Доказами еволюції рослинного світу є відомості таких наук як палеоботаніка, порівняльна анатомія, біогеографія, систематика і морфологія рослин, генетика, цитологія, біохімія.

Поява первинних автотрофних організмів відбулася в архейську еру. Протягом протерозою та початку палеозою розвиток рослинного світу відбувався у водному середовищі. Основними шляхами і напрямками еволюції водоростей є:

- від одноклітинних до багатоклітинних (різних типів таломів);

- поява різних форм безстатевого та статевого розмноження (від гологамії до оогамії);
- поява чергування ядерних фаз і поколінь;
- різноманітність пігментних комплексів та запасних речовин.

Таблиця 3.11

Геохронологічна таблиця

Ера	Період	Розвиток рослинного світу	Трива- лість, млн. років	Час до на- ших днів, млн. років
Кайнозой (ера ссавців)	Четвертинний	Рослинний покрив набув сучасного вигляду	0,011 1	0,011 1
	Третинний	Розквіт і панування покритонасінних. Поширення хвойних голонасінних	63	186
Мезозой (ера плазунів)	Крейдяний	Поява і поширення квіткових	72	135
	Юрський	Панування голонасінних	46	181
	Тріасовий	Поширення голонасінних	49	230
Палеозой (ера древнього життя)	Пермський	Вимирання кам'яновугільних лісів, поява голонасінних	50	280
	Верхній і середній карбоновий	Поява насінневих папоротей	40	320
	Нижній карбоновий	Розквіт папоротеподібних	25	345
	Девонський	Поява і поширення вищих спорових	60	405
	Силурійський	Вихід рослини на сушу, поява псилофітів	20	425
	Ордовицький	Панування різноманіття водоростей	75	500
Протерозой		Поширення водоростей	100	600
	Архей	Поява водоростей різних відділів	1000	1600
		Існування бактерій і водоростей	2000	3600

Після того, як у палеозойську еру відбувся вихід рослин на сушу, наземна флора зазнала значних змін. Особливо істотними вони були для риніоподібних, псилотоподібних, плауноподібних, хвощеподібних та папоротеподібних. Ці групи пройшли історичний шлях від появи, розквіту до часткового відмирання та скорочення видового різноманіття. Саме ці рослини утворювали первісні наземні ліси, які виникли у девонський період. У кам'яновугільний період заболочені прадавні ліси переживали свій розквіт. Ма-

терики були вкриті низинними болотами, які заростали деревовидними папоротями, хвощами і плаунами. Відмерлі частини цих рослин потрапляли під воду. Саме з таких рослинних залишків утворилися сучасні родовища кам'яного вугілля.

Основними шляхами та напрямками еволюції вищих спорових рослин є:

- удосконалення будови спорофіту та редукція гаметофіту;
- від рівноспорових до різноспорових рослин;
- спеціалізація органів спороношення та способів розсіювання спор;
- відозміна мікроспорангію у насінневі зародок.

Різка зміна клімату, яка відбулася у пермський період, поклала край розквіту та домінуванню у флорі плауноподібних, хвощеподібних і папоротеподібних. На зміну їм прийшли більш високоорганізовані та пристосовані голонасінні та покритонасінні. Всі голонасінні мали спільне походження від предка, який характеризувався різноспоровістю та рядом інших ознак. Найбільш різноманітні форми голонасінних існували у мезозої.

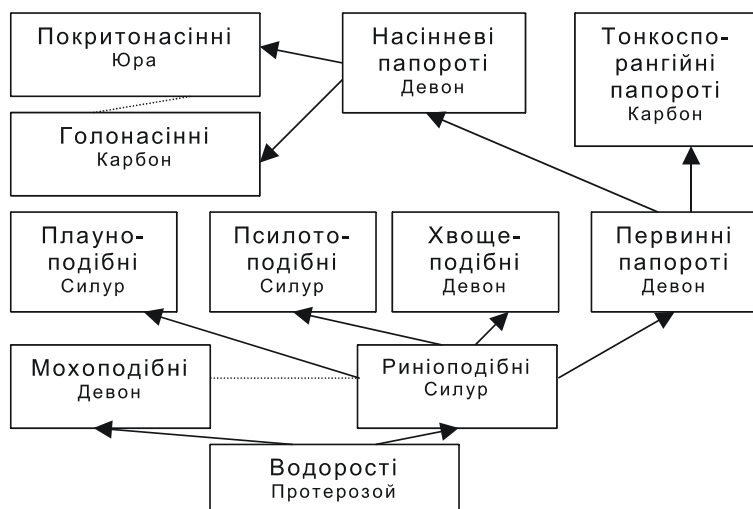


Рис. 3.28. Походження та еволюція вищих рослин

Еволюцій вищих рослин (крім вторинних водних форм) відбувалася шляхом пристосування до умов наземного існування, тобто до поступового збільшення процесу статевого розмноження від зв'язку із краплинно-рідким середовищем. Тому в мохів, хвощів, палунів, папоротей процес запліднення відбувався лише при наявності вологи для пересування сперматозоїдів. У голонасінних та покритонасінних пристосування до наземного існування набуло такого рівня, що статевому розмноженню немає потреби у водному середовищі.

Наприкінці мезозою виникають покритонасінні шляхом насамперед, таких ароморфозів, як поява квітки та плоду. Протягом кайнозою відбувається їх стрімкий розвиток і поширення завдяки різним напрямкам ідіоадаптацій, наслідком яких було виникнення різноманіття квіток в напрямку пристосування до запилювачів та розповсюдження плодів і насіння. Покритонасінні широко розповсюдились по суші у всіх кліматичних зонах, деякі пристосувалися і до існування у водному середовищі, утворюючи фітоценози, які виконують роль продуцентів у біогеоценозах. Поряд із квітковими продовжують розвиватися і поширюватися і спорові, і голонасінні рослини.

Найвища різноманітність і панівне становище квіткових у сучасному рослинному покриві Землі є прикладом явища біологічного прогресу, оскільки вони характеризуються найвищою адаптивною здатністю.

Отже, протягом історичного розвитку, на окремих територіях сформувався певний набір видів рослин, які взаємодіючи між собою та факторами навколишнього середовища утворили угруповання.

☑ Сукупність всіх видів рослин, яка історично сформувалася на певній місцевості називається флорою. Наприклад, флора квіткових України нараховує майже 5000 видів.

☑ Фітоценози – більш-менш стійкі поєднання рослин, що сформувалися в подібних умовах середовища (наприклад, лісові, степові, лучні, болотні).

Сукупність фітоценозів утворює рослинний покрив окремої території.

Сучасні процеси еволюції рослинного світу відбуваються на рівні біоценозів та біосфери під впливом історичних, кліматичних та антропогенних факторів.

Розділ 3.5

Основи зоології

На Землі немає місця, де б не зустрічалися ті чи інші представники тваринного світу. Вони посідають важливу роль у перетворенні речовини і енергії у екосистемах. Головним чином, це консументна ланка у трофічних ланцюгах. Але деякі групи тварин приймають участь також у розкладенні і редукції органічної речовини.

☑ Всю сукупність тварин на Землі називають фауною.

Поширеність та різноманітність тваринного світу здавна викликала інтерес у людини. Практичне вивчення тварин почалося ще у первісному суспільстві, коли мисливство та збиральництво були основними видами господарської діяльності.

☑ Зоологія – наука про тварин, яка вивчає різноманітність тваринного світу, будову і життєдіяльність тварин, історичний і індивідуальний розвиток, класифікацію, взаємозв'язок і взаємовідношення з навколишнім середовищем, закономірності поширення тваринних угруповань на Землі.

Зоологія як наука виникла у античні часи. Давньогрецький вчений Аристотель (384 – 322 до н. е.) – автор значних зоологічних творів “Історія тварин” і “Про виникнення тварин”. Саме у цих працях була зроблена перша спроба систематики тваринного світу. Великі географічні відкриття XVII–XVIII ст., винайдення мікроскопа та інші досягнення науки значно розширили знання про природу і дали могутній поштовх розвитку зоології. У сучасній фауні Землі нараховують більше ніж 1,5 млн. видів тварин. Крім того, не менш ніж 1 млн. видів відносять до вимерлих тварин – тих, які залишилися лише у вигляді викопних решток.

Сучасна зоологія – це комплексна біологічна наука, яка підрозділяється на систематику тварин, морфологію і фізіологію, зоогеографію та інші відділи. Як окремі галузі сформувалися розділи зоології, що вивчають окремі систематичні групи тварин. На-

приклад, гельмінтологія вивчає паразитичних червів, іхтіологія – риб, орнітологія – птахів і тому подібне. Зоологічна наука відіграє велику роль у збереженні та збільшенні видового різноманіття фауни, у розвитку науково обґрунтованого тваринництва та інших галузях людської діяльності.

Основні групи тварин

В основу зоологічної класифікації покладено філогенетичні відносини між тваринами, подібність їх за морфологічними, фізіологічними, екологічними та іншими ознаками. Така класифікація (систематика) тварин є одним з розділів зоології. Всі основні таксони тварин (тип, клас, ряд, родина, рід, вид) підрозділяються на одиниці другого порядку (підтип, підклас, підряд і т.п.). Кількість усіх названих таксонів твердо не встановлена. Так, наприклад, різних типів тварин різні наукові школи нараховують від 10 до 16. Класів тварин нараховують від 57 до 80.

Крім загальноприйнятих таксонів, тварин поділяють на підцарства Одноклітинні і Багатоклітинні, на безхребетних і хребетних (рис.3.28).

Як і у рослинному світі, розподіл тварин за таксонами по вказаних групах нерівномірний. Так, наприклад, групи одноклітинних і хребетних тварин представлені лише по одному типові (відповідно, найпростішими і хордовими). Найбільш різноманітними у систематичному розумінні є група багатоклітинних безхребетних тварин. Усі перераховані на рис. 3.28 групи, крім хребетних, відповідають окремим типам.

Безхребетні тварини

За кількістю вищих таксонів безхребетні набагато перевищують хребетних. До цієї групи відносять 10 різних типів, як одноклітинних, так і багатоклітинних тварин. Така систематична різноманітність відображає широкий спектр морфологічних та фізіологічних особливостей.

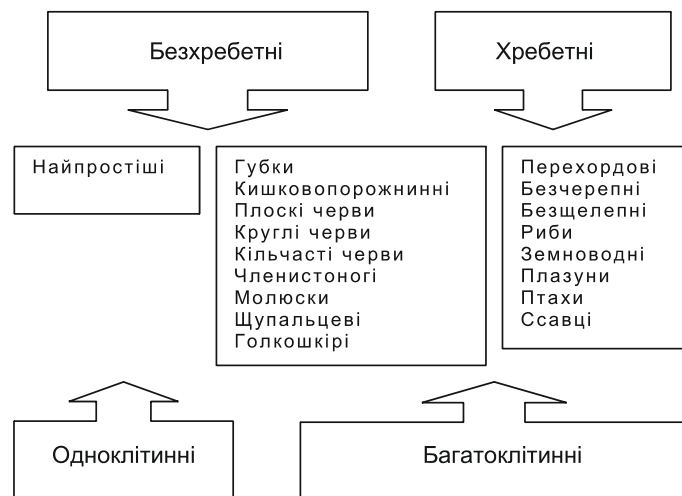


Рис.3.28. Основні групи тварин

Найпростіші

Латинська назва типу Найпростіші – Protozoa – перекладається як “первинні, найпростіші тварини”. Це повністю відповідає як їх будові, так, почасти, і функціям.

☑ Найпростіші – це одноклітинні, зрідка колоніальні, гетеротрофні організми, тіло яких складається з цитоплазми, одного або декількох ядер і органоїдів, які виконують певні життєві функції.

За несприятливих умов найпростіші виділяють захисну оболонку і утворюють цисту. Більшість найпростіших живе у водному середовищі. Залежно від різниці осмотичних тисків у клітині і середовищі, найпростіші можуть мати специфічні органоїди для видалення надлишкової води або солей. Серед найпростіших багато паразитичних форм. Кількість відомих видів перевищує 25 000. До введення нової номенклатури у 1980 році, тип Найпростіші поділяли на п’ять класів:

- саркодові;
- джгутикові;
- споровики;

- кнідоспоридії;
- інфузорії.

Сучасна номенклатура вважає Найпростіших таксоном на рівні підцарства, а класи розглядаються як окремі типи (див. роз. 3.1).

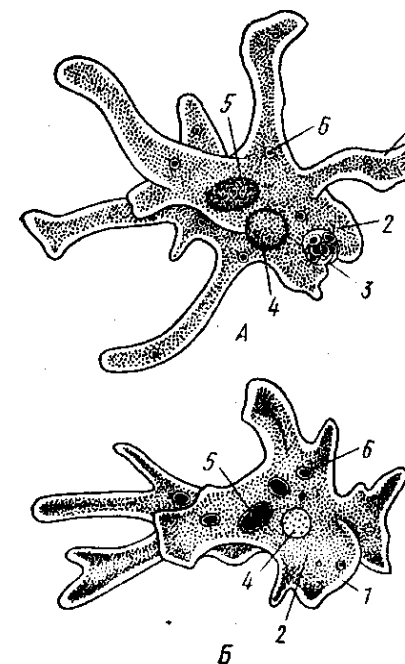


Рис. 3.29 *Амоeba proteus* (за Дофлейном).

А – що захоплює їжу; Б – що рухається; 1 – ектоплазма
2 – ендоплазма; 3 – харчові частки; 4 – скорочувальна вакуоль;
5 – ядро; 6 – перетравлювальні вакуолі

Типовий представник саркодових (п/кл Rhizopoda) покритий тонкою (75 Е) цитоплазматичною мембраною, за якою йде шар досить щільної ектоплазми. Глибше розташована напіввідка зерниста ендоплазма, яка складає основну масу тіла тварини. Найголовнішою особливістю Rhizopoda є наявність чисельних різноманітної форми виростів – псевдоподій. Форма псевдоподій весь час змінюється завдяки чому здійснюється рух тварини. Під час фор-

мування псевдоподії спочатку з'являється невеликий виступ ектоплазми. Потім він збільшується і до нього входить, немовби вливаючись, частина ендоплазми.

Залежно від умов середовища (рН, температура, вміст солей у воді і т.і.) форма псевдоподій істотно варіює.

Тіло саркодових неправильної форми, найчастіше обмежене лише плазматичною мембраною, але іноді вкрите черепашкою. Рух і живлення саркодових відбувається за допомогою псевдоподій (псевдоніжок). Цитоплазма складається з двох шарів – зовнішнього (ектоплазми) і внутрішнього (ендоплазми). Ядро або декілька ядер, травні і скоротливі вакуолі та інші органоїди розташовані у ендоплазмі. Розмноження головним чином безстатеве. Більшість саркодових – мешканці морів, але зустрічаються і прісноводні види. Морські черепашкові форми (формамініфери і радіолярії) відіграють важливу роль в утворенні осадових порід земної кори. Майже всі крейдиані відклади складаються з черепашок цих тварин. Це основні викопні форми, за допомогою яких встановлюється геологічний вік тих чи інших відкладів. Деякі саркодові пристосувалися до симбіотичного та паразитичного способів життя. Зокрема, у товстому кишечнику людини зустрічаються декілька видів непатогенних амеб. У 1875 р. росіянин Л. Леш описав збудника важкої форми дизентерії – дизентерійну амебу, яка, живлячись тканинами внутрішніх органів людини, може викликати важке захворювання і, навіть, стати причиною смерті.

Для джгутикових спільною рисою є наявність одного або декількох джгутиків. Деякі з джгутикових можуть утворювати також псевдоподії. Це дуже різноманітна група як за зовнішнім виглядом, так і за способом життя. Серед них є вільні гетеротрофні та автотрофні форми, але чимало також і паразитів. Вільні змішані гетерота автотрофні форми беруть участь у відомому багатьом явищі – “цвітінні води” прісноводних водойм, яке є одним з різновидів біологічного забруднення. Внутрішньокров'яні паразити хребтних викликають небезпечні захворювання людини та свійських тварин. Наприклад, один з видів трипанозом є збудником поширеної у тропічних країнах сонної хвороби. У хворих уражається нервова система, розвивається менінгоенцефаліт, який і стає причиною смерті.

Ця важка хвороба зустрічається у тропічних країнах. В Україні поширене, особливо серед дітей, таке небезпечне захворювання як лямбліоз. Його збудник (лямблії) був описаний у 1859 р. російським вченим Д. Лямблем. Лямблії мешкають у верхньому відділі тонкого кишечника, впливаючи на всмоктування жирів та жиророзчинних вітамінів. Вони можуть стати причиною запальних процесів у печінці та жовчних шляхах. До джгутикових відносяться також трихомонади, які можуть стати причиною багатьох захворювань, переривання вагітності та порушень у розвитку плоду.

Розміри і форма тіла джгутикових досить різноманітні – яйцеподібні, циліндричні, шаровидні, пляшкоподібні тощо. У деяких Mastigophora клітина оточена лише елементарною мембраною (такі види можуть утворювати псевдоподії), у інших шар ектоплазми утворює щільну пелікулу. Нарешті, у багатьох джгутикових на поверхні клітини виділяється специфічна оболонка, яка складається з різних речовин – хітиноподібної органіки, желеподібної (колоніальні види), клітковини (у рослинних джгутикових).

Від переднього кінця тіла беруть початок джгутики (1, 2, 4, 8 і більше – до декількох тисяч) довжиною від одиниць до десятків мікрон. У деяких родів (*Trypanosoma*, *Trypanosoma*) джгутик проходить вздовж тіла і з'єднується з ним за допомогою тонкої цитоплазматичної перетинки – *ундулюючої мембрани*, яка слугує органом локомоції тварини.

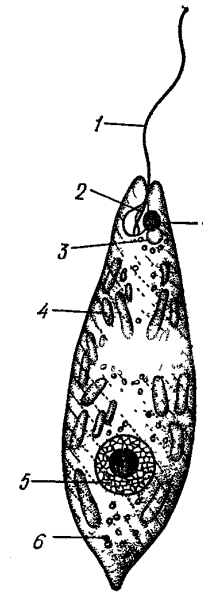


Рис. 3.30. *Euglena viridis*

- 1-джгутик
- 2 – резервуар скорочувальної вакуолі
- 3 – скорочувальна вакуоль
- 4 – хроматофори з хлорофілом
- 5 – ядро
- 6 – парамілові зерна
- 7 – вічко

В основі дії джгутиків лежить гвинтоподібний рух. Найпростіші немовби «вкручуються» в оточуюче рідке середовище. Швидкість обертання джгутика 10—40 об./сек. Ультраструктура джгутиків досить складна, проте всі їх види побудовані за єдиним принципом. Кожен джгутик має два відділи. Більшу його частину складає вільна ділянка, яка відходить від поверхні клітини назовні і є власно локомоторним апаратом. Другий відділ — базальне тіло (або *кінетосома*) — менша за розмірами частина, занурена у товщу ектоплазми. Зовні джгутик вкритий тришаровою мембраною, яка є подовженням зовнішньої мембрани клітини. Всередині джгутика розташовані одинадцять фібрил. Вздовж осі розміщені дві центральні фібрили, які виконують опорну функцію, а на периферії — ще дев'ять, причому кожна з фібрил являє собою дві «спаяні» трубочки. Локомоторна функція притаманна саме периферійним фібрилам, в той час, як центральні окрім опорної мають ще й провідну функцію. Біля основи джгутика розташоване пара базальне тіло аналогічне за функцією апарату Гольджі і є енергетичною базою локомоторної діяльності джгутика.

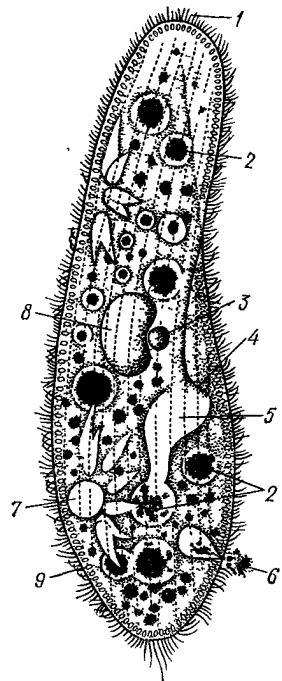
Клас споровиків об'єднує виключно паразитичних найпростіших. Вони характеризуються утворенням у процесі статевого розвитку спор, які і сприяють поширенню паразитів. Хазяїнами споровиків можуть бути різноманітні групи тварин, як безхребетних, так і хребетних. До найбільш небезпечних паразитів відносять споровиків ряду гемоспоридій, які живуть у кров'яних клітинах різних хребетних тварин. Серед них — малярійний плазмодій, збудник малярії. Хворі на малярію потерпають від важких, загрозливих для життя лихоманок, які повторюються через певний, чітко означений період. Довгий час вважали, що малярію викликає погане повітря болотистих місцевостей. Навіть сама назва хвороби з італійської перекладається як «погане повітря». Лише наприкінці XIX ст. було встановлено, що збудник малярії — мікроскопічна одноклітинна тварина. Потрапивши в організм людини, малярійний плазмодій спочатку паразитує у клітинах печінки (тканинна стадія), а потім — у еритроцитах (еритроцитарна стадія). Живучи за рахунок формених елементів крові, малярійний плазмодій при розмноженні розриває кров'яну клітину і виходить у плазму. Саме з цим етапом у розвитку паразита пов'язана виснажлива пропасниця, від якої потерпають хворі. Під час нападу

за якихось 30—60 хвилин температура тіла піднімається до 40°C, стан хворого стає дуже тяжким і може навіть перейти у кому. Адже одночасно у кров потрапляють продукти обміну плазмодія та інші токсичні речовини. Відомо 4 види малярійних плазмодіїв. Кожен з них має свій цикл розвитку, який повторюється через 48 або 72 години. Висока швидкість розмноження паразита призводить до руйнування значної кількості еритроцитів і розвитку у хворого анемії. В організмі людини проходить лише безстатеві стадії розмноження малярійного плазмодія. Статевий процес відбувається у тілі самки малярійного комара. Саме ця комаха переносить паразитів від хворих до здорових людей, сприяючи розповсюдженню малярії. У деяких країнах, наприклад, у Індії, фіксували одночасно до 100 млн. хворих на малярію. У 40—50-ті роки XX ст. у багатьох країнах, у тому числі і у Радянському Союзі, проводилася інтенсивна боротьба з цією небезпечною хворобою. Вона була успішною завдяки використанню отрутохімкатів та біологічних методів знищення комарів-переносників. На жаль, на планеті ще залишилися природні вогнища малярії, тому вона епізодично заноситься на територію України.

Кнідоспоридії — це також різноманітні паразити водних та наземних тварин. Але, на відміну від споровиків, їх цикл розвитку проходить без чергування статевого та безстатевих процесів.

Загальною рисою представників великого класу інфузорій є наявність (іноді лише на певному етапі розвитку) великої кількості війок. Це численна група, до якої відноситься понад 6000 видів. Інфузорії мають два ядра — велике (макронуклеус) та мале (мікронуклеус). Перше забезпечує живлення, ріст та інші метаболічні процеси, а друге — відповідає за розмноження. Безстатеве розмноження відбувається звичайним поділом або брунькуванням, а статеве — шляхом кон'югації. Характерною рисою безстатевих розмноження інфузорій є те, що діляться і макро- і мікронуклеус, внаслідок чого дочірня клітина отримує обидва ядра. Для статевих розмноження інфузорій характерна кон'югація, тобто тимчасове часткове злиття двох особин під час якого відбувається обмін ядрами таким чином, що після розділення партнерів їх ядра мають перекомбіновані хромосомні набори. За формою тіла та будовою інфузорії дуже різноманітні. Вільні інфузорії — хижаки, які полюють на мікробів. Вони живуть у солоних та прісних водоймах і про-

сто вологих місцях. Цікавою групою є симбіотичні інфузорії, які поселяються у рубці жуйних. Вважається, що, на відміну від бактерій і грибів, вони не є життєво необхідною складовою мікробної популяції рубця. Але встановлено, що тварини, у яких немає інфузорій, відстають у розвитку від тих, у яких ці симбіонти присутні.



Інфузорії – найскладніші за будовою найпростіші. Цитоплазма завжди поділена на два шари – зовнішня (ектоплазма або корт екс) і ектоплазма. Корт екс утворює щільну еластичну пелікулу, яка складається з подвійної зовнішньої, подвійної внутрішньої мембран та проміжку між ними. Зовні тіло інфузорії вкрите війками які беруть початок в ектоплазмі від кінетосом. Ультраструктура війок ідентична структурі джгутиків. У багатьох інфузорій в ектоплазмі залягають захисні утворення – трихоцисти. При подразненні трихоцисти вистрілюють назовні перетворюючись на довгу пружну нитку, яка втикаючись у тіло ворога вприскує отруйну речовину паралізуючої дії.

Ротовий отвір найчастіше розташований на вентральній стороні тіла. Війки, розташовані в області ротового отвору, диференціюються в мембранели, які направляють їжу до ротового отвору.

Рис. 3.31. Інфузорія-туфелька *Paramecium caudatum* (за Полянським)

- 1 – війки
- 2 – травні вакуолі
- 3 – мікро нуклеус
- 4 – ротовий отвір
- 5 – глотка
- 6 – порошиця в момент викиду неперетравлених залишків
- 7 – скорочувальна вакуоль
- 8 – макронуклеус
- 9 – трихоцисти

На межі між екто- та ектоплазмою розташовані скорочувальні вакуолі основною функцією яких є регуляція осмотичного тиску. Об'єм рідини, що виводиться, досить значний – у інфузорії-туфельки з її двома скорочувальними вакуолями за 40 – 50 хвилин виділяється об'єм рідини який дорівнює об'єму тіла тварини.

Багатоклітинні тварини

Поява у первісних морях багатоклітинних тварин була одним з важливих ароморфозів у еволюції тваринного світу. Багатоклітинність розширила спектр форм і можливостей пристосування до різноманітних умов навколишнього середовища. Предками багатоклітинних тварин були колоніальні форми, які поступово ускладнювалися. Нижчі безхребетні стали предками вищих безхребетних і хребетних тварин.

У сучасній зоологічній класифікації такі типи нижчих безхребетних, як губки та кишковопорожнинні, відносять до двошарових або променистих, а всіх інших – до тришарових або білатеральних.

Серед вищих безхребетних та хребетних тварин поступово сформувалися складні високоорганізовані форми. У сучасній фауні найвищого розвитку серед безхребетних досягли представники типу членистоногих (клас комах) та хребетні тварини, які відносяться до типу хордових. Ці групи заселили практично всі екологічні ніші на планеті. У процесі пристосування до умов середовища ці види набули найрізноманітніших форм та складної поведінки.

Нижчі безхребетні

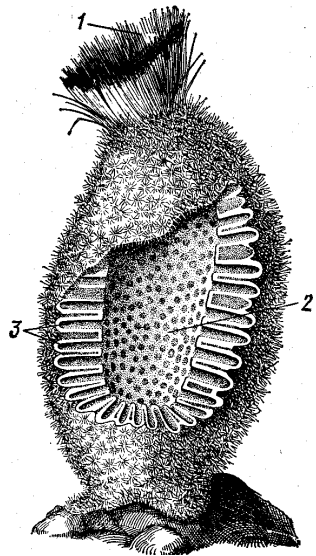
До нижчих безхребетних відносять представників таких типів:

- губки;
- кишковопорожнинні;
- плоскі черви;
- круглі черви.

Губки – це найбільш просто організовані багатоклітинні організми. За своєю будовою, циклом розвитку та особливостями поведінки вони різко відмежовані від інших груп тварин. Внаслідок

док прикріпленого способу життя, відносно недиференційованого тіла губки були визнані як тварини лише у 1825 році. Губки — це водні, головним чином морські, тварини. До цього типу відносять всього 500 видів, серед яких зустрічаються як поодинокі, так і колоніальні види. Губки відрізняються від усіх інших багатоклітинних відсутністю нервової системи, органів чуття та спеціалізованих м'язових клітин. У зрілому віці вони ведуть сидячий нерухливий спосіб життя. Губки є потужними фільтраторами — одна тварина довжиною 10 та діаметром 4 см. за добу профільтрує 80 літрів води. Крім того, вони є масовими мешканцями морського дна. Саме це робить їх важливим компонентом морських харчових ланцюгів. Їх господарське значення незначне.

Все тіло губки складається з масивної сполучної тканини — мезенхіми — пронизаної системою каналів, які починаються на поверхні тіла багатьма чисельними порами.



Канали ведуть до більших порожнин або до спеціальних джгутикових камер і в-решті-решт відкриваються зовні вивідним отвором — оскулюмом. В мезенхімі є різні типи клітин: археоцити, здатні давати початок усім іншим клітинам; амебоцити — клітини виконуючі фагоцитарну функцію; склеробласти, які виділяють скелетні голки і утворюють разом з колленцитами своєрідну «арматуру» мезенхіми; пінакоцити — вистрілюють канали на зразок епітелія; статеві клітини дифузно розкидані в товщі мезенхіми. Особливим типом клітин є хоаноцити, які функціонують як воротничкові джгутикові, затримуючи їжу.

Рис. 3.32. Губка *Sycon raphanus*. Загальний вигляд з розтином парагастральної порожнини (за Догелем)

1 — оскулюм

2 — порожнина тіла

3 — канали

Кишквопорожнинні — це також виключно водні тварини. Вони мають двошарове тіло, утворене ектодермою (зовнішній шар клітин) та ентодермою (внутрішній шар клітин). Між ними міститься безклітинна мезогля. Їх тіло утворює лише одну порожнину з ротовим отвором. Це кишкова або гастральна порожнина, у якій відбувається травлення. Для кишквопорожнинних характерна радіальна симетрія. У них немає складних органів, але, на відміну від губок, їм притаманна певна тканинна організація. Тіло кишквопорожнинних складається з клітин різних типів, спеціалізованих відповідно до функцій. У цих тварин з'являється нервова система у вигляді сплетінь мультиполярних нейронів та м'язові волокна у відростках екто- та ентодермальних епітеліальних клітин (так звані епітеліально-м'язові клітини). У значній кількості кишквопорожнинних наявні високо спеціалізовані клітинні органели — жалкі капсули, які вважаються одними з найскладніших органел тварин. До кишквопорожнинних відносять прісноводних поліпів, медуз, реброплавів та коралових поліпів. Морські та прісноводні кишквопорожнинні є важливою складовою частиною трофічних ланок водних екосистем. Коралові поліпи ведуть бентосний спосіб життя. Більшість видів утворюють колонії. Вони дають початок кораловим рифам і островам, навколо яких формуються надзвичайно багаті морські екосистеми.

Плоскі черви — це тришарові тварини. Між ектодермою та ентодермою у них формується шар мезодерми. Серед тришарових тварин плоскі черви мають найпростіший загальний план будови. Для них характерна білатеральна симетрія — у них формується черевний і спинний боки, головний і хвостовий кінці тіла. У плоских червів добре розвинений шкірно-м'язовий мішок. Простір між внутрішніми органами заповнений мезенхімою. Травна система плоских червів складається з передньої (ектодермальної) і задньої (ентодермальної) частин і має один отвір. Цестоди та деякі турбеларії взагалі не мають травної трубки. Ці досить примітивні тварини не мають спеціальних органів дихання і кровоносної системи, а газообмін проходить через усю поверхню тіла. Вони мають примітивну систему органів виділення, яка утворена протонефридіями. Центральна нервова система складається з парного головного вузла, від якого відходять нервові

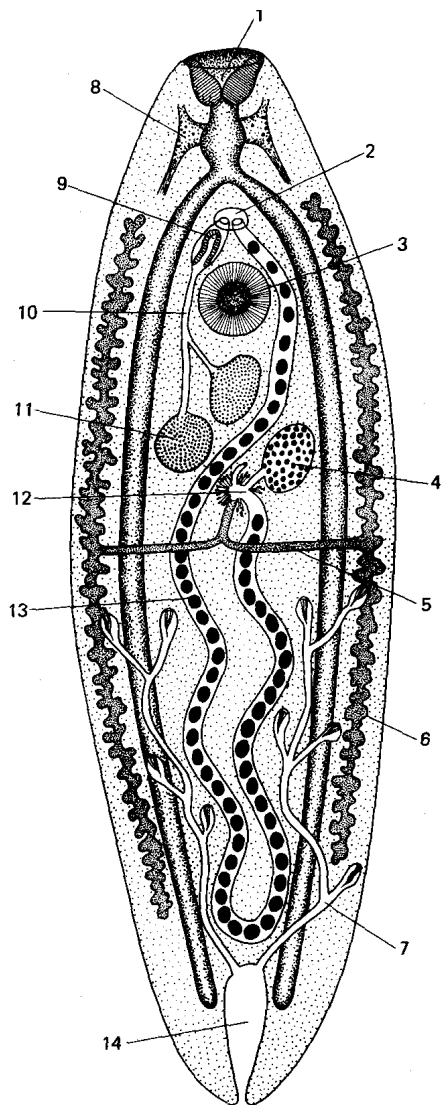


Рис. 3. 33. Схема організації сисуна *Dicrocoelium dendriticum* (за Хадорном і Вернером)

- 1 – ротова присоска
- 2 – статевий отвір
- 3 – черевна присоска
- 4 – яєчник
- 5 – жовточний проток
- 6 – жовточник
- 7 – протонефрідій
- 8 – нервовий ганглії
- 9 – пеніс
- 10 – сім'япровід
- 11 – сім'яник
- 12 – залоза, що виробляє шкаралупу
- 13 – матка
- 14 – розширення вивідного каналу протонефрідіальної системи (сечовий міхур)

В жіночій статевій системі яйця, утворившись у яєчниках, проходять вздовж яйцеводу до залози, що продукує шкаралупу – ооотипу. В жовточниках утворюються жовткові клітини і також надходять до оротипу. В оротипі одне або декілька яєць формуються у кокон («складні яйця») і через матку виводяться назовні.

стовбури. Більшість плоских червів – гермафродити з внутрішнім заплідненням та копулятивним апаратом. Їх органи розмноження вважаються найбільш складно побудованими в усьому тваринному царстві.

Чоловічий копулятивний орган (penis) вводить сперматозоїди через піхву, або безпосередньо через статеву пору, до матки де і відбувається запліднення

☑ Гермафродити – це тварин, у яких один організм має як жіночі, так і чоловічі статеві органи.

Найтиповіший вільний представник – планарія, розповсюджена практично по всій земній кулі. Цей малесенький хижак (біля 15 мм завдовжки) може місяцями жити без їжі, поступово перетравлюючи власне тіло і зменшуючись у розмірах. Серед плоских червів є і паразити. Плоскі черви поділяються на класи:

- вільноживучі черви або турбеларії (молочно-біла планарія та інші вільноживучі форми);
- трематоди (такі небезпечні паразити людини і ссавців, як фасціола (печінковий сисун), опістох (котячий сисун) та інші);
- моногенетичні сисуни (переважна більшість – паразити риб);
- стьожкові черви (озброєні та неозброєні цип'яки, ехінокок, широкий лентець та інші).

Паразитичні плоскі черви можуть сягати велетенських розмірів – до 15 метрів. Поселяючись у тілі людини, вони викликають важкі паразитарні захворювання.

☑ Захворювання, збудниками яких є тварини, називаються інвазіями.

Круглі черви, або первиннопорожнинні – це відносно велика група тварин. Їх загальна кількість перевищує 12000 видів. Проте припускається, що справжня чисельність цих тварин може становити понад 500000 видів. Вони дуже подібні між собою за зовнішнім виглядом. Круглі черви мають несегментоване тіло, кругле у поперечному розрізі.

☑ Для круглих червів характерний системний рівень організації.

Це означає, що їх внутрішні структури об'єднані у системи органів. Таке ускладнення організації – важлива віха у еволюційному розвитку тваринного світу. Кишкова трубка круглих червів має не лише ротовий, а й анальний отвори. Між стінкою тіла і кишкою знаходиться первинна порожнина тіла, заповнена рідиною.

☑ Первинна порожнина тіла або псевдоцелом – це похідна ембріонального бластоцеля, розташована між ектодермою і ентодермою.

У їх м'язовому мішку круглих червів наявні лише поздовжні м'язи. Високий тиск полостної рідини діє разом з кутикулою як антагоніст поздовжній мускулатурі і виконує функції гідроскелету. Видільна система у круглих червів протонефридального типу. Кровоносна і дихальна системи відсутні. За незначними винятками, круглі черви – роздільно статеві. Вони характеризуються надзвичайною плодючістю. До типу круглих червів входить три основні класи – нематоди, скреблянки і коловертки (рис. 3.34).

До класу нематод відносять майже 10000 видів. Невідомі види типу круглі черви, на думку вчених, відносяться саме до класу власне круглих червів або нематод. Серед представників цього класу зустрічаються як вільноживучі, так і паразитичні форми. Середовищем існування вільноживучих форм є ґрунт і водойми. Паразитичні форми уражають як тварин, так і рослин. Зараження рослин відбувається внаслідок активного проникнення личинок у тканини коріння і стебел. Уражені нематодами рослини відстають у рості та розвитку і гинуть. При зараженні гельмінтами тварин, у останніх виникає анемія, з'являються токсикози (отруєння). Майже 50 видів нематод паразитують у людині. З них найбільш небезпечними є аскариди, рішті, трихіни та деякі інші. До нематод відноситься і найпоширеніший паразит людини на земній кулі – гострик дитячий.

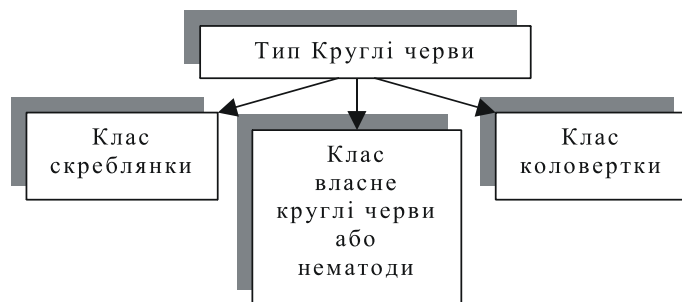


Рис. 3.34. Класифікація типу круглі черви

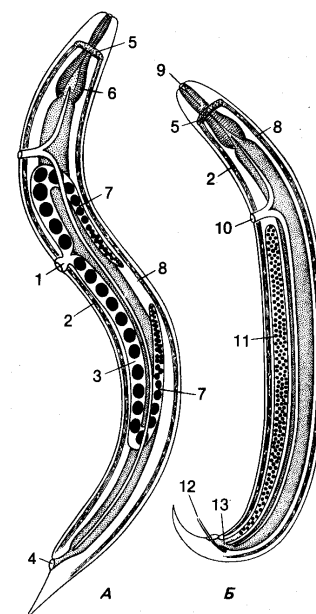


Рис. 3.35. Схема будови самки (А) та самця (Б) нематоди

- 1 – піхва
- 2 – вентральний нервовий тяж
- 3 – матка
- 4 – анальний отвір
- 5 – нервове кільце
- 6 – глотка
- 7 – яєчник
- 8 – дорсальний нервовий тяж
- 9 – ротовий отвір
- 10 – видільний канал
- 11 – сім'яник
- 12 – спікули (хітиноподібні щетинки, які вводяться до піхви самки під час копуляції)
- 13 – клоака

Всі без винятку скреблянки – паразити. Відомо близько 500 видів. Інша нечисленна група – коловертки. Їх близько 1500 видів. Це, головним чином, вільноживучі форми. За розмірами вони не перевищують великих інфузорій. Але мають всі ті системи органів, які характерні для типу круглих червів. Коловертки – хижаки, тому відіграють значну роль у самоочищенні водойм. Для коловерток характерна постійна кількість клітин тіла – 900 – 960.

Тіло коловерток продовгувате і поділяється на три частини: передню, головну з війчастим апаратом; тулубову та задню, ножну. У деяких видів нога може бути відсутньою.

Передній кінець головного відділу має вигляд диску з віночком крупних війок, позаду нього, на дорсальному боці, розташований ротовий отвір, а позаду рота – віночок війок меншого розміру. Війки обох віночків утворюють локомоторний апарат тварини: одночасно, внаслідок руху війок, до ротового отвору зтягаються харчові частки.

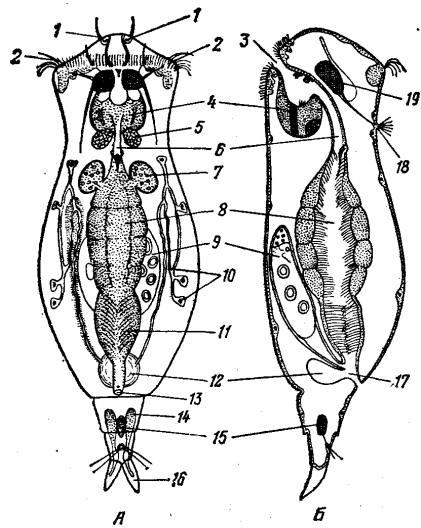


Рис. 3.36. Схема організації коловертки

А – вигляд зі спини

Б – вигляд збоку

1 – головні чутливі щупальця

2 – коловертний апарат

3 – ротовий отвір

4 – глотка з жувальним апаратом

5 – слинні залози

6 – стравохід

7 – шлункові залози

8 – шлунок

9 – яєчник

10 – протонефридії

11 – задня кишка

12 – сечовий міхур

13 – отвір клоаки

14 – цементні залози

15 – ножний ганглії

16 – пальці ноги

17 – клоака

18 – спинне чутливе щупальце

19 – надглотковий ганглії

Тулуб майже завжди покритий панциром і вміщує більшу частину внутрішніх органів. На його задньому кінці, над основою ноги, розташований отвір клоаки до якої впадають кінцеві відділи кишечника, видільної та статевої систем.

За допомогою особливої групи м'язів-ретракторів головний відділ може втягуватися до тулубу і знову вивертатися назовні.

Нога – м'язистий виріст тіла, покритий членистою оболонкою, має на кінці два щупальцеподібні вирости – пальці. Біля основи пальців розташовані цементні залози, що виділяють клейку речовину за допомогою якої тварини можуть тимчасово або пос-

тійно прикріплюватися до субстрату. Нога дозволяє також повзати, витягуючись у напрямі руху.

☑ Паразитичні види плоских і круглих червів об'єднують у спільну групу – гельмінти. Захворювання, які вони викликають, мають назву гельмінтозів.

Гельмінтози – це інвазії. Людям здавна відомо, що глисти, які живуть в організмі, шкодять здоров'ю, порушують працездатність, нерідко породжують у хворого відчуття страху та емоційну пригніченість. Відомо близько 270 видів паразитичних черв'яків, з яких понад 60 видів зареєстровано в нашій країні. В Україні найчастіше зустрічаються 18–28 видів гельмінтів – небезпечних паразитів різних органів і тканин людини. Гельмінтози поширені по всій Земній кулі, проте особливості біології гельмінтів покладають істотний відбиток на їх розповсюдження. Залежно від способу зараження, розрізняють:

- контактні гельмінтози;
- геогельмінтози;
- біогельмінтози.

Найпоширенішими гельмінтозами є контактні. У цьому випадку гельмінти передаються від людини до людини (гіменолепідоз, ентеробіоз). Для групи геогельмінтів характерним є зараження через ґрунт, брудні овочі та фрукти. Яйця або личинки цих гельмінтів потрапляють в організм людини через ротову порожнину (аскаридоз, трихоцефальоз, анкілостоміоз). Третя група (так звані біогельмінти) має досить складний цикл розвитку від яйця до статевозрілої особини, при якому здійснюється зміна двох або декількох проміжних хазяїв. Зараження найчастіше трапляється внаслідок споживання недостатньо термічно оброблених м'яса або риби (опісторхоз, теніаринхоз, теніоз, ехінококоз, альвеококоз, діфілоботріоз тощо).

Поширення глистяних інвазій залежить від особливостей побуту і господарювання людини, її звичок, харчування, санітарного стану житла і населених пунктів та гігієнічних знань людей. Глисти можуть паразитувати в різних органах і тканинах – кишечнику, печінці, легенях, мозку, кровоносних судинах тощо.

Деякі з них живуть в організмі людини протягом багатьох років (опісторхіси, бичачий ціп'як). Інші паразитують не більше одного-трьох місяців, але і за цей час встигають завдати здоров'ю значної шкоди (гострики, карликові ціп'яки). Живучи у тих чи інших організмах, гельмінти пошкоджують їх тактини. До ранок потрапляють хвороботворні мікроби, внаслідок чого виникає запалення. Глисти, що живуть у жовчних протоках печінки та жовчного міхура (опісторхіси, фасціоли), порушують виділення жовчі, що негативно впливає на травлення. Скатані клубком у порожнині кишечника аскариди можуть закупорити його, стати причиною непрохідності і, навіть, розриву. Продукти життєдіяльності глистів, всмоктуючись у кров, діють на організм токсично, викликають алергію. Як правило, при гельмінтозах ушкоджуються нервова, серцево-судинна та кровотворна системи. При більшості глистяних хвороб порушується діяльність шлунка, кишечника, печінки, жовчного міхура. Особливо хворобливо реагує на глисти дитячий організм. У заражених гельмінтами дітей частіше спостерігаються інші хвороби, вони більш сприйнятливі до різних інфекцій, захворювання, як правило, протікають у них важче, супроводжуються ускладненнями. У таких дітей організм при вакцинації проти інфекційних хвороб не спроможний виробити стійкого імунітету. У вагітних жінок глистяна хвороба може зумовити розвиток токсикозу, ускладнити пологи та післяпологовий період, а також період годування дитини груддю, оскільки з молоком матері в організм дитини переходять отруйні продукти життєдіяльності гельмінтів. Простіше запобігти виникненню глистяної хвороби, ніж вилікувати заражену людину, особливо дитину.

Вищі безхребетні – щупальцеві, кільчасті черви, голкошкірі, молюски і членистоногі.

Вищі безхребетні – це група безхребетних тварин, які досить успішно конкурують з хребетними за місце у навколишньому середовищі. Вони освоїли всі оболонки планети, на яких є життя – гідросферу, атмосферу і літосферу. До вищих безхребетних відносять п'ять типів (рис. 3.37).

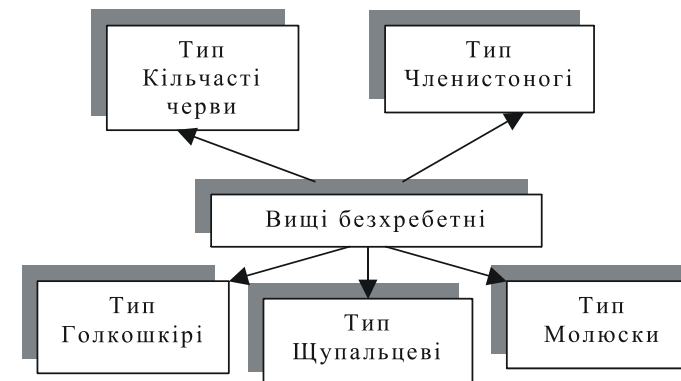


Рис. 3.37. Основні групи вищих безхребетних

Для всіх вищих безхребетних характерні травні трубки з ротовим і анальним отворами і м'язовим шаром, добре розвинута кровоносна система. Характерною особливістю цих тварин є наявність целому. На думку академіка О. П. Маркевича, вищі безхребетні целомічні тварини походять від первісних тришарових форм, які не збереглися. Щупальцеві та голкошкірі виділилися у окремі еволюційні гілки, а молюски, кільчасті черви і членистоногі еволюціонували від спільного олігомерного предка.

☑ Целом – це порожнина, яка закладається у процесі ембріонального розвитку у вигляді щілини, оточеної клітинами мезодерми. Тварини, внутрішні порожнини яких утворені целомом, називають вториннопорожнинними.

З усіх вищих безхребетних лише членистоногі активно завоювали сушу. Життя всіх інших тісно пов'язане з водним середовищем або умовами перезволоження. Судячи з викопних знахідок, першими наземними тваринами, які дихали атмосферним повітрям, були паукоподібні, схожі на скорпіонів. Вони з'явилися на суші приблизно 410 млн. років тому. Перед наземними тваринами стоїть декілька проблем. Головна з них – боротьба з висиханням. Проблема утримання маси тіла, яке у повітрі важить значно більше, ніж у воді, також дуже важлива. Ці дві проблеми вирішувалися за допомогою зовнішнього скелету, на утворення

якого пішов хітин. Але саме зовнішній скелет обмежив розміри наземних безхребетних. Крім того, як і рослинам, їм потрібно пристосуватися до розмноження без води, яка відіграла роль середовища для запліднення. Ця проблема вирішувалася шляхом утворення пристосування до копуляції – перенесення сперми з тіла самця у тіло самки. Запліднене яйце набувало міцної захисної оболонки. Певне значення мало також те, що у багатьох форм розмноження та розвиток личинок проходило у водному середовищі. Для пристосування до різких коливань температури навколишнього середовища, багато наземних безхребетних впадають у анабіоз на період зниження або екстремального підвищення температури.

У процесі еволюції багато членистоногих виробило хімічні засоби захисту і нападу. Досить згадати бджіл та скорпіонів. Здебільшого отрути членистоногих – це пептидні або білкові речовини. Деякі плоскі багатоніжки можуть протягом 30 хвилин виробити до 500 мкг синильної кислоти – відомої хімічної отрути. Ця речовина призводить до інгібування тканинного дихання і вкрай токсична. Багато видів мурах виділяють органічні кислоти (мурашина, оцтова, ізовалеріанова і пропіонова). Один укусу тварини викликає лише неприємне свербіння, а напад численної групи може призвести до смерті. Загальновідомо, що масові міграції мурах у тропічних районах Африки і Південної Америки супроводжуються загибеллю не лише комах, але і птахів та гризунів. Самі членистоногі для запобігання отруєнню використовують принцип бінарних хімічних зарядів. В спеціальних органах в тілі тварини зберігається нетоксична речовина. При необхідності у спеціальній камері під дією ферментів вона перетворюється на отруту, яка відразу і виділяється. Подібний принцип використовує жук-бомбардир, який “стріляє” по ворогах їдкою сумішшю хінонів.

Щупальцеві – це водні форми, до яких належать колоніальні тварини, що ведуть сидячо-прикріплений спосіб життя. За кількістю видів це нечисленна група. Їх тіло невиразно поділене на три сегменти (рото-, мезо- та метасоми), що дало можливість йменувати всю групу як Trimeria. Ротовий отвір цих тварин оточе-

ний щупальцями. До класу моховаток у сучасній фауні відносять близько 4000 видів. Гребінчаста і клубчаста моховатки зустрічаються у наших водоймах у вигляді масивних колоній на підводних предметах. На відміну від моховаток, у представників класу плечоногих є двостулкова черепашка, що робить їх зовні схожими на двостулкових моллюсків. Проте, плечоногі відрізняються від двостулкових дорзо-ветральною симетрією стулок і розташуванням замка. Вони ведуть прикріплений спосіб життя, покриваючи дно водойм і підводні предмети. Кишководихаючі щупальцеві зовні схожі на червів. Вони не мають щупалець, ведуть донний спосіб життя, але будова їх тіла тримірна.

Голкошкірі – виключно вільноживучі морські тварини. У сучасній фауні їх налічують понад 5000 видів. Назва типу походить від вапнякових утворень, які знаходяться у зовнішніх покривах тварин. Дорослі особини мають радіальну симетрію тіла, а личинкам властива білатеральна симетрія. У голкошкірих відсутні спеціальні органи дихання і кровообігу. Обидві ці функції несе рідина, яка наповнює ціломічну порожнину. Виділення – дифузне. Примітивність нервової системи проявляється у тому, що у ній відсутні значимі групи нервових клітин. Сучасні голкошкірі поділяють на п’ять класів:

- морські зірки (понад 1700 видів);
- морські їжаки (майже 800 видів);
- офіури або змієхвістки (понад 1500 видів);
- голотурії (понад 600 видів);
- морські лілії (близько 700 видів).

Внаслідок п’ятипроменевої симетрії (пентамерії) голкошкірі є найбільш своєрідним та ізольованим типом безхребетних. В жодній з інших груп білатеральна личинка не перетворюється у радіально симетричну дорослу форму. Такий метаморфоз, а також численні палеонтологічні знахідки, доводять вторинну природу пентамерії, яка сформувалась при переході до сидячого способу життя. Саме сидячий спосіб життя голкошкірих призвів до втрати їх це ломом функції гідро скелету не відновившись навіть у вториннорухомих форм.

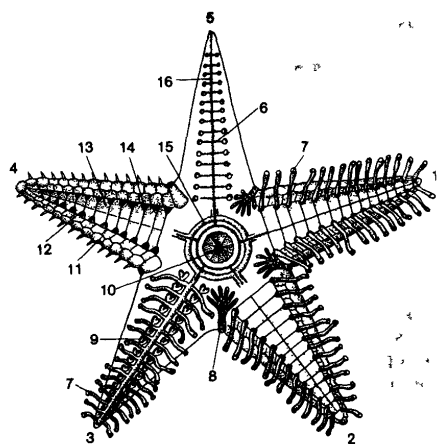


Рис. 3.38. Схема будови морської зірки

1 – 5 – п'ять променів
 1 і 2 – вид з поверхні, показані амбулакральні ніжки
 3 – амбулакральна судинна система променя
 4 – розташування скелетних пластин у промені
 5 – основні нервові тяжі променя
 6 – нерв амбулакральної ніжки

7 – амбулакральна ніжка
 8 – монада
 9 – ампула амбулакральної ніжки
 10 – нервове кільце
 11 – маргінальні пластинки
 12 – адамбулакральні пластинки
 13 – мабулакральні пластинки
 14 – отвори для виходу каналів амбулакральних ніжок
 15 – кільцевий амбулакральний нерв
 16 – радіальний нерв

Лівий личин очний мезоцель перетворюється у дорослих на заповнену рідиною амбулакральну систему, яка складається з одного кільцевого і п'яти радіальних каналів. Ця система зв'язана з зовнішнім середовищем кам'янистим каналом, що відкривається на аборальному боці мадрепоровою пластинкою. Від радіальних каналів попарно відходять бокові канали і утворюють дрібні щупальці (амбулакральні ніжки).

Кровоносні судини, які крім усього іншого оплітають кишку, відкриваються в лакуни (синуси) між органами. Серця немає, кров містить гемоглобін, Амбулакральні ніжки, а також розгалужені випини клоаки (у голотурій мають назву «водяні легені») беруть участь у газообміні.

Голкошкірі роздільностатеві; яйця і сперматозоїди викидаються у воду через статеві пори; личинки ведуть планктонний спосіб життя.

За типом живлення голкошкірих можна поділити на три екологічні групи. Морські лілії, голотурії та більшість офіур є типовими мікрофагами (живляться мікроорганізмами). Більшість морських їжаків можна порівняти з фітофагами пасовищ, вони живляться рослинами. Морські зірки – типові хижаки. Внаслідок п'ятипроменевої радіальної симетрії (пептамерії) голкошкірі є найбільш своєрідним та ізольованим типом безхребетних. У жодній іншій групі тварин білатеральна личинка не перетворюється у радіально симетричну дорослу форму. Такий метаморфоз, а також чисельні викопні знахідки, свідчать про вторинну природу пептамерії голкошкірих, яка сформувалася при переході до сидячого способу життя. Саме сидячий спосіб життя призвів до втрати їх цілоом функції гідроскелету під час переміщення, що не відновилося навіть у вторинно-рухливих форм. Ці та інші особливості будови і розмноження голкошкірих дали змогу академіку О. П. Маркевичу вважати їх своєрідним “кроком вбік” на ранніх етапах еволюції хордових.

Молюски або м'якуни досить рано виділилися у самостійну групу. Найдавніші представники монопланефор відомі з палеозою. За загальною кількістю видів цей другий, після членистоногих, тип тварин. У сучасній фауні нараховується близько 130000 видів молюсків. У своєму розвитку деякі форми досягли значного прогресу. У будові окремих органів і систем спостерігаються ускладнення, типові для вищих хребетних тварин. Молюски мають м'яке несегментоване тіло, яке, як правило, поділяється на три відділи:

- голову;
- тулуб;
- ногу.

Тіло цих тварин вкрите кільцевою шкірною складкою, яка має назву мантиї. Характерна ознака молюсків – наявність твердої черепашки, що знаходиться поверх мантиї. У покриві тіла цих тварин є численні залози, які виділяють слиз. Система органів травлення утворена простою трубкою. У глотці більшості видів є рогові щелепи і радула (терка). Добре розвинена незамкнена кровоносна система має серце, яке поділяється на камери. Органами виділен-

ня служать нирки, розташовані безпосередньо під серцем. Дихання у молюсків, в основному зяберне, лише зрідка — легеневе. Нервова система складається з двох пар нервових тяжів, одна з яких іде до ноги, а друга — до мантиї. Головні ганглії утворюють навколлоткове кільце. У високорозвинених форм воно за своїми функціями нагадує головний мозок хребетних. Молюски мають очі, щупальця та інші органи чуття. Розмноження — виключно статеве. Розвиток з перетворенням — яйце, личинка, доросла особина.

☑ Значні морфологічні і фізіологічні зміни тварин, які супроводжують перетворення від яйця до личинки, а потім до дорослої особини, називаються метаморфозами.

До цього типу належить сім класів. Найбільше значення серед них мають:

- пластинчатозяброві або двостулкові (близько 15000 видів);
- червоногі (90000 видів);
- головоногі (понад 650 видів).

Пластинчатозяброві мають черепашку з двох стулочок. Для них характерна редукція голови, наслідком чого є відсутність ротового апарату. Серце трикамерне складається з двох передсердь і шлуночка. Мантия у більшості видів має три отвори. Через великий передній висувається нога, а два невеликих задніх (сифони) служать для втягування і випускання води. Завдяки скороченням мантиї утворюється потік води зі зваженими в ній харчовими часточками, які служать кормом цим молюскам. Цей же потік води в мантийній порожнині омиває зябра, віддаючи в кров необхідний для життєдіяльності тварини кисень. Внаслідок специфічного способу живлення (фільтрація води зі зваженими часточками) пластинчатозяброві відіграють значну роль в самоочищенні водойм. У прісноводних водоймах України поширені різні види родів беззубка або жабурниця і перлівниця. Морські двостулкові (мідії, гребінці і устриці) — цінний харчовий продукт. Прикріплюючись до субстрату, молюск корабельний черв'як псує підводні дерев'яні конструкції. У епоху дерев'яних морських суден він був справжнім лихом для мореплавців.

Характерною ознакою червоногих молюсків є асиметричність будови тіла пов'язана, з розвитком однієї (лівої) частини тіла та внутрішніх органів. Нога має вигляд мускулистого вироста

черевної частини тіла. Звідси і походить назва класу. На голові розташовані одна або декілька пар щупалець. Більшість червоногих дихають за допомогою зябер (представники передньозябрових та задньозябрових). Проте більш відомі червоногі з підкласу легеневих — з легеневим типом дихання (ставкова звичайна котушка, виноградний слимак). Система травлення, крім травного каналу, має печінку. В глотці червоногих розташований язик з радулою. Цікавим є те, що у деяких хижих видів червоногих слинні залози виробляють сірчану кислоту (до 4% концентрації), яка слугує для розчинення черепашок інших молюсків або панцерів голкошкірих, якими вони живляться. Серед слимаків є шкідники сільськогосподарства. Деякі види (виноградний слимак, трубач) вживаються у їжу. Відомі випадки використання мушлів червоногих (каури) в якості розмінної монети в Західній Африці. Вони мають суцільну, найчастіше спіральну закручену, черепашку.

Головоногі — це найбільш високорозвинена група молюсків. Усі вони живуть лише у морях і ведуть виключно хижацький спосіб життя. У переважній більшості сучасних головоногих черепашка редукована. Голова оточена 8 або 10 щупальцями. Це видозмінені передні частини ноги. Задня частина ноги утворює лійку, що сполучає мантию з зовнішнім середовищем. Завдяки такому утворенню головоногі для пересування використовують принцип реактивного руху. Вони мають чорнильний мішок, у якому знаходиться густа чорна рідина. Вона не лише відволікає нападника, але містить також речовини, які паралізують хеморецептори ворога. До головоногих належать кораблики, кальмари, каракатиці і восьминоги. Головоногі мають найбільш високорозвинений серед усіх молюсків мозок та деяку подобу хрящового черепу, який оточує мозок, органи рівноваги, підтримує очні западини. Окремі ділянки мозку мають асоціативні зони з високорозвиненими інтегративними властивостями, що є близьким до кори головного мозку хребетних тварин. Завдяки таким особливостям розвитку нервової системи ці тварини здатні до навчання і вироблення рефлексів. Рівню централізації нервової системи головоногих, який може бути порівняний з хребетними, відповідає високорозвинена поведінка. Незважаючи на те, що вивчення вищої нервової діяльності осьминогів і каракатиць розпочате нещодавно, уже зараз

зрозуміло, що головоногі, поряд з комахами та хребетними, є найбільш високоорганізованими тваринами. Серед головоногих зустрічаються надзвичайно великі форми, які мають довжину тіла у декілька десятків метрів – гігантські кальмари.

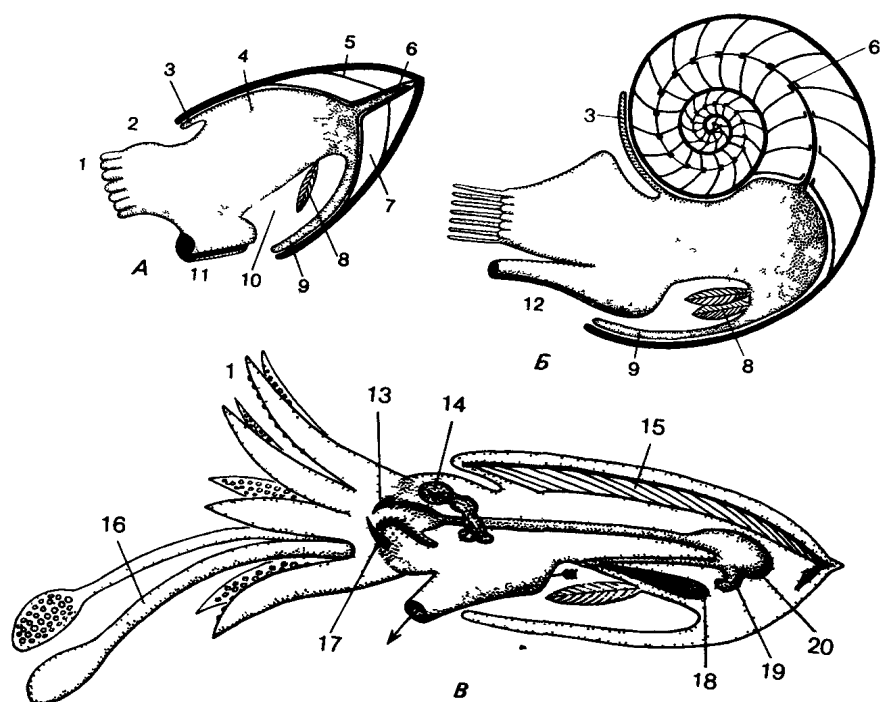


Рис. 3.39. Схема організації головоногих

А – висхідний план будови тіла і раковини; Б – наутилус;

В – каракатиця *Sepia officinalis* (десятиногі)

- 1 – щупальця; 2 – голова; 3 – дорсальна частина мантійної складки; 4 – вісцеральний мішок; 5 – септа; 6 – сифон;
7 – газові камери; 8 – зябра; 9 – вентральна частина мантійної складки; 10 – мантійна порожнина; 11 – нога; 12 – воронка;
13 – верхня частина клюва; 14 – око; 15 – раковина;
16 – пара ловчих рук; 17 – нижня частина клюва;
18 – чорнильний мішок; 19 – сліпий виріст; 20 – шлунок.

Кільчасті черви відносяться до найбільш відомих безхребетних тварин. Тіло кільчастих червів складається з окремих кілець — сегментів. Сегментовані також внутрішні органи. Саме у розвитку сегментації і проявляється основний еволюційний прогрес цієї групи тварин при порівнянні з нижчими формами. Кожен сегмент — це функціональна одиниця, яка може бути пристосована для виконання окремої ролі. Такий спосіб організації, на думку відомого біолога К. Віллі, начебто повторює у більшому масштабі початковий поділ тіла тварин на клітини, створюючи умови для місцевої спеціалізації. У типового представника кільчастих червів — дощового черв'яка — членики практично однакові, а у вищих сегментованих тварин (членистоногих і хордових) вони вузько спеціалізовані.

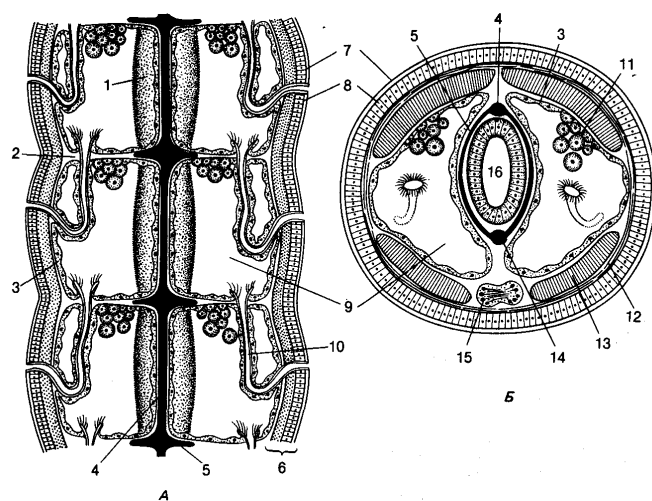


Рис. 3.40. Схема організації анеліди

А — вид з дорсального боку; Б — поперечний розріз

1 — кишка; 2 — диссептимент; 3 — мезодерма;

4 — дорсальна кровоносна судина; 5 — кільцева кровоносна судина;

6 — шкірно-м'язовий мішок; 7 — кутикула; 8 — ектодерма;

9 — целом; 10 — мета нефридій; 11 — яйцеклітини;

12 — кільцева мускулатура; 13 — прокольна мускулатура;

14 — вентральна кровоносна судина;

15 — черевний нервовий ланцюжок.

Кільчасті черви мають добре розвинений целом. Зовні тіло вкрите захисною кутикулою. Шкірно-м'язовий мішок складається з поперечних і поздовжніх м'язів. Травна система складна і має декілька відділів. Вона починається ротовим отвором, а закінчується анальним. Глотковий і шлунковий відділи мають мускульну оболонку. Кровоносна система кільчастих червів замкнена. Вона складається з двох поздовжніх судин, які з'єднуються за допомогою поперечних судин і капілярної сітки. Стінки поперечних судин, розташованих у декількох передніх сегментах, пульсують, через що їх називають "серцями". Вони перекачують кров з спинної судини у черевну. У судинах існує система клапанів, здатних пропускати кров лише у одному напрямку. У спинній судині кров рухається ззаду наперед, а у черевній – навпаки. Дихання відбувається за допомогою зябер або через шкіру. Необхідною його умовою є зволоження шкіри. Наземні види, такі як дощовий черв'як, виділяють на поверхню шкіри велику кількість слизу. Нервова система кільчастих червів більш досконала, ніж у плоских та круглих червів. Вона складається з великої кількості скупчень нервових клітин на нижній (черевній) частині тіла. У головній частині нервові вузли (ганглії) є не лише знизу, але і зверху. Вони об'єднані у навколوجلоткове нервове кільце. Органи виділення – метанефридії. Вони розташовані у кожному сегменті. Це невеличкі лійки, оточені війками і обернені у порожнину тіла. Зустрічаються кільчасті черви як роздільностатеві, так і гермафродити. Розвиток з метаморфозами або без них. Відомо близько 9000 видів кільчастих червів, які поділяють на три класи (рис. 3.41). Більшість з них – вільноживучі, лише деякі ведуть паразитичний спосіб життя.

У світовій фауні відомо понад 5000 видів багатощетинкових червів (поліхет). Найхарактернішою ознакою цих тварин є наявність по боках кожного сегмента пучків щетинок. Друга важлива ознака – наявність бічних виростів, які називаються пароподіями (від лат. "несправжні ніжки"). Передній кінець тіла – це досить розвинута "голова", на якій є очі і щупальці. Більшість багатощетинкових – хижаків, які ведуть активний спосіб життя.

Вони роздільностатеві, розвиток проходить з метаморфозами. Для того, щоб забезпечити зовнішнє запліднення, у поліхет виробилися досить складні цикли, тісно пов'язані з абіотичними умовами середовища. Є сезонні, місячні і добові цикли. Наприклад, мешканець коралових рифів південної частини Тихого океану, багатощетинковий черв'як палоло виділяє яйця і сперму один раз на рік, а її життєздатність зберігається всього дві години. Для того, щоб відбулося запліднення необхідне співпадіння усіх трьох ритмів. Сезонний ритм обмежує розмноження температурою (листопад), місячний – силою припливів (у останній чверті Місяця вони найслабші), а добовий – освітленням (декілька годин після настання повної темряви).

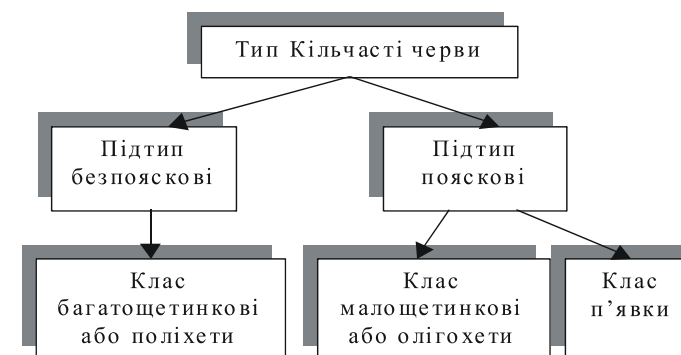


Рис. 3.41. Класифікація кільчастих червів

Підтип пояскових, клас малошетинкових (олігохет) охоплює понад 3000 видів. Всі добре знають типового для наших екосистем представника цієї групи – дощового черв'яка. Він має типову для кільчастих червів будову тіла. Спинний бік темніший і більш опуклий, ніж черевний. Кількість сегментів коливається від 140 до 180. У зв'язку з ґрунтовим способом життя у нього, як і у всіх олігохет, відсутні пароподії, а кількість щетинок незначна. У дощового черв'яка їх по 8 на кожному сегменті. Статева система дощового черв'яка гермафродитна, але запліднен-

ня перехресне. На 32–37 члениках тіла у дорослих черв'яків розташований поясок. Під час копуляції дві особини дощового черв'яка з'єднуються поясками і відіграють одночасно роль самця і самки. Залози пояса виділяють секрет, який утворює пінистий кокон. Статеві продукти поступають у цей кокон, де і проходить перехресне запліднення і перші етапи розвитку запліднених яєць. Дощові черви – важливий елемент екосистем. У лісах помірного поясу їм належить провідна роль у формуванні якості ґрунту. Їх чисельність у лісових екосистемах може досягати декількох сотень особин на 1 м². За рік ці тварини здатні пропустити через свій кишечник до 50 т землі і переробити до 1 т/га рослинних залишків

До підтипу пояскових відносять також представників класу п'явок. До цього класу належать близько 400 видів. Це вільноживучі хижакі, або, найчастіше, ектопаразити, які нападають на інших, доволі крупних тварин і живляться їх кров'ю. Такий спосіб живлення обумовив появу на головному і хвостовому відділах тіла цих тварин присосок, а також видозміну їх шлунку. Шлунок п'явок має численні вирости, завдяки яким в організмі утримується значна кількість крові жертви. Слинні залози п'явок виділяють білкову речовину гірудин, що має властивість запобігати зсіданню крові. Це явище лежить в основі одного з методів нетрадиційної медицини – гірудотерапії. Вона застосовується для лікування тромбозів, підвищеного тиску та інших захворювань. З п'явок виробляють фармакологічний препарат гірудин.

Тип членистоногі

Членистоногі – найбільш високорозвинена і численна група вищих безхребетних тварин. Вони займають різноманітні екологічні ніші та мають значні ареали майже в усіх кліматичних зонах. Вважають, що членистоногі і кільчасті черви походять від спільного предка. На наявність такого зв'язку вказує ряд спільних ознак між цими двома групами, а також існування проміжної форми. Такою зв'язуючою ланкою вважають цікаву тропічну тварину перипатуса. Ця істота схожа на гусінь, має довжи-

ну 5–7 см. У його анатомії змішані ознаки двох типів. За будовою видільної, репродуктивної і нервової систем він близький до кільчастих червів, а за будовою кровоносної і дихальної систем – до членистоногих. Вважають, що це нащадок спільного предка цих двох типів.

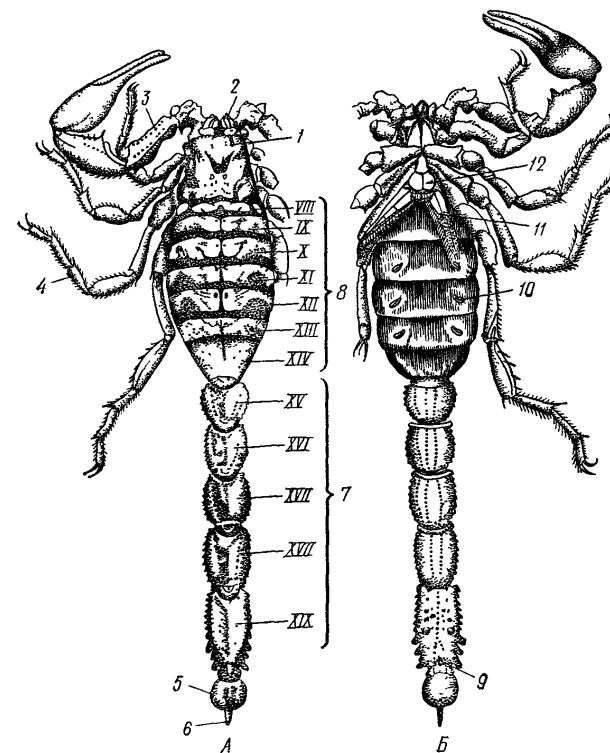


Рис. 3.42. Загальна схема будови членистоногих на прикладі скорпіона *Buthus eupeus* (за Догелем)

А – вигляд зі спинного боку; Б – вигляд з черевного боку;
VIII – XIX – сегменти черевця; 1 – головогруді; 2 – хеліцера;
3 – педіпальпа; 4 – нога; 5 – тельсон; 6 – отруйна голка;
7 – задня частина черевця; 8 – передня частина черевця;
9 – апіс; 10 – легеневі щілини; 11 – гребінчасті органи;
12 – статеві кришечки;

Представники численного типу членистоногих мають ряд спільних ознак. Вони характеризуються гетерономною сегментацією тіла – кожен сегмент видозмінився відповідно до функцій, які він виконує. Сегменти утворюють два (головогруди і черевце) або три (голова, груди і черевце) відділи тіла. Зовні тіло вкрите кутикулою, яка часто перетворюється у міцний панцир. Основним матеріалом, з якого утворюється зовнішній скелет, є полісахарид хітин. Такий покрив захищає тіло від надлишкової втрати вологи, дає необхідну опору м'яким тканинам. Але, в той же час, він дещо обмежує рухи, ріст і розміри тіла. Кінцівки (артроподії) цих тварин мають характерну членисту будову. Звідси і походить назва типу. За своїм походженням кінцівки пов'язані з параподіями кільчастих черв'яків. Ротовий апарат утворюється з видозмінених кінцівок. Мускулатура представлена не лише гладенькими, але і посмугованими м'язами. У більшості представників цього типу є розвинена кровоносна система незамкнутого типу. Гемолімфа виходить у порожнини, омиває всі внутрішні органи. Рух гемолімфи забезпечує серце, яке знаходиться на спинній стороні тіла. У наземних форм дихання легеневе або трахейне, а більшість водних форм дихають зябрами. Травна система представлена трубкою, схожою на таку у дощового черв'яка. Нервова система вузлового типу розташована з черевної сторони. У членистоногих добре розвинені органи чуття. Очі складні, сегментовані. Хеморецептори розташовані на вусиках-антенах. Членистоногі роздільностатеві тварини. Саме органи розмноження займають більшу частину справжнього целому. Розвиток може проходити з метаморфозами або без них. Тип членистоногих включає чотири підтипи і шість класів (рис. 3.43).

Найпримітивніші членистоногі – трилобіти. Це група морських тварин, які процвітали у палеозої. У сучасній фауні вони відсутні. За викопними рештками описано близько 3900 видів. Більшість з них вели придонний спосіб життя. Довжина тіла коливалася у межах від 1 мм до 1 м. Ряд ознак об'єднує трилобітів з ракоподібними, а ряд – з павукоподібними.

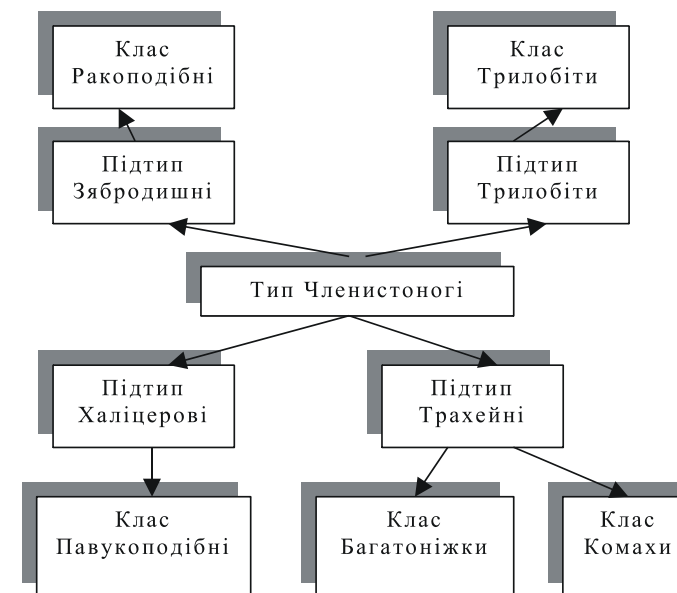


Рис. 3.43. Класифікація членистоногих

Ракоподібні у процесі еволюції пристосувалися до життя у водному середовищі. Їх тіло складається з двох відділів: головогрудей і черевця. Важливою ознакою ракоподібних є те, що на голові у них знаходиться дві пари вусиків. Серед більше ніж 26000 видів є як морські, так і прісноводні форми. Нижчі мікроскопічні ракоподібні – важливий компонент планктону. Серед прісноводних рачків відомі дафнії або водяні блохи, циклопи. Серед веслоногих рачків зустрічаються паразити риб (коропоїд або коропова воша). У Чорному морі зустрічаються морські жолуди (балянуси), які відносяться до ряду вусоногих. Їх невеличке тіло сховане у черепашку, яка нагадує маленьку вапнякову квітку, що приростає до молюсків, камінців та інших підводних предметів. Лише у 1830 р., після того, як були досліджені личинкові стадії розвитку, було встановлено, що ці тварини відносяться до ракоподібних.

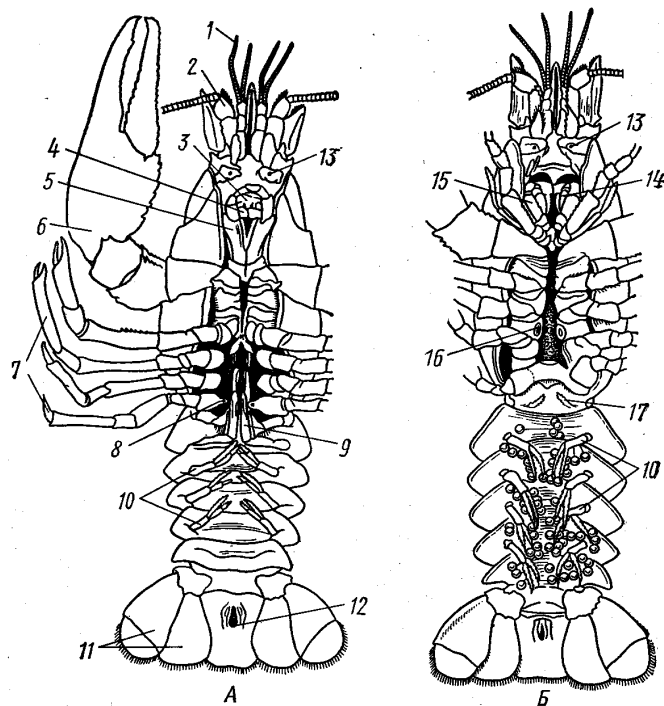


Рис. 3.44. Річковий рак *Potamobius astacus* з черевного боку (за Розелером і Лампрехтом) А – самець; Б – самка:

- 1 – антенула; 2 – антена; 3 – верхня губа; 4 – мандибула;
 5 – ногощелепа III; 6 – клешня; 7 – грудні ходильні ноги;
 8 – чоловічий статевий отвір; 9 – копулятивні ніжки;
 10 – червні ніжки; 11 – плавальна хвостова ніжка;
 12 – анальний отвір; 13 – отвір антенальної залози;
 14 – максила II; 15 – ногощелепа; 16 – жіночий статевий отвір;
 17 – рудиментарна ніжка.

Добре всім відомий річковий рак відноситься до підкласу вищих ракоподібних. Ці тварини надзвичайно вимогливі до чистоти води, тому вони можуть слугувати індикаторами екологічного стану прісноводних водойм. Великі морські ракоподібні креветки, краби і омари вважаються делікатесом. Їх вилов суворо кон-

тролюється, адже, через браконьєрство, їх чисельність значно знизилася.

До підтипу хеліцерових відносяться павуки, скорпіони і кліщі. Їх тіло складається з головогрудей і черевця. У цих тварин немає вусиків, розвинені чотири пари ходильних кінцівок, недіпальні та хеліцери (видозмінені кінцівки). Дихання – легеневе. Саме представники хеліцерових були першими наземними безхребетними. Відомо близько 40000 видів. Найбільший клас хеліцерових – павукоподібні – нараховує понад 36000 видів.

Представники ряду скорпіонів мешкають у південних регіонах. В Україні вони зустрічаються у Криму. Скорпіони ведуть нічний спосіб життя і дуже агресивні. Коли у одну посудину зібрати декілька тварин, то вони можуть з'їсти один одного.

Представники ряду павуків поширені не лише у природних екосистемах, але і у житлових та інших приміщеннях. Самки, як правило, більші за самців. Тіло павуків дуже різко розділене на головогруді і черевце. Вони не розчленовані, а з'єднані вузьким коротким стебельцем. На задньому кінці черевця знаходяться три пари павутинних залоз. Це також характерна ознака павуків. Павук-хрестовик – досить звичайний в українській фауні. Він сплітає тенета, куди потрапляє здобич, в основному дрібні комахи. Хітиновий панцир комах не дозволяє павуку поїдати здобич безпосередньо. У процесі еволюції у павуків виробилось цікаве пристосування – зовнішнє травлення. У тіло жертви вводяться травні ферменти, які перетворюють її м'які тканини у рідкий хімум, який потім всмоктується. Не всі павуки плетуть тенета. Наприклад, поширений в Україні у зоні степу і лісостепу, тарантул належить до бродячих павуків. Він риє глибокі (до 30 см) нірки у землі, вистилає їх павутинням і там ховається вдень, а вночі полює. Укуси тарантула отруйні. До найбільш отруйних павукоподібних української фауни відноситься каракурт. Він зустрічається у Криму, Одеській та інших південних областях. Каракурти живуть на землі серед каміння, де плетуть тенета, які стеляться по поверхні. Живляться ці павуки іншими павукоподібними і комахами. Їх укуси небезпечні для людини і тварин. Верблюди і коні, найбільш чутливі до каракуртової отрути, після укусів звичайно гинуть. Най-

ефективнішим засобом проти отрути є спеціальна сироватка. Корисним може бути також оперативне припалювання (не пізніше 2 хвилин) місця укусу.

За мільйони років свого існування кліщі розселилися по всій планеті. “Кліщі зустрічаються всюди, де існує життя” (Бекер і Уартон). Вони заселили усі “поверхи” планети і різноманітні кліматичні зони земної кулі. Існують види, що живуть у воді і ґрунті, паразити рослин і тварин. Кліщі є навіть у пустелі, на тропічних і арктичних островах, у глибоких печерах, на високогір’ї і у болотах. Відомо понад 10000 видів кліщів, проте вважається, що на Землі мешкає близько 100–200 тисяч видів. За видовим різноманіттям з кліщами серед тваринного світу можуть змагатися лише комахи і кільчасті черви. Кліщі мають подовжене або округлої форми тіло. Воно може бути посегментованим і розчленованим на відділи, або несегментованим і нерозчленованим на відділи. Частина кліщів не має органів дихання, але більшість – дихає за допомогою трахей. Кліщі – роздільно статеві організми. Розвиток з метаморфозом. Самка відкладає яйця, з яких розвиваються личинки без задньої пари кінцівок і деяких інших органів. Личинки линяють, перетворюються у німфу, а та, згодом, у зрілу тварину.

Кліщі мають велике практичне значення як паразити людини, домашніх тварин і культурних рослин. Вони є переносниками збудників багатьох хвороб. Крім того, серед кліщів є шкідники харчових запасів. Вони можуть знижувати в біоценозах кількість корисних комах, а також наносити збитки бджільництву.

Проте у природі не існує суто шкідливих істот. Ґрунтові кліщі – необхідна ланка у ланцюзі організмів, які забезпечують повне розкладання органічних решток і кругообіг органічних речовин у біоценозах. Дуже важлива роль кліщів в розкладанні рослинних решток у агроценозах, в ґрунті під різними сільськогосподарськими культурами. Ще з 80-х років ХХ ст. кліщів почали використовувати як індикаторів типу ґрунтів і відмінностей у ґрунтових режимах. Висока чутливість кліщів до промислових забруднень може використовуватися для індикації забруднення ґрунту нафтою і продуктами її переробки, а також забруднення атмосфери різними промисловими газами.

Кліщі родини іксодових поширені в усіх країнах. Іксодові кліщі досить крупні, покриті зверху спинним міцним щитком. Багато з них є переносниками збудників більше 20 хвороб людини. Наприклад, таких як, кліщовий висипний тиф, ку-лихоманка, кліщовий енцефаліт, геморагічна лихоманка тощо. Кліщі здатні зберігати віруси, рикетсії, бактерії в своєму організмі протягом років і передавати їх нащадкам. Ось чому вони відіграють роль не лише переносників, але й резервуарів збудників інфекцій в природі. Свою здобич кліщі очікують у лісі, полі, на пасовищі, у приміщенні для худоби. Особливо активно іксодові кліщі нападають на людей і тварин на весні і раннім літом. Присисаються вони непомітно і без болю, оскільки слина містить анестезуючі речовини. Людина може заразитися не тільки при укусі кліща, але також при його роздавлюванні руками. Маса крові, що висмоктується самками, може у декілька десятків разів перевищувати власну їх масу. У наших широтах іксодові кліщі мають два періоди найбільшої активності: квітень-червень та серпень-вересень, причому у другому періоді найбільш активні німфи. Іксодові кліщі паразитують частіше на домашніх і диких копитних, хижих, гризунах, птахів. Без їжі можуть зберігати життєздатність до одного року.

До надродини гамазоїдних кліщів відносяться дрібні кліщі розміром від 0,2 до 3,5 мм. Мешкають вони в гніздах, норах, печерах, ґрунті. Доведена роль тварин цієї групи у передачі людині збудника везикульозного чи осповидного рикетсіозу і епідемічного шурячого висипного тифу. Деякі види можуть паразитувати в дихальних шляхах ссавців. Саме гамазоїдні кліщі є причиною алергічних реакцій на хатній пил. При укусах вони викликають у людини подразнення шкіри з появою свербіння, висипання та інших проявів дерматиту.

Акариформенні кліщі – це також дрібні тварини. Вони мешкають у ґрунті, напіврозкладеній рослинній підстилці, сіні. Деякі види є шкідниками зерна, муки, сухофруктів, сиру, копченого м’яса тощо. Кліщі, що живуть у ґрунті пасовищ, служать проміжним господарем гельмінтів домашніх тварин. Особливо небезпечним для людини є коростяний кліщ, збудник заразного захворювання корости. Цей кліщ – підшкірний паразит. Самки прокладають у

шкірі ходи, живлячись епідермісом. За своє життя, яке триває 4–5 тижнів, самка відкладає до 50 яєць. З них через 3–5 днів виходять личинки, які досягають зрілості через 5–10 днів. Паразитовання коростяного кліща викликає сильне свербіння. Хворий розчулує вражені місця. У розкриті ходи можуть бути занесені ще нові паразити. Джерелами інфекцій є хворі люди, кішки, собаки, коні, вівці. Головні профілактичні методи – виявлення і лікування хворих, дотримання особистої гігієни, дезінсекції одягу, білизни, рушників. Кліщ вугриця живе у шкірних сальних залозах і волосяних фолікулах обличчя, шиї, тулуба, у вушних мушлях. Вони викликають захворювання шкіри – демодекоз, при якому розвиваються вугрі, висипи, запалення, дерматити.

До підтипу трахейнодишних відносять два класи – багатоніжки та комахи. Багатоніжки мають видовжене тіло. За зовнішнім виглядом вони нагадують кільчастих червів. Їх тіло поділяється на голову і тулуб, який складається з великої кількості члеників з гомомною (подібною) сегментацією. Назва класу відображає характерну особливість цих тварин – велику кількість кінцівок. У світовій фауні нараховують близько 10000 видів. Більшість з них – дрібні тварини, які мешкають у тропічних і субтропічних місцевостях. У лісах і парках України під листям, поваленими стовбурами дерев, під корою трухлявих пеньків живуть ківсяки і кістянки. Ці непримітні тварини відіграють важливу роль у біогеохімічному кругообігу речовин. Вони беруть участь у розкладенні і мінералізації лісової підстилки і процесах ґрунтоутворення.

Комахи – найбільш високоорганізована група членистоногих. Вважають, що на Землі живе до 1500000 видів комах. Найхарактернішою біологічною особливістю комах є здатність літати. Їх тіло складається з голови, грудей і черевця. Тіло вкрите міцною хітиновою кутикулою. На голові знаходиться пара вусиків і три пари ротових кінцівок, а на грудях – три пари ніг і дві пари крил. Ротовий апарат комах дуже різноманітний. Це пов'язано з складом їжі та способом її споживання. Наприклад, розрізняють колючо-смоктальний ротовий апарат (комар), гризучо-жувальний (тарган) та інші. Будова ніг також залежить від способу життя. Наприклад, у таргана ноги бігального типу, у плавунця – плавального, а у ко-

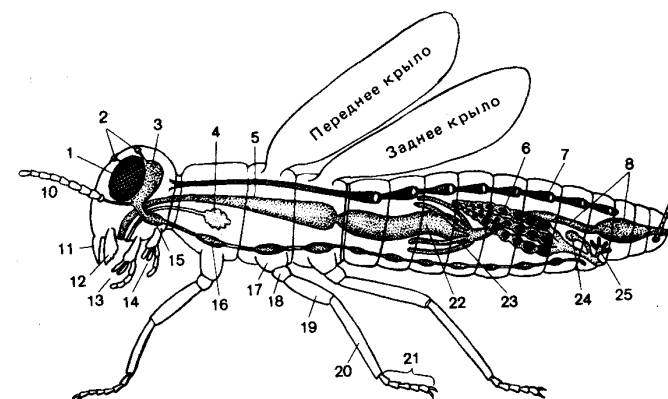


Рис. 3.45. Схема організації самки крилатої комахи (за Хадорном і Венером)

- 1 – складне око; 2 – просте вічко; 3 – мозок; 4 – слинна залоза;
 5 – передня кишка; 6 – яєчник; 7 – серце; 8 – задня кишка;
 9 – хвостові щетинки (церки); 10 – антени; 11 – верхня губа;
 12 – мандибула; 13 – 14 – перша та друга максилі;
 15 – підглотковий ганглій; 16 – черевний нервовий ланцюжок;
 17 – тазик; 18 – вертлюг; 19 – стегно; 20 – гомілка; 21 – лапка;
 22 – середня кишка; 23 – мальпігієві судини; 24 – сім'яприймник;
 25 – придаткові залози вивідного каналу жіночої статеві системи

ника – стрибального. Серце розташоване на спинній стороні і скорочується за допомогою крилових мускулів. Травна трубка складається з окремих відділів. Нижня частина стравоходу розширюється у волю, у якому накопичується їжа. У передню частину кишкового тракту відкриваються протоки травних слинних залоз. На межі з середньою, у задню частину кишки впадають тоненькі трубочки – мальпігієві судини. Це характерний для комах орган виділення. Інший орган виділення – жирове тіло – не має вивідних протоків. Продукти обміну накопичуються у ньому і зберігаються протягом життя. Нервова система комах побудована за типом червонного нервового ланцюжка, але може сягати високого рівня розвитку і спеціалізації. Центральна нервова система включає головний мо-

зок, підглотковий нервовий ганглії та сегментарні ганглії червеного нервового ланцюжка. Головний мозок комах відрізняється дуже складною гістологічною будовою. В найбільшій мірі головний мозок розвинений у комах, життя яких відрізняється складністю та різноманіттям життєвих функцій. В першу чергу це соціальні групи комах – мурашки, бджоли, терміти тощо. Для комах є характерним значний розвиток і складність органів чуття. Це, в першу чергу, визначається загальним високим рівнем організації комах, складністю їх поведінкових реакцій. Комахи здатні сприймати найрізноманітніші подразники – механічні, звукові, хімічні, зорові тощо. Органи дихання комах – це розгалужені трахеї, які відкриваються по боках тіла дихальцями або стигмами. Активна поведінка і мешкання у посушливих біотопах призвели до того, що комахам властиві спеціальні дихальні рухи – стиснення і розслаблення черевця. Як і інші членистоногі, комахи розмножуються статевим шляхом. За типом розвитку їх поділяють на дві групи (рис. 3.46):

- з неповним перетворенням;
- з повним перетворенням.

Подібно до ракоподібних, личинки комах з неповним перетворенням з кожною линькою стають все більше схожими на дорослу форму. У процесі їх розвитку відсутні різкі зміни зовнішнього вигляду. Подібним способом розвиваються, наприклад, коники, сарана. У комах з повним перетворенням, навпаки, зміна поколінь – це послідовність форм, зовсім не схожих одна на одну. З яйця вилуплюється червоподібна личинка (гусінь), яка декілька разів линяє. Після останньої линьки личинка утворює кокон і перетворюється у лялечку. Вона не рухається, не живиться, але їй спокій вдаваний. На цій стадії всі анатомічні структури личинки руйнуються і перетворюються на тіло дорослої комахи (імаго). У 1934 р. англієць В. Б. Уїгльсворт виявив, що процеси перетворень комах проходять під дією спеціальних гормонів. Гормональна регуляція – це результат взаємодії двох протинаправлених гормональних систем. Одна група речовин (ювенільні гормони) регулює періодичну линьку і збільшення розмірів та поступове ускладнення організації. Інша група (екдизони) – інгібує ювенільні

гормони і контролює розвиток дорослої особини. Препарати на основі гормонів комах – перспективний біологічний спосіб боротьби зі шкідниками сільського господарства.



Рис. 3.46. Типи розвитку і особливості перетворень у комах

Роль і значення комах у природі величезне. Уже те, що число видів комах набагато перевищує число видів будь-якої іншої групи тварин і їх надзвичайна плодючість, перетворює комах у потужний біологічний чинник.

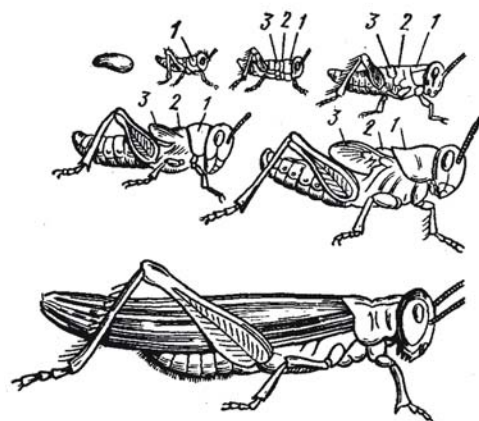


Рис. 3. 47. Неповний метаморфоз у сарани *Locusta migratoria* (за Догелем)
1 – 3 – сегменти грудей

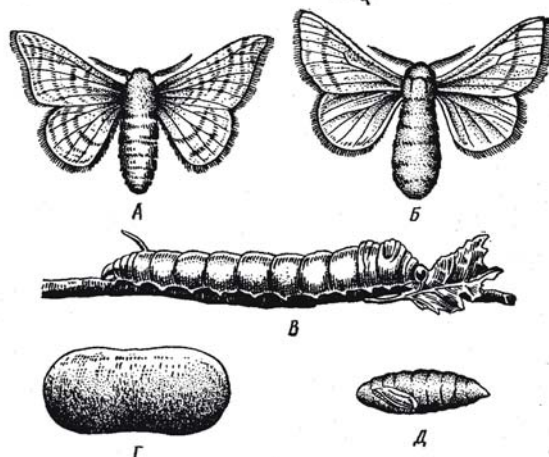


Рис. 3.48 Повний метаморфоз у тутового шовкопряда *Bombyx mori* (за Догелем)
А – самець;
Б – самка; В – личинка (гусінь);
Г – кокон;
Д – лялечка, витягнута з кокону.

Позитивна діяльність комах у природі, в першу чергу, виражається у запиленні квітів. Так, наприклад, близько 30% європейських квіткових рослин комахозапильні. У процесі еволюції виробилась чудова взаємна пристосованість між багатьма видами комах і квіткових рослин. Наприклад, у рослин є різні пристосування для запилення їх певними видами комах, а у комах довжина і форма хоботка суворо відповідає будові квітки тих рослин, які вони запилюють. Великий натураліст Ч. Дарвін відмічав, що завдяки союзу квіткових рослин і комах наша планета перетворилася у “зелений рай”. Деякі рослини зовсім не здатні розмножуватись без

спеціальних запилювачів. Конюшина у Новій Зеландії давала відмінні врожаї, але зовсім не утворювала насіння. Але після того, як туди були завезені джмелі, ця проблема була вирішена. Головною роллю серед запилювачів відіграють перетинчастокрилі, особливо бджоли і джмелі. Другою за значенням групою запилювачів є двокрилі (мухи, комарі), а третьою – лускокрилі (метелики).

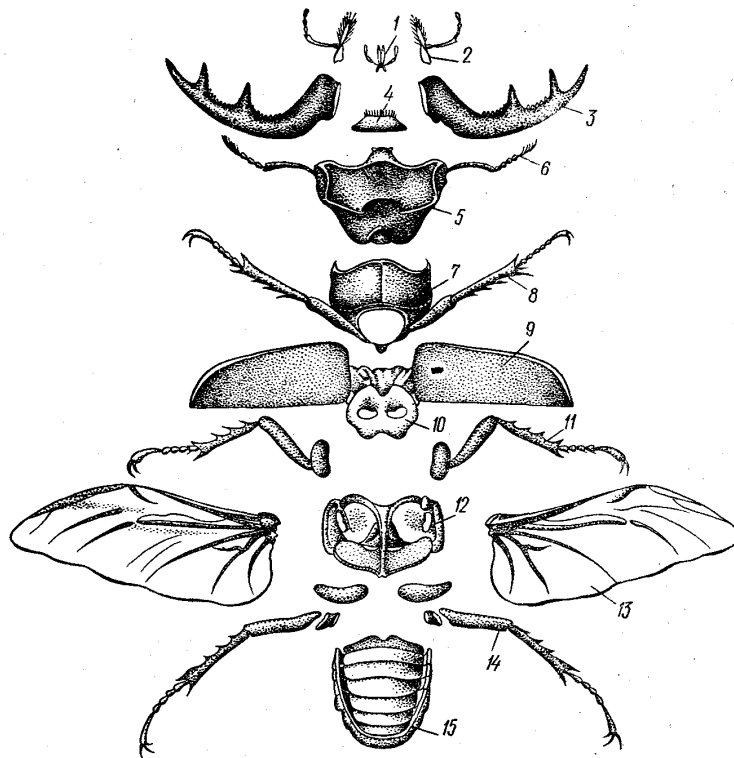


Рис. 3. 49. Розчленований жук-олень *Lucanus cervus* (за Догелем)
 1 – нижня губа; 2 – нижня щелепа; 3 – мандибула; 4 – верхня губа; 5 – голова; 6 – сяжки; 7 – передньогруди; 8 – перша пара грудних кінцівок; 9 – передня пара крил – надкрилля;
 10 – середньогруди; 11 – друга пара грудних кінцівок;
 12 – задньогруди; 13 – задні крила; 14 – третя пара грудних кінцівок; 15 – черевце

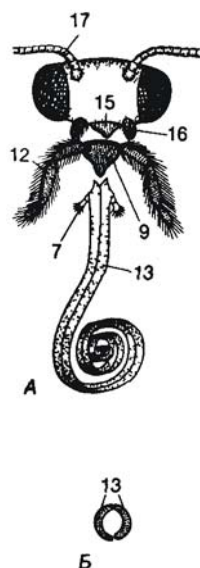


Рис. 3.50 Сисальний (рос. сосущий) ротовий апарат

7 – щелепний щупик; 9 – максилі другої пари; 12 – нижньогубні щупики; 13 – максилі; 15 – верхня губа (лабрум); 16 – мандибули; 17 – антени; А – вид спереду; Б – максилі у розрізі.

При сисальному типі ротового апарату (метелики) мандибули редуковані, а від нижньої губи залишаються лише щупики. Жолобовидні галей з'єднані у згорнуту спіраллю сисальну трубку – хобіток.

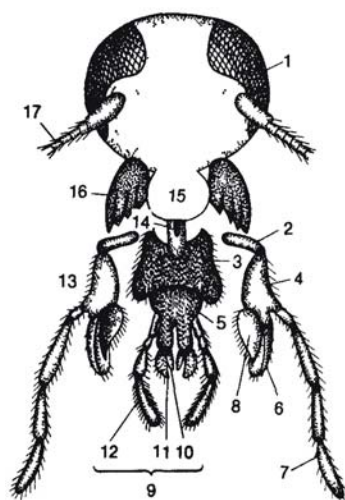
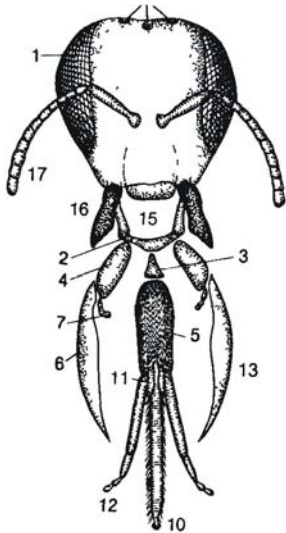


Рис. 3.51. Гризучий тип ротового апарату у комах *Rotaparat5.tif*

Гризучий тип ротового апарату властивий багатьом примітивним групам (таргани, прямокрилі). Верхня губа (лабрум, 15) має вигляд непарної кожистої складки, яка прикриває мандибули (16).

Максилі (13) ще сильно розчленовані і складаються з двох члеників – основного (кардо, 2) та стволика (стипеса, 4), щелепного щупика (7), а також зовнішньої та внутрішньої лопатей. Внутрішня лопать (лацинія, 8) слугує для жування, а зовнішня (галея, 6) несе смакові рецептори. Максилі другої пари (9) зрослися своїми основними члениками (субментум, або підпідборіддя, – 3, ментум, або підборіддя, – 5) по середній лінії в одну цільну нижню губу (лабіум), парна



закладка якої ще помітна у двох нижньогубних щупиках (12), двох внутрішніх (глосси, 10) та двох зовнішніх (параглосси, 11) жувальних лопатях, або язичках.

З дна ротової порожнини піднімається непарний ящикоподібний відросток — підглоточник, або гіпофарінкс (14).

Влижучо-сисальному (друга назва — лижучо-гризучий) ротовому апараті (бджола) глоси, що зрослися, дають довгий жолобовидний язичок. Щупики нижньої губи і галей утворюють навколо язичка ледь вигнуту піхву — сисальну трубку.

Рис. 3.52. Лижучо-сисальний ротовий апарат. (RotAparat4.tif)
Позначення на рис 3.51.

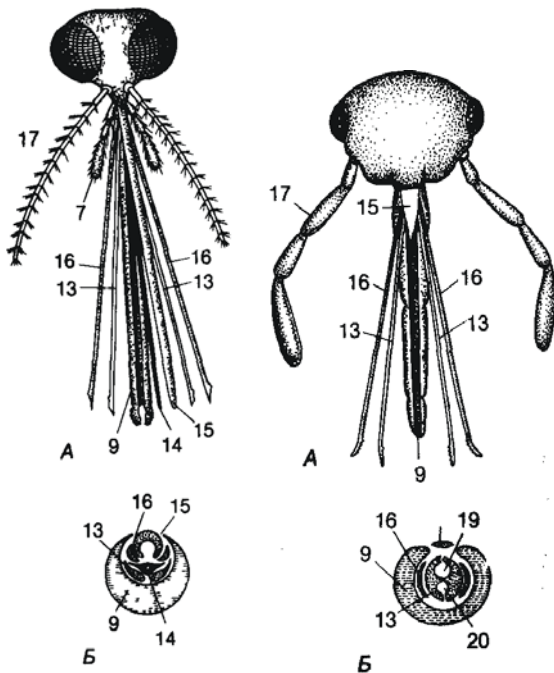


Рис. 3.53. та 3.54. Ротовий апарат колючо-сисального типу

У ротовому апараті колючо-сисального типу у комарів (рис. 3.53) та клопів (рис. 3.54) лабрум прикриває згори утворений нижньою губою жолобок, у який вкладені колючі щетинки — видозмінені мандібули та лацинії. Сисальною трубкою (19) у комарів слугує глибокий, відмежований від гіпофаринкса жолобок на нижній

поверхні лабрума, а у клопів — канал, утворений колючими щетинками. Через другий канал, який лежить під першим і також виникає при прикладанні одна до одної колючих щетинок (слинний канал, 20), в проколоту ранку тече секрет слинних залоз, який перешкоджає згортанню крові. У комарів слинний канал проходить в гіпофаринксі. У мух, бліх і вошей колючий апарат побудований інакше. (До усіх рисунків: 1 — складне око; 17 — антени; 18 — прості вічка).

Велике значення мають комахи у процесі ґрунтоутворення. Мурахи і терміти разом з личинками інших видів, що живуть в землі, розрихлюють ґрунт своїми ходами, сприяють кращій вентиляції, зволоженню і збагаченню перегноєм. Останнє пов'язане з руйнуванням рослинних і тваринних решток, що накопичуються на поверхні ґрунту. Без діяльності комах, наприклад, неможливе розкладання хвої. Там, де мало комах, накопичуються торфоподібні неродючі шари. Знищення трупів і екскрементів тварин, що здійснюється представниками особливого фауністичного комплексу, має велике санітарне значення. Велика роль комах і як однієї з ланок у кругообігу речовин в природі. Багато комах входить до складу різних харчових ланцюгів.

☑ Ентомофаги — тварини, що живляться виключно комахами.

Найбільшого поширення ентомофаги набули серед птахів і ссавців.

Серед комах є і свійські тварини. Безпосередню користь людині приносять бджоли і туговий шовкопряд. Їх розведення — основа бджільництва і шовківництва.

Деякі комахи мають технічне значення. Вони виробляють лікарські речовини, воски, фарбники і лаки. Натуральні фарби, які отримують з комах, відомі здавна. Секрет такого виробництва добре знали древні фінікійці і греки. Широко використовувалась у минулому і не втратила свого значення у наш час фарба кармін, що отримується з самок кошенилі. У давні часи кармін був майже єдиним джерелом отримання червоних і фіолетових фарб і цінився надзвичайно високо. Біблійна легенда згадує про цю червону фарбу, що отримувалась з “червоного черв'яка” і застосовувалась нащадками Ноя. Збереглися відомості, про те, що один з персидсь-

ких царів другому столітті подарував римському імператорові Марку Аврелію багряну шерстяну тканину, яка стала раритетом у Капітолійському храмі у Древньому Римі. Для виготовлення одного фунта карміну у далекій Вірменії використали 70 тисяч вбитих і висушених самок кошелі. У наш час кармін широко використовується у харчовій промисловості, парфумерії, аптечній справі. Він незамінний у художніх промислах, там, де потрібні світлостійкі і нешкідливі для людини фарбники.

Не менш значимі і негативні наслідки діяльності комах. Так, багато з комах живляться живими тканинами рослин, спричинюючи значну шкоду. Пошкодження, що викликаються комахами, дуже різноманітні і зачіпають кореневу систему, стовбури і стебла, листки, квіти, плоди та інші органи рослин. В одних випадках це може бути руйнування рослинної тканини — погризи, прокладення ходів. В інших, навпаки, наявність комах призводить до утворення галів, що являють собою потворні розростання будь-яких частин рослин — листової пластинки, бруньок, стебла. При масовому розмноженні шкідників і те, і інше призводить до ослаблення рослинного організму, зменшення його опору грибковим й іншим захворюванням, зниження продукції плодів і насіння, а, часто, і до загибелі.

Особливо небезпечні періодичні різкі сплески чисельності комах-шкідників. Такі порушення екологічної рівноваги характерні для багатьох форм сарани, деяких форм попелиці, метеликів, жуків і ін. Проте сама діяльність людина іноді провокує виникнення подібних явищ. Так, порушення правил сівозміни і монокультури агроценозів створюють сприятливі умови для розмноження відповідних шкідників. Надмірне використання інсектицидів призводить до загибелі не тільки шкідливих комах, але і їх природних ворогів. Швидка мінливість, властива цим тваринам, викликає появу стійких до отрутохімікатів форм. Ось чому, поряд з механічними, хімічними і агротехнічними методами боротьби зі шкідниками сільського господарства, все ширше використовують біологічні методи. Вони полягають у знищенні комах на всіх стадіях розвитку за допомогою їхніх природних ворогів. Такими ворогами є жаби, ящірки, дикі птахи, землерийки, їжаки, кроти, кажани тощо. Усіх цих тварин слід

оберігати і, по можливості, принаджувати на поля, городи, в сади, парки. Для біологічної боротьби використовують також корисних комах. Наприклад, сонечка знищують попелиць та інших шкідників, хижі жуки полюють за гусінню. У спеціальних лабораторіях у великих кількостях розводять деякі види сонечок, трихограм та інших комах. Їх випускають у тих районах, де відмічається масове розмноження шкідників. Біологічним методам боротьби з шкідниками рослин належить велике майбутнє.

Серед комах є також цілий ряд паразитів тварин і людини, переносники збудників захворювань. Дія комах на тварин і людей може бути:

- пряма;
- опосередкована.

До першої групи відносяться ектопаразити і ендopаразити, до другої – переносники захворювань.

☑ Ектопаразити – це комахи, що тимчасово турбують тварин своїми укусами, поселяються на поверхні тіла тварини-господаря.

Ектопаразитами є різні двокрилі: комарі, мошки, москити, а також блохи, воші, деякі клопи.

☑ Ендopаразити поселяються всередині тіла тварини-господаря.

Ендopаразитами найчастіше є личинки комах. Так, личинки оводів, що поселяються у тілі домашніх тварин, наносять серйозну шкоду тваринництву.

Опосередкована шкода від комах, часто буває більш серйозною, ніж пряма. Найчастіше переносниками збудників захворювань є кровососні комахи, що нападають на хребетних тварин і людину. Перелітаючи від однієї тварини до іншої чи до людини, вони, поряд з кліщами, забезпечують циркуляцію в природі цілого ряду хвороботворних мікробів. Іноді спричинені захворювання бувають малопатогенними для тварин і надзвичайно небезпечними для людини. Наприклад, збудник сонної хвороби, що переноситься мухою це-це, вірус японського енцефаліту, малярійний плазмодій, що передаються деякими комарами. Ці, часто смертельні для людини, захворювання у природі зустрічаються у горобців і не викликають у

них ніяких серйозних ушкоджень. Іноді перенесення хвороботворних мікробів і яєць гельмінтів відбувається шляхом забруднення ними продуктів харчування. Таким способом поширює різноманітні захворювання домашня муха. Цей традиційний супутник людини переносить близько 70 видів різних організмів, багато з яких являються збудниками небезпечних захворювань.

Говорячи про позитивне чи негативне значення комах, необхідно пам'ятати, що ці оцінки часто суб'єктивні і відображають лише наше ставлення до тих чи інших результатів життєдіяльності комах. Іноді сама людина, порушуючи рівновагу у екологічних комплексах, що склалися еволюційно, викликає масове розмноження окремого виду комах, що призводить до катастрофічних наслідків. Комахи-шкідники – це всього лише форми, що наносять прямі та побічні збитки людині. Іноді ці “шкідливі” властивості виявляються дійсно шкідливими лише у окремих випадках, а в інших приносять велику користь природі і людині.

Хордові тварини

Коли ми говоримо про тварин, то у першу чергу маємо на увазі хребетних. Саме серед хребетних людина знайшла собі помічників, товаришів і джерело їжі. До хребетних належить і людина.

Тип хордових об'єднує тварин, різноманітних як за зовнішніми ознаками, так і за особливостями внутрішньої будови. Незважаючи на це, хордові мають комплекс ознак, властивий лише представникам даного типу. Основними з них є:

- Осьовий скелет, представлений хордою або хребтом;
- Центральна нервова система у вигляді порожнистої трубки, яка утворюється з спинного боку;
- Травна трубка, від якої походять органи дихання;
- Кровоносна система з центральним органом, розташованим з черевного боку.

☑ Хорда – це пружний нечленистий тяж, який виконує функцію внутрішнього скелета.

У нижчих хребетних хорда зберігається все життя. У вищих – існує лише у ембріональний період, а потім витісняється хребтом.

Нервова трубка хордових утворюється внаслідок вгинання ектодерми зі спинної сторони. У вищих хордових з основної частини ембріональної нервової трубки утворюється спинний мозок, а з переднього кінця – розвивається головний мозок. Передній відділ травної трубки сполучається з зовнішнім середовищем через зяброві щілини. У нижчих водних хордових вони зберігаються все життя, а у інших – лише у ембріональний період. У наземних тварин зяброві щілини перетворюються у легені і сполучаються з органами травлення на рівні глотки. Кровоносна система у хордових замкнута, за винятком нижчих напівхордових (оболонники).

Хордові – тришарові, мають бінарну симетрію. Для них характерна наявність вторинної порожнини тіла. Еволюція органічного світу досягла найвищого рівня у розвитку цього типу, особливо у підтипі хребетних. Хребетні менш різноманітні та менш кількісні, ніж комахи, але вони можуть сперечатися з останніми за пристосованістю до різного способу життя, за здатністю сприймати та реагувати на подразнення. До цієї групи належить майже 40 тис. видів, яких можна зустріти практично у кожній екосистемі.

Нижчі хордові

До нижчих хордових належать представники двох підтипів типу хордових:

- личинковохордові або покривники (класи апендикулярії, асцидії, сальпи);
- безчерепні (клас головохордові).

Всі нижчі хордові – водні форми. Це вказує на те, що дана група тварин виникла і відділилася ще до виходу тварин на сушу.

Нечисленні представники личинковохордових (близько 500 видів) мають хорду лише на личинковій стадії розвитку. Дорослі форми ведуть частково прикріпленій, частково вільний спосіб життя. Через примітивну організацію, яка нагадує кишковопорожнинних, їх деякий час навіть відносили до безхребетних.

На відміну від личинковохордових, безчерепні зберігають всі основні ознаки протягом всього життя (хорду, нервову трубку, зяброві щілини). У них відсутній головний мозок. У єдиному класі цього підтипу відомо лише 30 видів ланцетників.

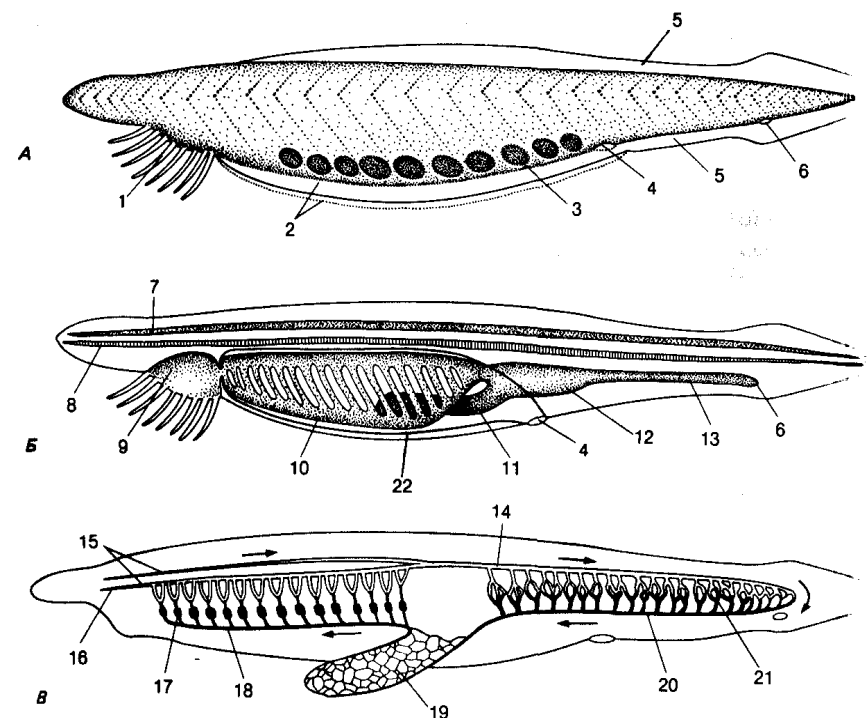
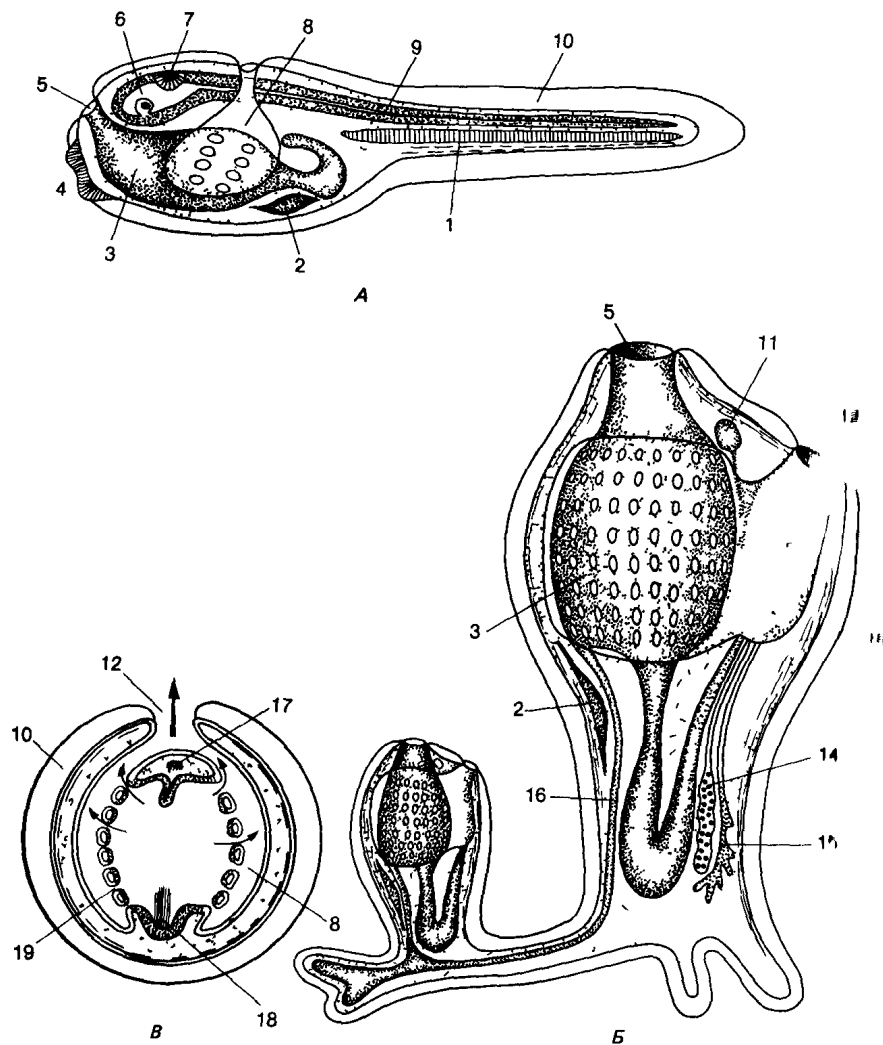


Рис. 3. 55. Схема організації ланцетника *Branchiostoma lanceolatum* (за Хадорном і Вернером).

- А – зовнішній вигляд (показана сегментація мускулатури і положення сегментарних статевих залоз; Б – нервова і травна системи; хорда В – кровоносна система; 1 – ротові щупальці; 2 – метаплевральні складки; 3 – гонади; 4 – атріопор; 5 – непарна плавцева складка; 6 – анальний отвір; 7 – нервова трубка; 8 – хорда; 9 – ротова порожнина; 10 – глотка з зябровими щілинами; 11 – печінка; 12 – середня кишка; 13 – задня кишка; 14 – спинна аорта; 15 – корені спинної аорти; 16 – сонні артерії; 17 – луковички; 18 – черевна аорта; 19 – капіляри воротної системи печінки; 20 – підкишкова вена; 21 – кишкові капіляри; 22 – атріальна порожнина.



- 7 – око; 8 – навколо зяброва порожнина; 9 – нервова трубка;
 10 – туніка; 11 – ганглій, що утворився з мозку личинки;
 12 – клоакальний сифон; 13 – клоакальна порожнина;
 14 – яєчник; 15 – сім'яник; 16 – ентодермальний виріст глотки, який проникає у столон і утворює ентодерму нирки;
 17 – нервовий тяж (залишок нервової трубки);
 18 – гіпобранхіальна борозна;
 19 – зяброві щілини

Ектодермальний епітелій покривників виділяє кутикулярну оболонку (туніку), яка містить целюлозу і покриває все тіло тварини. Потужна глотка пронизана численними зябровими щілинами (зябровий мішок). Внаслідок руху війок вода заганяється до ротового отвору, а звідти – у глотку. В зябрових щілинах проходить газообмін і, як крізь сито, відфільтровуються харчові частки. На вентральному боці глотки проходить гіпобранхіальна борозна по якій їжа надходить до перетравлюючої частини кишки (ця борозна є гомологом щитовидної залози хребетних). Зяброві щілини, як і у ланцетника, відкриваються у навколо зяброву порожнину, що на спинному боці розширюється у клоакальну порожнину до якої відкриваються також задня кишка і протоки статевих залоз.

Підтип черепні або хребетні

Черепні або хребетні – вищий підтип хордових. Представники цього підтипу заселяють солоні та прісні водойми, сушу, включаючи ґрунт, та пристосувалися до життя у повітрі. Крім загальних ознак хордових, властивих хребетним, типовими для хребетних є такі особливості організації:

- розчленування тіла на голову, тулуб та хвіст;
- хорда, завжди присутня у ембріона, більшою або меншою мірою витісняється хребтом;
- хребці охоплюють спинний мозок дугами;
- передній кінець осевого скелету трансформується у череп;
- травний тракт розчленований на головну та тулубову частини;
- кровоносна система з багатокамерним вентральним серцем, артеріальними дугами та воротною системою.

Рис. 3.56. Схема будови асцидії

- А – личинка; Б – доросла асцидія з дочірньою особиною на столоні;
 В – поперечний розріз асцидії на рівні клоакального сифона;
 1 – хорда; 2 – серце; 3 – глотка з зябрами; 4 – прикріплювальні сосочки; 5 – ротовий отвір; 6 – мозок з органом рівноваги;

Підтип черепних або хребетних об'єднує сім класів (рис. 3.56).

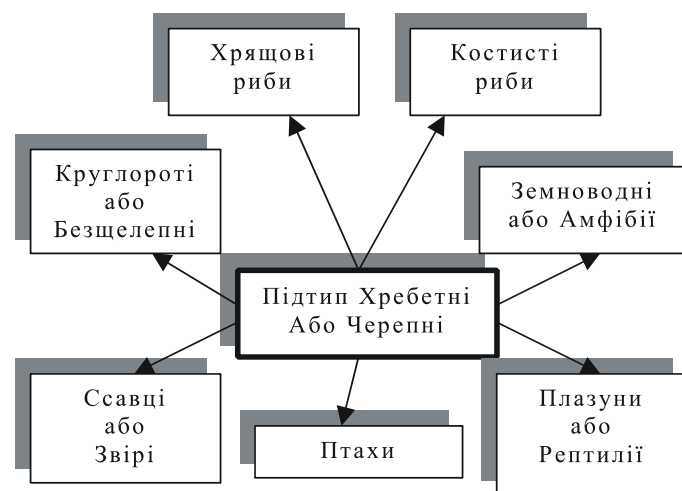


Рис. 3.56. Класифікація хребетних

Представники трьох класів круглоротих, хрящових риб та кісткових риб — це виключно водні організми. У водному середовищі абсолютно інші, ніж на поверхні планети умови існування. Це знайшло відображення у особливостях будови, функціонування та поведінки цих тварин. Земноводні — перехідна форма між водними і наземними тваринами. У своєму розвитку вони зберегли залежність від води. Плазуни — перші справжні наземні істоти. Вони є предками ссавців і птахів.

Круглороті або безщелепні

Круглоротих за їх зовнішню будову називають рибоподібними. Це найдревніші, примітивно організовані хребетні тварини. Їх видовжене червоподібне тіло вкрите слизом. На відміну від риб, вони не мають грудних, черевних та анальних плавців. Кісток немає, лише хрящі, які підтримують зябровий апарат і оточують мозок. У круглоротих відсутній типовий для хребетних лицьовий

(передній) відділ черепа. Звідки і походять інші назви цього класу — напівчерепні або безщелепні.

У круглоротих один носовий отвір, розташований зверху на голові та по ряду зябрових щілин з кожного боку. Круглий або видовжений ротовий отвір оточений численними роговими зубами. Зуби є навіть на язиці. Ротовий отвір розкривається і закривається за таким же принципом, як зіниця ока. Це дуже древнє пристосування. 400 — 500 млн. років тому моря населяли подібні істоти з такими ж ротами-воронками. Силур і девон були епохою розквіту круглоротих. Але з'явилися вони значно раніше. Потім вони почали досить швидко вимирати. Приблизно 350 млн. років тому вони практично зникли. У сучасній фауні вони нечисленні, поділяють їх на два підкласи. У кожному підкласі по одному роду і по одній родині. Це міноги і міксини.

Міноги живуть у морях і ріках помірного поясу обох півкуль. Розвиток міног проходить стадії яйця, личинки і дорослої особи. За висловом відомого зоолога Г. Штерби: “Міноги демонструють нам своїм життєвим циклом найважливіші епохи походження хребетних.” Для відкладання яєць (ікринок) морські міноги мігрують у ріки. У підготовлене гніздо відкладають до 40 тис. ікринок, з яких розвиваються личинки. Личинки міног називають піскорийками. Їх очі сховані під шкірою, ротовий отвір не розширюється воронкоподібно. Вони живляться детритом і гумусом, фільтруючи його з води. Вміст їх шлунку може бути на 95% заповнений неперетравним баластом. У піскорийок немає спинних плавців. Вони дихають всією поверхнею тіла. Зяброве дихання проявляється лише при активному русі. Через спартанську дієту і недостатній газообмін піскорийки розвиваються надзвичайно повільно. Личинкова стадія може тривати до 5 років. Сам процес метаморфозу проходить досить швидко — за 5–6 місяців. Він супроводжується значними змінами і перебудовами внутрішніх органів і фізіології. У цей період міноги взагалі не харчуються. Дорослі міноги — хижаки. За очима у них розташовано по 7 зябрових отворів. Відразу після перетворення вони вгризаються у тіло риб, іноді навіть до кишків, ссуть кров і перетирають як теркою м'язи. Лише дуже великі риби не гинуть від такого нападу. На

м'ясному калорійному раціоні міноги швидко товстіють і накопичують жир. У них атрофується кишечник, притуплюються зуби. Міноги знов готові до міграцій з метою розмноження. В період подорожі у міног розвиваються ікра і молоки. Міноги – шкідники рибного господарства. Тому у США з ними ведуть жорстоку боротьбу. У Європі, навпаки, міногу вважають делікатесом. Але у забруднених промисловими викидами ріках цього континенту їх майже не залишилося.

Міксини – мешкають лише у помірних та субтропічних морях. Порівняно з міногами, міксини ведуть дуже спокійний спосіб життя. Вони паразити риб і живляться подібно до міног. Але нападати здатні лише на ослаблених, хворих та молодих риб. У їхньому розвитку відсутні метаморфози. Самки відкладають до 20 яєць. Цікавою особливістю міксин є надзвичайна гнучкість. Вони здатні в'язати зі свого тіла вузли і, навіть, вісімки. Таким способом вони очищають своє тіло від забруднення.

Хрящові риби

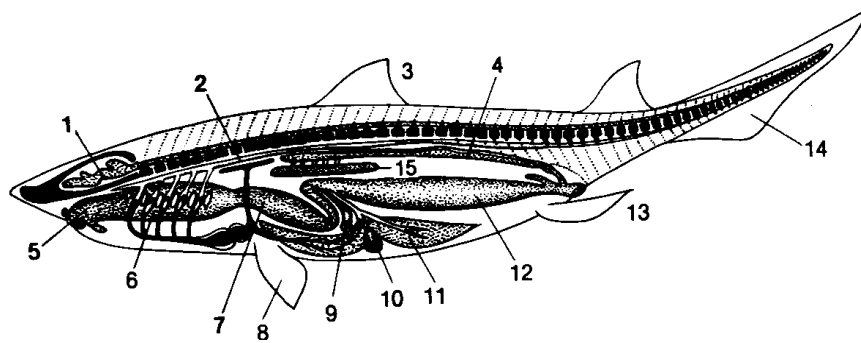


Рис. 3. 57. Схема будови самця акул

- 1 – головний мозок; 2 – спинна аорта; 3 – спинний плавець;
 4 – первинна нирка; 5 – ротова порожнина; 6 – глотка;
 7 – шлунок; 8 – грудний плавець; 9 – підшлункова залоза;
 10 – жовчний міхур; 11 – печінка; 12 – середня кишка;
 13 – червний плавець; 14 – хвостовий плавець; 15 – сім'яник.

Акули, скати і химери представляють клас хрящових риб. Їх внутрішній скелет побудований з хряща, проте, не виключено, що відсутність кісток у скелеті є наслідком вторинної редукції. Припускають, що предки хрящових риб мали кісткову тканину. Основною відмінністю хрящових риб від круглоротих (безщелепних) є наявність щелеп та парних кінцівок. Характерною особливістю є також будова луски. За формою вона може бути різною, але здебільшого це пластина з зубцем посередині. Таку луску називають плакоїдною.

☑ Плакоїдна луска – це найпримітивніший вид луски. Він є ознакою древності походження хрящових риб.

За своєю будовою плакоїдна луска схожа на зуби і утворена з тих же матеріалів, що і вони. Таким чином, зуби хребетних походять від плакоїдної луски, яка збереглася у хрящових риб.

У представників цього класу відсутні зяброві кришки. Зяброві щілини відкриті. Дихання відбувається шляхом ковтання води ротом і пропускання її через зяброві щілини. У тих видів, які тривалий час лежать на дні (скати) вода надходить через видозмінену зяброву щілину – бризкальце. У самців хрящових риб є копулятивні органи.

☑ Копулятивні органи – спеціальні пристосування для внутрішнього запліднення. Можуть бути як зовнішньою частиною статевих органів (статевий член у ссавців), так і видозміненими органами іншої природи (видозмінені анальні плавці у акул).

Запліднення у хрящових риб внутрішнє, а розвиток зародку дуже тривалий – від 4 до 18 місяців. Кількість потомства невелика – від двох до декількох десятків. Але є і винятки. Так, живородні шестизяброві акули мають до 108 дитинчат, а деякі справжні скати відкладають до 500 яєць.

Як це не дивно, але хрящові риби тонуть у воді. Справа у тому, що у них немає плавального пухиря, тому вони не можуть регулювати щільність свого тіла. Для того, щоб не втопитися у воді і не опуститися на дно океану, хрящові риби повинні постійно рухатися. М'ясо цих риб має специфічний запах аміаку. Це пов'язано з тим, що через примітивну будову видільної системи у їх крові висока концентрація сечовини.

Цей клас поділяється на два підкласи:

- пластиннозяброві (акули і скати);
- цільноголові (химери).

Акули надзвичайно різні як за розмірами, так і за поведінкою. Найменші з них мають довжину тіла від 14–15 см, а найбільші – до 20 м. Відповідно, і різниця у масі. Найбільші китові акули можуть важити до 20 тонн, а в середньому – 10–15 тонн. Тривалість життя акул у середньому 30 років, у більш крупних форм вона довша. Акули, головним чином, мешканці морських глибин (до 3000 м і більше). Як виняток, зустрічаються прісноводні акули. Водяться вони у ріках Індії, Нової Гвінеї, Австралії, Тасманії, Індонезії, Філіппін та інших країн. Акул бачили навіть біля причалів у центрі Нью-Йорка, а по Амазонці вони піднімалися на відстань до 4000 м.

Більшість акул – це крупні і сильні істоти, які здатні рухатися зі швидкістю до 40–70 км/год. Вони можуть розірвати канат, який витримує масу у 1 тонну. Навіть прострелена гарпунами акула з розрізаним черевом здатна відкусити руку у необережного рибалки. Коли додати до цієї надзвичайної життєстійкості гострі, як ножі, зуби, то стає зрозумілим, чому ці риби вважаються найнебезпечнішими морськими хижаками.

У акул дуже розвинений нюх та інші органи чуття – зір і слух. Але головним є все ж таки нюх. “Ми маємо тут справу з настільки тонко розвиненим нюхом, що його не можуть наздогнати найчутливіші і найточніші прилади, за допомогою яких у наш час проводять хімічний аналіз” (А. Хезлер). Ніздрі у акул – це лише органи чуття. Вони не беруть участі у диханні. У акул є також бокова лінія – рецептори в шкірі, які сприймають коливання. Вода більш пружне середовище, ніж повітря, тому коливання у ній поширюються у 4 рази швидше. Це означає, що акули отримують інформацію про зовнішнє середовище значно швидше, ніж наземні істоти. Поведінка акул багато у чому ще залишається загадковою.

☑ Наука, яка вивчає особливості поведінки тварин називається етологією.

Через свою агресивність акули є серйозною загрозою для людей у морі. Так, наприклад біла акула, або кархарадон має дов-

жину тіла від 5 до 12 м. Своїми трикутними п’ятисантиметровими зубами вона здатна перекусити людське тіло навпіл, а її велетенська пащека здатна ковтнути коня. Біля берегів Кенії був описаний випадок, коли від кархарадонів загинув слон, який необережно хотів переплисти морську ділянку. Ці страшні тридцятиметрові створіння тероризували морський простір ще 10 млн. років тому. У щелепах викопного кархарадону може розміститися до 8 чоловік.

До чемпіонів зі швидкості належить акула мако. Саме про неї у повісті “Старий і море” писав Е. Хемінгуей. Ця риба здатна до акробатичних стрибків. Це чи не єдина акула, яка робила спробу вкусити людину, вистрибнувши на сушу.

Велетенська за розмірами китова акула для людей абсолютно безпечна. Вона, як і вусаті кити, вживає у їжу лише планктон. Наприклад, південна китова акула має довжину 12–23 м, масу 15–20 тонн. У пащі знаходиться 15 тис. малесеньких зубів.

У Чорному морі водяться акули катрани. Довжина тіла – 1–1,5 м, зрідка – 2 м. Вони не нападають на людей, але мають гострі отруйні шипи на спинних плавцях. На цих шипах, як на стовбурі дерев, утворюються річні кільця.

До акул належать молот-риби, які мають дуже специфічну форму голови. Вона у них розширена перпендикулярно лінії тіла. Ця риба має дуже чутливий нюх, вона енергійна і агресивна.

У пилоносих акул (чотири види) і пилорилих скатів (біля семи видів) зуби розташовані не лише у пащі, а і вздовж довгого і плоского роstrumu (виступу на передній частині голови). Такі акули мають довжину тіла не більше 1,5 м, а скати можуть сягати 10–15 м. Ці оригінальні творіння природи використовують свою зброю для нападу на здобич. Нападаючи на зграю риб акули енергійно б’ють роstrumом та хвостом з боку в бік. Приглушену таким способом рибу акула поїдає. За зовнішнім виглядом ці дві групи хрящових риб дуже подібні, на думку систематиків, вони і є тією ланкою, яка зв’язує між собою акул і скатів.

По суті, скати від акул відрізняються лише тим, що зяброві щілини у них розташовані не збоку, а знизу. Складається враження, що скати – це ніби “сплющені” акули. Форма тіла визначає і

спосіб руху. Під час руху їх тіло згинається не вздовж хребта, а впоперек.

Найбільший скат манта має ширину тіла від 4 до 8 м. У епоху перших дальніх морських подорожей марновірні моряки вважали манту дуже небезпечним для людей і називали його рибою-дияволом. Але, як виявилось, він може стати небезпечним для людини лише тоді, коли підстрибує і плюхає у воду свою двохтонну тушу. Живиться він планктоном і дрібною рибою. Манти народжують лише одне дитинча, але воно вражає своїми розмірами — 9 кг і 125 см.

У природі є більше 40 видів електричних скатів. Зона їх мешкання — теплі акваторії всіх океанів Землі. Природні батареї — видозмінені м'язи, розташовані між основами грудних плавців. Вони складають від 1/6 до 1/4 маси тіла. Потужність електричних органів скатів до 2–6 кіловат, напруга — від 19–80 до 200–300 вольт. Сила електричного удару залежить від фізіологічного стану ската, адже ці природні електробатареї мають невелику ємність і швидко “сідають”. Підсилює розряд висока електропровідність води. Сильний удар електричного ската небезпечний для життя. Але навіть несильний удар викликає неприємні відчуття. Недаремно античні медики називали цих скатів “нерке” (“вражати”) і використовували для лікування ревматизму і психічних розладів. Від грецької назви електричного ската походить і слово “наркотик”.

Скати-хвостокрили (30–50 видів) мають на хвості тонкий шип довжиною до 30–35 см, з якого стікає паралізуюча отрута. У тілі жертви він облямується, а уламок по кров'яному руслу може дійти до серця. З кам'яного віку і до нашого часу списи з гостряками з шипів хвостокрилів використовують у війнах примітивні племена Америки, Австралії, Південно-східної Азії і Полінезії. За описом Гомера Телегон вбив хитромудрого Уліса саме такою зброєю. Хвостокрили водяться у Чорному морі, а влітку можуть запливати навіть у Азовське. В Україні їх називають морськими котами. В Амазонці і інших ріках Атлантичного басейну Південної Америки мешкають хвостокрили, які назавжди поселилися у прісній воді.

Костисті риби

Клас костистих риб об'єднує майже 20000 видів. Вони мешкають у солоних та прісних водоймах і складають основу консументної ланки водних екосистем. Клас костистих риб поділяють на два підкласи:

- лопастепері;
- променепері.

До першого підкласу відносяться кистепері і дводишні. До другого підкласу належить більшість сучасних морських і прісноводних риб. Найбільше господарське значення мають такі ряди:

- осетроподібні;
- оселедцеподібні;
- лососеподібні;
- щукоподібні;
- вугреподібні;
- коропоподібні;
- сомоподібні;
- тріскоподібні;
- кефалеподібні;
- камбалоподібні;
- окунеподібні.

Риби дуже різні за розмірами і масою. Різниця між найбільшими і найменшими величинами складає більше 1000. Найбільші прісноводні риби — білуги (довжина до 8–9 м, маса — до 1,5 т), соми (відповідно — 5 м і 300 кг), а морські — меч-риба (відповідно 4,5 м і 500 кг), марлини (відповідно 5 м і 700 кг). Найменші риби (і взагалі хребетні) — філіппінські бички родів пандака і мистихтис мають довжину всього 7,5–15 мм, а масу тіла — близько 15 мг.

У костистих риб кісткова тканина становить значну або основну частину скелета. Скелет кісткових риб складається з скелета голови (черепа), хребтового стовпа, ребер і скелета плавців. Порожнина між окремими хребцями заповнена драглистою речовиною. Це залишки хорди, яка формується у процесі ембріонального розвитку. У осетрових риб (білуга, осетер) хорда залишається протягом усього життя. Щелепи кісткових риб звичайно озброєні гострими зубами. Але зустрічаються і такі риби, у яких зуби розта-

шовані на нижніх зябрових кістках, піднебінні і язиці, є і зовсім беззубі. Зябра у кісткових риб покриті зябровими кришками, а тіло лускою. Скелетні м'язи риб побудовані здебільшого з швидких білих м'язових волокон, тому риби здатні розвивати велику швидкість (рис. 3.58).

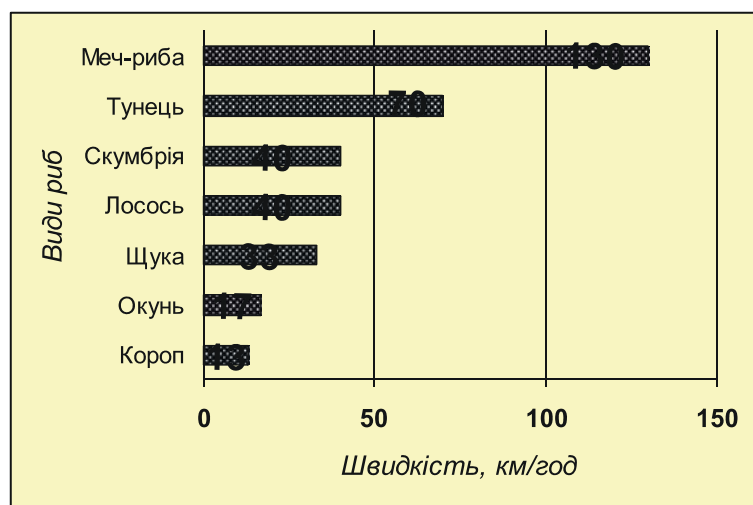


Рис. 3.58. Максимальна швидкість для деяких видів кісткових риб

Кишкова трубка кісткових риб поділена на глотку, стравохід, шлунок і кишечник. Вона починається ротовою порожниною, на дні якої міститься малорухомий язик, і закінчується анальним отвором. Але у деяких риб, наприклад, типових для прісних водоем України коропових, відокремленого шлунка немає.

У кісткових риб, крім дрібних кишкових і шлункових залоз, є спеціальні травні залози – підшлункова залоза і печінка. У кісткових риб є плавальний міхур, з'єднаний у деяких видів зі шлунково-кишковим трактом. Він наповнений газовою сумішшю, яка складається, в основному, з азоту та вуглекислого газу. Це дуже важливий орган, який уможливорює риbam змінювати щільність свого тіла і рухатися в товщі води у вертикальній площині. Але є кісткові риби і без плавального міхура.

Кровоносна система риб складається з двокамерного серця і судин. Густа капілярна сітка зябер забезпечує газообмін. Під час дихання риби ковтають воду і випускають її через зябра. Через фільтраційну функцію зябрових пелюсток і тичинок, вони дуже чутливі до твердого мулистого забруднення водоем. Ніжні органи просто збиваються, і риба гине від нестачі кисню. Це потрібно враховувати не лише промисловим підприємствам, а і комунальним службам міст.

Важливим абіотичним екологічним чинником у житті риб є температура води, у якій вони живуть.

☑ Тварин, температура тіла яких залежить від температури навколишнього середовища, називають пойкилотермними.

☑ Тварин, температура тіла яких не змінюється залежно від температури довкілля, називають гомойотермними.

Риби пойкилотермні (холоднокровні). І проблема тут не стільки у низькій температурі води, скільки у її різких коливаннях. Саме різкі зміни клімату стали головною причиною відмирання у ході еволюції холоднокровних. Більшість риб здатні існувати у досить вузькому інтервалі температур. При низьких температурах їх активність різко падає, а частота дихання може становити лише 15 раз на хвилину. При занадто високих температурах (більше 25 °С) частота дихання зростає до 150 раз на хвилину. І у одному і у другому випадку риба вмирає від задухи. Але є і винятки. Доля, яка мешкає у озерах Чукотки і Аляски, взимку замерзає, а навесні відтає і продовжує жити. Американська риба луканія живе у гарячих джерелах при температурі 40 °С.

Нервова система риб, як і інших хребетних, складається з центральної частини (головний і спинний мозок), нервів і органів чуття. Головний мозок поділяється на:

- передній мозок, від якого відходять нюхові доли;
- середній мозок;
- мозочок, розвинутий слабо;
- довгастий мозок, який з'єднується зі спинним мозком.

Незважаючи на відносно просту будову головного мозку, риби мають добре розвинені органи чуття. Вони, як і наземні тварини, бачать, чують, відчувають смак і запах. Очі у риб великі, круглі, без повік і слізних залоз, адже вони не потребують захис-

ту від висихання. У нічних риб сітківка багата гуаніном. Це робить їх надзвичайно світлочутливими. Наприклад, для судака досить світла зірок, щоб прекрасно бачити у воді. Більш яскраве світло їх просто засліплює. У денних риб світлочутливий пігмент такий же, як і у людини, — меланін. Здавна на світло ловили кільку, ставриду, лосося, хамсу. Звичайний малесенький карасик здатен побачити комаху при освітленні у одну двадцятимільярдну від повного денного освітлення. Більшість риб здатні настільки точно скеровувати своє тіло у прицільному кидку на здобич, що існує навіть спеціальний термін — “рефлекс прицілювання”. Досліди показали, що акваріумних рибок можна навчити розрізняти два кола, різниця у діаметрі яких становить всього 3 мм. Швидкість звука у воді приблизно у 5 разів більша, ніж у повітрі, і становить 1500 м/с. Крім того, він здатен проходити без втрат досить великі відстані. Звук від джерела потужністю у 1 кВт у воді буде чути на відстані 40 км. Ось чому у світі риб звуки відіграють дуже велику роль. Помилковий вислів “німий, як риба” з’явився через те, що перетинаючи кордон “вода — повітря” звук практично повністю поглинається і стає нечувтним для людини. Про гостроту риб’ячого слуху добре знають рибалки. Людині з вудкою не потрібно доводити, що сидіти на березі необхідно тихесенько. Але є риби, яких звуки приваблюють. До них відносяться налими, окуні та деякі інші хижаки. У риб немає зовнішнього вуха чи вушного отвору. Вони сприймають звук спеціальним органом, розташованим за очима. Це хрящовий пухирець з камінчиком. Рух цього камінчика подразнює звукові рецептори. Крім того, коливання води сприймається спеціальним органом — бічною лінією. Це група рецепторів, розташованих у шкірі під особливими лусками, які мають отвори, заповнені слизом і розташовані збоку на тілі. Звуки, які створюють риби, досить примітивні через примітивність самих “інструментів”. Це біій, тріск, шебет тощо. Риба-жаба, наприклад, гуде так, що барабанні перетинки можуть лопнути. “Безпосередньо біля риби ці гудки мають силу паровозного гудка, досягаючи хворобливої для вуха інтенсивності більше 100 децибел”, — писав професор Т. С. Расс. Іхтіологи стверджують, що звуки риб мають певне

емоційне забарвлення тривоги, страху, заохочення до здобичі та інше. Припускають, що у сприйманні смаку значну роль відіграють зяброві тичинки.

Продукти життєдіяльності у риб виділяються як через органи дихання і травлення, так і через спеціальні органи виділення. Нирки у риб мають вигляд двох видовжених утворень червоно-бурого кольору, розташованих по обидва боки від хребта. Сеча по сечоводах надходить у сечовий міхур, а звідти назовні.

Запліднення у більшості риб зовнішнє. Плодовитість дуже різна — від декількох десятків ікринок (бички) до сотень тисяч (оселедець). Справжні рекордсмени — деякі камбали, білуги (до 8—9 мільйонів ікринок), меч-риби (до 12—16 мільйонів), деякі тріскові (30—60 мільйонів), риба-місяць (до 300 мільйонів). Статева зрілість у тюльки настає через декілька місяців, а у осетра і білуги — через 10—20 років.

Різноманітні екологічні умови, у яких мешкають риби, і відмінності у характері живлення впливають на особливості будови і поведінки риб. У окремих видів виробилися специфічні пристосування, направлені на максимальну відповідність будови умовам існування. Наприклад, такі хижаки наших водойм, як судак і щука, мають видовжене тіло, пристосоване до різких швидких рухів. Їх рот озброєний гострими зубами. У Південній Америці водяться хижі риби піраньї. Чотири види з них нападають навіть на людину. Міцні щелепи цих риб туземці використовують як ножі і ножиці. Погана репутація і міцні зуби також у барракуд. Ці, схожі на щук, риби водяться також і у Чорному морі. Серед кісткових риб є види, озброєні електричними органами. У африканських ріках живуть електричні соми, а у Центральній та Південній Америці — електричні вугрі.

Одна з найпоширеніших риб Українських рік — в’юн. Його змієподібне тіло пристосоване до придонного життя. Морська риба камбала — типова придонна риба. Сплюснуте з боків тіло камбали лежить на дні постійно на одному боці. З ікри вилуплюються личинки звичайної форми, але з розвитком їх вигляд значно змінюється. Поступово тіло сплющується, а очі переміщуються на один бік.

Цікава група прохідних риб, до яких належать лососеві і осетрові. Вони більшу частину життя проводять у морі, а на розмноження піднімаються у ріки. Осетрові зберегли багато рис, які наближають їх до хрящових риб. Їх скелет лише частково кістковий, а більшою частиною складається з хрящів. Всі прохідні – це цінні промислові риби. Делікатесом вважається не лише м'ясо цих риб, але і їх ікра. Через варварський вилов їх чисельність надзвичайно впала.

☑ Промисловими називаються такі риби, які виловлюються у великих кількостях.

В Україні до промислових морських видів відносять керченських та чорноморських оселедців і тюльку. Значну кількість річкової риби розводять у спеціалізованих водних господарствах. Головним чином, це різні види корошових риб. Короп – це одомашнена форма сазана. В Україні виведені високопродуктивні породи коропа – український лускатий і український рамчастий.

У 1938 р. англійський проф. Дж. Сміт отримав листа від міс Куртене-Латимер, яка була завідуючою природничим музеєм у одному з міст Південної Африки. У листі містився опис риби, яку виловили у морі. На свій подив, він впізнав у ній викопну кистеперу рибу. Вважалося, що ці предки наземних тварин вимерли у кінці палеозою. Багато зусиль і коштів затратив вчений на те, щоб знайти інших представників цих “живих викопних істот”. Біля узбережжя Південної Африки були виловлені навіть живі екземпляри. На честь спостережливої жінки новий вид назвали латимерією. Вважають, що саме від таких риб походять сучасні земноводні.

Земноводні або амфібії

Земноводні або амфібії – перші хребетні, які від водного способу життя перейшли до наземного. Саме вони були еволюційними предками всіх інших сухопутних хребетних тварин. У світовій фауні нараховується близько 2100 видів земноводних, а в Україні – лише 17 видів (рис. 3.59).

Перші наземні тварини називалися стегоцефалами і жили у девонський період палеозойської ери. За зовнішнім виглядом вони дещо нагадували своїх предків – кистеперих риб. Їх назва з латини перекладається як “покритоголові”. Череп стегоцефалів покритий кістковим панцирем, а замість плавців у них були кінцівки.

Сучасні земноводні – невеликі тварини з довжиною тіла 6,5–150 см. Їх вивчення важливе для розуміння філогенетичних зв'язків між водними і наземними тваринами.

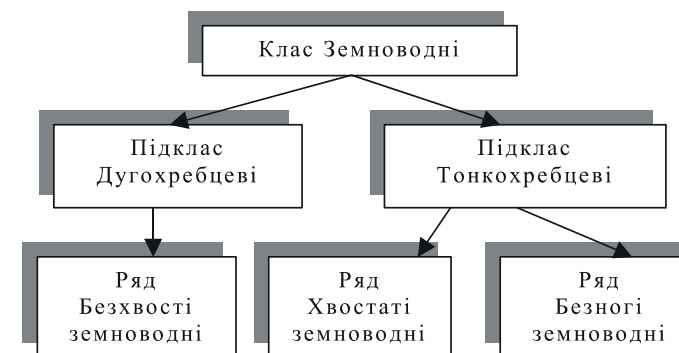


Рис. 3.59 Основні групи земноводних

Перші наземні тварини називалися стегоцефалами і жили у девонський період палеозойської ери. За зовнішнім виглядом вони дещо нагадували своїх предків – кистеперих риб. Їх назва з латини перекладається як “покритоголові”. Череп стегоцефалів покритий кістковим панцирем, а замість плавців у них були кінцівки. Сучасні земноводні – невеликі тварини з довжиною тіла 6,5–150 см. Їх вивчення важливе для розуміння філогенетичних зв'язків між водними і наземними тваринами.

Різка зміна середовища наклала відбиток на будову тіла цих тварин, характер метаболічних процесів та особливості розвитку і поведінки. Уже у зовнішній будові тіла земноводних спостерігаються пристосування до наземного життя. У них є дві пари кінцівок. Шкіра вкрита слизом і зволожена. Вона відіграє велику роль у газообміні. Плоский череп поділяється на мозкову коробку і щелепи. Передні кінцівки сполучаються з хребтом за допомогою плечового пояса, який складається з лопатки, ключиці і воронячої кістки. Ребра сполучаються з грудиною. Задні кінцівки зчле-

новуються з тазовим поясом, опорою якому служить крижовий хребець. М'язи поділені на групи антагоністів — згиначі і розгиначі. Більшість з них прикріплюються до кісток сухожилками.

Внутрішні органи земноводних знаходяться у целомічній порожнині, яка вистелена тонким епітеліальним шаром очеревини. Більша частина черевної порожнини зайнята органами травлення. Загальний план будови цієї системи у спрощеному вигляді нагадує такі у всіх більш високоорганізованих груп — плазунів, птахів та ссавців. У ротовій порожнині є язик, до тонкого кишечника відкриваються протоки великих травних залоз. У ковтальних рухах беруть участь очні яблука.

Система кровообігу складається з трикамерного серця і судин. Серце поділяється на два передсердя і шлуночок. У лівому передсерді збирається артеріальна кров, а у правому — венозна. У шлуночку кров змішана. На відміну від риб, земноводні мають два кола кровообігу:

- велике коло кровообігу, яке забезпечує кров'ю всі внутрішні органи, крім легень;
- мале коло кровообігу, яке забезпечує газообмін між внутрішнім середовищем організму та зовнішнім середовищем.

Венозна кров надходить до легень, де, віддаючи вуглекислий газ і забираючи кисень, перетворюється на артеріальну. Повітря у слабозвинені легені нагнітається за допомогою ротової порожнини. Але розділення двох кіл кровообігу у земноводних неповне. До більшості органів надходить змішана кров, тому метаболічні процеси у амфібій уповільнені. Як і риби, вони — пойкилотермні.

Сеча, утворена у нирках, збирається у сечовому міхурі, а потім виділяється у розширений відділ задньої кишки — клоаку.

Нервова система земноводних також нагадує у загальних рисах план будови цієї системи у вищих хребетних. У головному мозку є всі відділи, які спостерігаються у риб. Але, на відміну від риб, у них виразніше відмежовані півкулі переднього мозку. Від головного мозку амфібій відходить 10 пар черепномозкових нервів. Спинний мозок вкорочений. Від нього також відходить 10 пар нервів. Черевні корінці передають еферентні (рухові), а спинні — аферентні (чутливі) імпульси. Внутрішні органи іннервуються ве-

гетативною нервовою системою. У земноводних є зоровий, слуховий і нюховий аналізатори. Око за своєю будовою нагадує око людини. Вушні мушлі відсутні, є лише слухові отвори, закриті шкірою. Важливою прогресивною особливістю слухового апарату амфібій є наявність у них слухових кісточок у внутрішньому вусі. На відміну від риб, нюхові заглибини у земноводних сполучаються з ротовою порожниною. Незважаючи на прогресивну будову, рівень розвитку нервової системи і органів чуття у тварин цієї групи невисокий.

Гуморальна регуляція життєвих процесів у земноводних забезпечується залозами внутрішньої секреції — наднирниковими залозами, гіпофізом, щитоподібною, підшлунковою і статевими залозами.

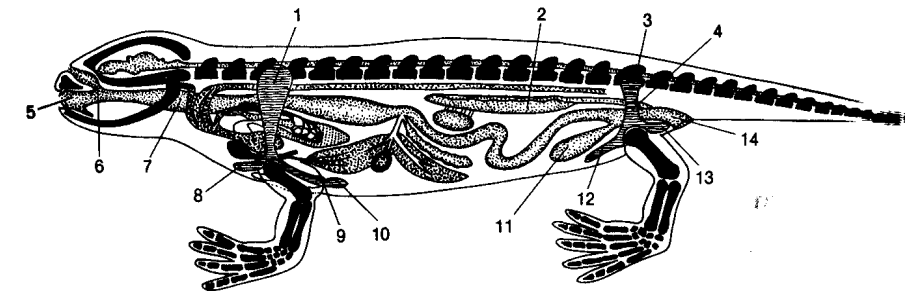


Рис. 3. 60. Схема будови хвостатої амфібії (самець саламандри)
1 — лопатка; 2 — первинна нирка; 3 — крижовий хребець;
4 — тазова кістка; 5 — ротова порожнина; 6 — хоана; 7 — глотка;
8 — прокоракіод; 9 — коракіод; 10 — грудина; 11 — сечовий міхур;
12 — лобковий хрящ; 13 — клубова кістка; 14 — клоака.

Перехід до наземного існування у земноводних не повний. Їх життя залишається тісно пов'язаним з водним середовищем. Дорослі земноводні живуть, як правило, на суші і дихають легенями. Яйця і личинки розвиваються, головним чином, у воді. Запліднення внутрішнє (у безногих і більшості хвостатих), або зовнішнє (у більшості безхвостих). Іноді, як виняток, зустрічаєть-

ся живородіння, але воно відрізняється від справжнього і полягає у тому, що личинка розвивається у яйці, яке не виходить з організму матері. Загальна плодючість земноводних невелика — від декількох ікринок до декількох сотень. Але зустрічаються і виключення. Наприклад, у квакші, яка водиться і в Україні, відкладається до 1000 яєць, а у африканської шпорцевої жаби — до 10–15 тисяч. Швидкість розвитку яєць залежить від температури води і екологічної адаптації (приспосовування) виду. Вона може тривати від двох діб (шпорцева жаба) до року (альпійські саламандри). Серед амфібій, особливо хвостатих, часто зустрічається явище неотенії.

☑ Неотенія — це здатність до розмноження у личинок (форм, які ще не стали дорослими).

Розведення у неволі показало, що амфібії мають досить велику тривалість життя. Наприклад, хвостаті протеї жили по 8–15 років, безхвості квакші — 22 роки, сірі жаби — 36 років, вогняні саламандри — 43 роки.

Безногі амфібії — нечисленна група з рядом спрощених ознак. За зовнішнім виглядом вони нагадують швидше дощових черв'яків, ніж хребетних. У них редуковані очі, є лише одна легеня. Мешкають безногі, головним чином, у вологих тропічних лісах.

Типовий представник хвостатих амфібій — звичайний в Україні тритон. Навесні і влітку тритони живуть у воді, а восени і взимку — у зволжених місцях на суші. Ребристий тритон, який водиться у Піренеях і Марокко, став “другою дрозозфілою” у генетичних лабораторіях. У його хромосомах процеси реплікації можна спостерігати навіть у звичайний світловий мікроскоп.

За саламандрами зі стародавніх часів тягнеться недобра слава. Ще античний натураліст Пліній Старший описував їх отруйність. Отрута саламандр лише втричі слабша, ніж стрихнін. Вона впливає на центральну нервову систему і спинний мозок і викликає сильні судоми і смерть від зупинки дихання. Але саламандри ніколи самі не нападають на людей. Це досить миролюбні створіння. Через людські забобони ці тварини знаходяться на грані вимирання у Карпатах. Неотенічна форма мексиканської саламандри називається аксолотлем. Ця тварина нерідко зустрічається

ся у зоомагазинах і живих куточках. Але більш звичайна вона як об'єкт досліджень у цитологічних і гістологічних лабораторіях.

Безхвості земноводні дуже подібні морфологічно. Це жаби і ропухи. Серед них багато беззубих, або таких, які мають зуби лише на верхній щелепі. У скелеті безхвостих відсутні ребра. Їх замінюють довгі бічні відростки хребців. Виняток — жаби-повитухи і жерлянки. Розвиток безхвостих амфібій проходить зі значними метаморфозами. Личинки (пуголовки) нагадують маленьких рибок.

Безхвості амфібії досить поширені у природі, але живуть обов'язково біля води. Серед них зустрічаються справжні гіганти. Так, наприклад, жаба-голіаф, яка мешкає у Камеруні і Анголі, має довжину тіла до 40 см, а масу — 5 кг. Об'єм її стегна відповідає об'єму людської руки. Південноамериканська жаба піпа має довжину тіла 22 см, а масу — 0,5 кг. Її яйця розвиваються під шкірою спини аж до дорослої форми. Дереволази, які мешкають у Центральній та Південній Америці, також виношують яйця на спині. Вони надзвичайно отруйні. Їх паралізуюча отрута небезпечна для людини. Летальна доза токсину дереволазів у 500 разів менша, ніж у цианіду, відомого з детективних романів. Взагалі, серед безногих земноводних цих регіонів багато отруйних. Наприклад, велика (до 25 см) жаба-ага має навіть ікру отруйну. Вона бризкає своєю отрутою на відстань до 30 см. Незважаючи на це, її акліматизували у країнах, де вирощують цукрову тростину для знищення шкідників. Навіть звичайна в Україні сіра ропуха виділяє слиз, який діє як серцевий глікозид. У невеликих дозах він стимулює серцеву діяльність людини, а у більших може викликати зупинку серця. У отруйних жаб часто розвивається попереджувальне забарвлення. Наприклад, у жерлянок, які зустрічаються в Україні, черево має яскравий чорно-червоний колір. Жаби американських прерій здатні до масових міграцій. Наприклад, у 1941 р. вони буквально заповнили м. Гранд-Форкс у Північній Дакоті. Довжина жаб'ячого потоку становила 200 км, а тривала ця міграція 40 днів.

В Україні водяться озерна, ставкова, трав'яна, госторморда жаби, квакша, сіра (звичайна) і зелена ропухи. Найменша з них — квакша — має личинку, більшу за дорослу форму (до 5 см без хвоста). Ставкова жаба має смачне м'ясо, але, на відміну від Франції, ця її якість не знайшла визнання серед населення України.

У трофічних ланцюгах земноводні відіграють роль консументів другого порядку. Вони — природні вороги шкідливих комах. Практичні американці підраховали, що прибуток від кожної такої безхвостой амфібії оцінюється у 20–30 доларів США. Але деякі з земноводних здатні полювати не лише на комах, а, навіть, на ящірок, змій та мишей. До таких хижаків відноситься п’ятипалий свистун (жаба-бичок), який мешкає у Північній Америці. У одній з лабораторій вчені спостерігали, як така 20-сантиметрова жаба вполювала півтораметрову змію. Як свідчать очевидці, “вся процедура тривала сорок дві години. Під кінець хвіст (змії) уже почав псуватися, але жаба їла його з таким апетитом, як найкращі ласощі” (К. Вінтон).

Плазуни або рептилії

Плазуни, або рептилії — перші справжні наземні хребетні тварини, повністю відокремлені від водного середовища. Вони набагато більше відрізняються від земноводних, ніж останні від риб. Специфічні особливості будови, ефективні пристосування до сухопутного способу життя дозволили плазунам заселити різноманітні екологічні ніші. Вони поширені скрізь, крім полярних і приполярних зон. За полярне коло простягаються лише ареали звичайної гадюки і живородної ящірки. Незначна частина рептилій повторно повернулася до водного життя. Це морські черепахи, морські змії, крокодили.

Плазуни — дуже древня група тварин. Перші плазуни, яких називали цільночерепними і які нагадували амфібій, з’явилися у кам’яновугільний період палеозойської ери. Епоха розквіту плазунів припадає на мезозойську еру, яка розпочалася приблизно 230 млн. років тому і тривала близько 167 млн. років. За цей час виникли, досягли розквіту і майже вимерли численні групи різноманітних рептилій. Ось чому мезозой називають “епохою рептилій”. Зоологи виділяють шість головних еволюційних гілок плазунів:

- до самої примітивної гілки відносяться древні викопні цільночерепні і черепахи. Вони виникли у пермський період. До нашого часу збереглися лише черепахи.

- друга гілка — це один вид першоящерів і сучасні лускаті (змії, ящірки і хамелеони). Вони походять від цільночерепних.

- третя гілка — архозаври. Вони були основною групою плазунів у мезозой. У сучасній фауні збереглися лише крокодили і алігатори.

- четверта гілка — динозаври. Представники цієї групи повністю вимерли у кінці крейдяного періоду.

- п’ята гілка — плезиозаври. Це вторинноводні викопні форми значних розмірів і ваги.

- шоста гілка — іхтіозаври. Ці рибоподібні викопні тварини також повернулися до водного способу життя.

У сучасній фауні біля 6000 видів плазунів, яких поділяють на чотири підкласи — черепах, першоящерів, крокодилів і лускатих (рис. 3.61).

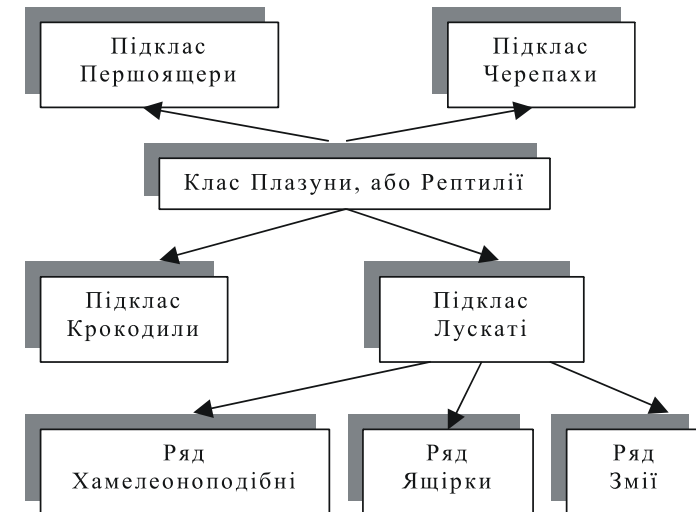


Рис. 3.61. Основні групи плазунів

Всі особливості зовнішньої та внутрішньої будови тіла рептилій — це наслідок повного пристосування до життя на суші. Деякі з цих ознак знайшли подальший розвиток у птахів та ссавців, які

походять від плазунів. А деякі так і залишилися надбанням лише цієї групи тварин.

Проблема зберігання води тіла була вирішена за рахунок сухої шкіри, часто вкритої роговою лускою. У рептилій відсутні залози, які змочують поверхню тіла. Невелика голова плазунів помітно відмежована від тулуба і з'єднується з останнім шиєю. Кінцівки, якщо вони є, розташовані по боках тіла і однаково розвинуті. Здатність до активного руху забезпечується більшим розчленуванням скелету, кращим розвитком хребта та кінцівок. Хребці мають різну будову і утворюють різні відділи хребтового стовпа. У рептилій добре розвинені ребра, які формують грудну клітку. Вона має велике значення, забезпечуючи активну вентиляцію легенів. Дихання — повністю легеневе, шкіра у газообміні участі не бере. Для забезпечення достатньої поверхні газообміну легені плазунів мають внутрішні перегородки, які нагадують комірочки. Ці комірочки обплетені добре розвиненою капілярною сіткою. Принцип будови кровоносної системи плазунів мало чим відрізняється від такої у земноводних. У них є два кола кругообігу і трикамерне серце, бо перегородка між шлуночками неповна. При такій будові серця кров, повільно рухаючись по організму, не забезпечує високого рівня метаболізму. Недостатня насиченість киснем зумовлює залежність температури тіла від температури середовища. Плазуни — пойкилотермні тварини.

Загальна схема будови травної, видільної, нервової і гормональної систем плазунів відповідає такій у земноводних, але більш високорозвинена.

Відірваність від водного середовища значною мірою вплинула на процеси, пов'язані з розмноженням. Запліднення у плазунів виключно внутрішнє. Іноді зустрічаються живородні і яйцеживородні. У деяких ящірок і змій зустрічається пристосування, подібне до плаценти. Наприклад, у звичайної гадюки. Зародок, захищений зародковими оболонками, розвивається у яйці, вкритому міцною шкірястою оболонкою. Для забезпечення енергетичних і пластичних потреб ембріону, там міститься також запас поживних речовин. Плазуни, на відміну від земноводних, після виходу з яйця розвиваються без метаморфозів. Всі необхідні перетворення

відбуваються всередині яйця. Розмір кладки дуже різний у окремих груп, але у більшості — декілька десятків. Зустрічається також живородіння. Наприклад, звичайна гадюка, живородна ящірка. Статева зрілість настає у черепах в віці 2—10 років, у хамелеонів — в 7,5 місяців, у гримучої змії — в 3 роки, у звичайної гадюки — в 4—5 років, у крокодилів — в 8—12 років, в удавів і пітонів — в 3—5 років.

Рептилії — рекордсмени серед тварин за тривалістю життя. Гігантські черепахи живуть по 200 років, а звичайні європейські болотні черепахи, яких ми часто тримаємо вдома, — до 70—120 років. Крокодили у неволі жили 50—85 років, великі варани й ігуани — 50—70 років. Довгожителі, як на тварин, і різноманітні змії. Гадюки, кобри, гримучі змії, щитомордники живуть по 14—26 років.

Розміри тіла плазунів варіюють у широких межах. До найменших належать карликові мадагаскарські хамелеони. Їх довжина з хвостом 3 см, а без нього — до 2 см. Відповідно, маса тіла — 2—3 г. Велетенський варан з острова Комодо має довжину тіла до 3 м, а масу — до 165 кг. Справжні гіганти є серед змій. Найдовша отруйна змія — королівська кобра. Вона має довжину тіла до 5,6 м. Удави і пітони тягнуться на 10 м, а гігантська анаконда — до 11,4 м. Велетні зустрічаються і серед крокодилів — до 7,2 м.

Черепачи — одні з найдревніших сучасних хребетних тварин. Вони вкриті зверху і знизу роговими щитками. Деякі вчені припускають, що міцний панцир черепах став своєрідним щитом, який захищав їх від мутагенного впливу сонячної та іонізуючої радіації. Низький рівень мутацій, які є основою для еволюції, дозволив цим своєрідним істотам зберегтися у первісному вигляді. За останні 200 млн. років вони практично не змінилися. На Землі існує близько 220 видів цих реліктових рептилій. У черепах відсутня грудна клітка, тому дихають вони за допомогою кінцівок. При втягуванні кінцівок у панцир повітря виходить з легень, а при висовуванні — надходить до них. Черепачи надзвичайно живучі. Піддослідна тварина, якій видалили головний мозок, прожила півроку. Деякі з черепах освоїли морські і прісні водойми, але всі вони розмножуються виключно на суходолі. Для цього вони іноді відправляються у тривалі багатокілометрові подорожі. Особливо

знамениті подорожі морських черепах. Це величезні тварини (шкіряста — до 2 м довжиною і масою — до 600 кг, зелена, відповідно, до 1,4 м і до 400 кг). Вони відкладають яйця у одному і тому ж місці. Іноді воно знаходиться за тисячі кілометрів від району постійного мешкання. Гігантські черепахи мешкають не лише у морі, але і на суші. Ці броньовані рептилії допомогли людству зробити багато географічних відкриттів. У ті часи, коли ще не були відомі сучасні способи консервування м'ясних продуктів, велетенських (до 500 кг) черепах виловлювали і складали у трюми кораблів. Там, без їжі і води, вони місяцями залишалися живими і були своєрідними “живими консервами”. На жаль, таке масове полювання призвело до майже повного винищення гігантських черепах. Раніше сухопутні велетні були досить численними на різних островах. У наш час збереглися лише два види — слонова галапагоська і велетенська. Перший вид мешкає на Галапагоських островах, описаних ще Ч. Дарвіном, а другий — лише на атолі Альдабра.

Підклас першоящери представлений лише одним видом — гатерією. Ці ящіркоподібні (до 75 см у довжину) рептилії живуть на скелястих островах Нової Зеландії. Вони походять від перших наземних рептилій і практично не змінилися за 200 млн. років свого існування. У гатерій збереглося третє око. Воно розташоване на тім'яній частині голови і здатне розрізняти світло від темряви. Дослідження показують, що три ока мали предки всіх хребетних. У процесі еволюції третє око атрофувалося. У людини його залишком є шишкоподібна залоза епіфіз, розташована у головному мозку.

Сучасні крокодили — досить високоорганізовані істоти. Їх серце, на відміну від інших плазунів, чотирикамерне. Проте перетинка між шлуночками досить проникна і венозна і артеріальна кров змішуються. Ще одна прогресивна риса — кісткове піднебіння, яке відокремлює носову і ротову порожнини. У сучасній фауні 21 вид крокодилів. Зоологи розрізняють крокодилів і алігаторів, які відрізняються, головним чином, будовою щелеп. Але досить часто обидві групи називають просто крокодилами. Ці рептилії добре пристосовані до водного життя. Вони мають перетинки між пальцями і спеціальні клапани, які замикають вуха і ніздрі. Кроко-

дили — небезпечні хижаки. Вони нападають на птахів, земноводних, гризунів і, навіть, на великих копитних. Нападають і на людей. У давнину ці рептилії викликали містичний страх. Древні єгиптяни зображували бога Себека, повелителя рік, з крокодилячою головою і приносили йому людські жертви. Білі поселенці Африки і Америки знищували крокодилів спочатку просто зі страху, а потім заради цінної шкіри. Але, виявилось, що ці рептилії — необхідна компонента екосистеми. У тих регіонах, де їх по-варварському знищили, різко зменшилася кількість промислової риби. Як і наші вовки, крокодили виконують роль своєрідних “санітарів”. Вони поїдають багато хворої і ураженої паразитами риби, тим самим, захищаючи рибну популяцію від інфекцій і інвазій. Крім того, крокодили — регулятори чисельності популяцій хижої риби. Там, де вони зникли, інтенсивно розмножуються хижі соми, піраньї та інші небезпечні хижаки. Ще одна важлива екологічна функція крокодилів полягає у очищенні водойм від мулу і занадто густої рослинності. Розмножуються ці рептилії, відкладаючи яйця у гнізда на суші. Молодь досить беззахисна. У природних умовах з кладки виживає лише 2–5%. У наш час на спеціальних фермах у Південній Африці крокодилів розводять, як для відновлення природної популяції, так і для господарського використання.

У сучасній фауні зі всіх численних гілок родового дерева плазунів лише один підклас — лускаті — зумів зберегти достатнє екологічне різноманіття. Їх нараховують більше 4000 видів. Саме представники лускатих поширені майже всюди, за винятком приполярних областей. У еволюційному процесі досить часто виживає і зберігається не високоорганізована, а більш примітивна форма. Це сталося і з лускатими. Вони дуже мало відрізняються від своїх предків цільночерепних.

Хамелеони мешкають, головним чином, у Африці і на острові Мадагаскар. Лише один вид зустрічається в Іспанії, Туреччині, на Кіпрі, заході Середньої Азії, Індії і Шрі-Ланці. Ці цікаві тварини мешкають, головним чином, на деревах. Їх очі рухаються незалежно одне від одного. Для полювання на здобич хамелеони використовують довгий (на довжину тіла) язик, який швидко і влучно вистрілює з рота. До цілі ця своєрідна зброя летить 0,5 сек., а на-

зад – 0,19 сек. На кінці язика є присоска, яка і утримує жертву. Хамелеони знамениті своєю здатністю змінювати забарвлення залежно від умов зовнішнього середовища. Ця їх властивість навіть увійшла у прислів'я. Про занадто “гнучку” людину говорять, що вона поводить себе як хамелеон. Але, насправді, захисне забарвлення хамелеонів, як і будь-яке пристосування, досить відносне.

Захисне забарвлення може бути постійним (щука, тигр), або змінюватися в залежності від умов середовища (камбали, карака-тиці, восьминога). Воно може бути пристосуванням як для полювання, так і для захисту. У останньому випадку це мімікрія.

☑ Мімікрія – здатність тварин за забарвленням, формою тіла та поведінкою маскуватися під оточуючі предмети або інших тварин.

Примітивність будови ящірок полягає у тому, що їх кінцівки розташовані горизонтально. Але зустрічаються і зовсім безногі ящірки. Наприклад, поширені в Україні, веретільниця і жовто-брюх. Тому головні відмінності між ящірками і зміями полягають не у відсутності ніг, а у особливостях будови черепа і щелеп. Щелепи змії здатні розкриватися під дуже великим кутом, тому свою здобич вони ковтають цілою. Крім того, у змії зрослися і стали прозорими повіки. На голові ящірок за очима розташовані вушні отвори, закриті барабанною перетинкою. Змії органів слуху не мають. А ось язик і в ящірки і у змії є важливим органом чуття. Вони використовують його як орган дотику. Ящірки знамениті своєю здатністю у хвилини небезпеки втрачати хвіст. Він залишається у нападника і ще деякий час скорочується, даючи змогу хазяїну втекти. Потім хвіст регенерує – відростає знову.

☑ Регенерація – це здатність живих організмів відтворювати втрачений орган чи частину тіла.

Регенерація досить звичайна у рослин, нижчих безхребетних, а у хребетних зустрічається досить рідко.

Найбільше видове різноманіття ящірок – у країнах зі спекотним кліматом та у тропіках. Небезпечні ядозуби мешкають на південному заході США і заході Мексики. Їх укуси викликає важке отруєння. Третина зафіксованих нападів ядозубів на людину закінчилася смертю жертв. На схід від Яви, на острові Комодо, живуть

справжні живі дракони – гігантські ящірки варани. Ці триметрові страхіття – хижаки. Вони нападають на оленів, кабанів, мавп, тягають у селян курей, кіз і собак. Інші варани менші за розмірами і більш миролюбні. Їх традиційна здобич – мурахи, земноводні, риби. Водяться варани у Австралії (17 видів), Азії (14 видів), Африці (3 види). М'ясо варанів дуже смачне, жир має цілющі властивості, а шкіра міцна і красива. Це поставило їх на межу винищення. Ось чому у наш час варани знаходяться під охороною закону. Галапагоські острови славляться не лише гігантськими черепахами, але і морськими ігуанами. Ці крупні і страхітливі на вигляд ящірки насправді вегетаріанці і живляться морськими водоростями. В Україні, крім вже згадуваних безногих, звичайними є прутка і живородна ящірки. Вони майже однакові за розмірами, але відрізняються кольором тіла у самців. Самці прудкої ящірки – зелені з темним тілом і зеленим черевом, а живородні – бурі з плямами на оранжевому череві. Крупна зелена ящірка водиться на південному заході України. Ящірки – важлива ланка у трофічних ланцюгах. Основна їх їжа – комахи і їх личинки, тому вони відіграють важливу роль у регулюванні чисельності різноманітних шкідників лісів, садів та полів.

Змії – численна група плазунів, які мають ряд специфічних рис. У них повністю відсутні кінцівки, тому вони рухаються, згинаючи своє довге тіло. Змії знамениті своєю отрутою. Ці тварини здавна викликали у людей негативне ставлення і страх. Така ненависть має підсвідомий характер. Чого варті лише слова великого натураліста К. Ліннея (1797): “Рептилії викликають огиду своїм холодним тілом, бляклим забарвленням, хрящовим хребтом, що звивається, огидною шкірою, злісним видом, нерухомим поглядом, неприємним запахом. Вони видають різкі звуки, живуть у гнилих місцях і дуже отруєнні. Тому Творець особливо не намагався створювати їх у великій кількості.” За статистикою, від укусів змії у світі щорічно страждають до 500 тисяч чоловік. У середині ХХ ст. від зміїної отрути щорічно вмирало біля 30 тисяч чоловік. З них дві третини – у Індії, п'ятнадцята частина – у Бірмі і Бразилії, одна тридцята – у Африці, втричі менше – у Шрі-Ланці, ще втричі менше – у Венесуелі. У Європі гинув один чоловік на декілька років.

У амфібій отруту виробляють шкірні залози, а у змій — видозмінені слинні залози. Вчені вважають, що захист і напад — це вторинне застосування отрути. Спочатку здатність виробляти отруту виникла як особлива форма харчової поведінки. Адже змії не в змозі подрібнювати здобич на шматки. Для прискорення і полегшення травлення знадобилося частково винести його за межі організму.

☑ Зміїні токсини — біологічно активні речовинами білкової природи, які мають ферментативну активність.

За фізіологічною дією зміїні токсини поділяють на два типи:

- нейротоксичні — паралізують нервову систему (кобра, аспідові і морські змії);
- гемолітичні — розкладають кров, кровonosні судини і тканини (гадюка, щитомордник, гримучі змії).

У випадку укусу змії з нейротоксичною отрутою виникають втрата свідомості, судоми, але сама ранка не болить і не запалюється. У випадку гемолітичної отрути виникають сильні болі, пухлини, крововиливи і некроз тканин. Зустрічаються змії з переважанням того чи іншого виду отрути, а у деяких отрута змішана. Отруйність змій — величина досить відносна. Підрахунки показали, що серед численного зміїного племені лише трохи більше 1/6 — отруйні (410 видів). Це представники чотирьох родин:

- морські змії (49 видів);
- гадюкові (58 видів);
- ямкоголові (122 види);
- аспідові (181 вид).

Таким чином, аспідові, близькі родичі вужів, — найчисленніша група серед цих отруйних рептилій. До змій, які мають найсильнішу отруту, належать австралійські тигрова змія, тайпан, смертельна змія, азіатська королівська кобра, африканські мамби, американські гримучі змії, каскавелла і бушмейстер та деякі інші. Від їх укусів, при відсутності спеціальної медичної допомоги, вмирає 50–70% укушених. Для порівняння, при укусі звичайної гадюки — лише 5–8%.

Але зміїна отрута — це не лише смертельна небезпека. Здавна відомі і цілющі її властивості. Не випадково саме змія стала сим-

волом медицини. В останні роки зміїні токсини активно вивчаються у біологічних, хімічних і фармацевтичних лабораторіях. Мова іде не лише про вивчення патологічних процесів при отруєнні та пошук методів боротьби з токсичними речовинами. Виявилось, що зміїні отрути та препарати на їх основі — це гарні ліки при порушеннях кровообігу, астмі, серцевих спазмах, радикуліті, епілепсії, ревматизмі і, навіть, злоякісних пухлинах. Крім того, ці токсини є потужними і високовибірковими інструментами при дослідженнях механізмів проведення нервового імпульсу, біосинтезу білка, гормональної регуляції та інших важливих аспектів роботи живих систем. Змій почали відловлювати і утримувати у спеціальних серпентаріях, добуваючи цінну отруту. Рідкісні і зникаючі види знаходяться під охороною закону. Але навіть звичайних у наших лісах отруйних плазунів не можна просто так знищувати. Вони є важливим і необхідним компонентом екосистеми.

Серед неотруйних змій відомі удави і пітони. Перші, в основному, мешканці Нового Світу, а другі — Старого Світу. Ці великі змії душать свою здобич за допомогою м'язів, а розміри тіла дають можливість зробити це досить легко. Серед цих рептилій невеликими вважаються особини завдовжки 2 м. А три види пітонів (сітчастий, тигровий та ієрогліфний) і один вид удавів (анаконда) бувають більше 7 м завдовжки. Навіть їх діти вражають своїми розмірами. У сітчастого і тигрового пітонів вони 60–70 см, а у анаконди — близько 1 м.

Вужі та їх родичі — найчисленніша група серед змій. До них належить 270 родів і більше 1500 видів. Це справжні і несправжні вужі, полози, мідянки, яйцеїди та інші. Головною відмінністю наших безпечних для людини вужів, мідянок і полозів від отруйних змій є форма зіниці ока. Коли вона кругла, то рептилія безпечна, а коли повздовжня — то отруйна. Але це правило дійсне лише для європейських плазунів. Крім того, у вужів на голові дві великі світлі плями. На жаль, не всі знають про вказані ознаки і ці корисні тварини часто стають жертвами людського невігластва. Адже знищувати вужів і їх родичів не можна. Вони — природний регулятор чисельності різноманітних мишовидних гризунів, гадюк та інших невеликих лісових тварин.

Мезозойських рептилій за викопними рештками поділяють на такі групи:

- архозаври;
- динозаври;
- плезіозаври;
- іхтіозаври.

Але досить часто останні три групи називають просто динозаврами (від лат. “страхитливі ящери”).

Від ранніх архозаврів походить багато різноманітних форм. Деякі з них пересувалися на двох задніх кінцівках, використовуючи хвіст для рівноваги. Ці тварини мали висоту тіла біля 1 м і слабкорозвинені передні кінцівки. Від таких двоногих істот походять птерозаври, які завоювали повітряний простір. Ці літаючі рептилії мали перетинчасті крила. Їх передні кінцівки функціонували як у сучасних кажанів, тому у стані спокою вони висіли вниз головою. Зустрічалися як маленькі форми, так і гіганти. До них належала найбільша зі всіх літаючих істот — птеранодон, з розмахом крил до 9 м. Серед різноманітних груп, яким дали початок архозаври, виділяються предки сучасних крокодилів — фітозаври. Це водні, алігатороподібні істоти, які були поширені у триасовий період.

Динозаври — це одна з груп викопних плазунів, яка досягла найвищого розвитку і спеціалізації. Вони поділялися, залежно від анатомічних і фізіологічних особливостей, на дві групи:

- ящеротазові;
- птахотазові.

Ящеротазові з’явилися у триасовому періоді і вимерли у кінці крейдяного. Ранні форми були невеликими за розміром хижаків. У подальшому їх еволюція пішла у напрямку збільшення розмірів. Так з’явився велетенський хижий динозавр тиранозавр, який пересувався на двох кінцівках і сягав 15 м у довжину і 6 м у висоту. Інша група ящеротазових перейшла на рослинну їжу. Велетенські чотириногі бронтозаври і диплодоки вражали своїми розмірами (відповідно, 20 і 25 м), а найбільший з них брахіозавр важив 50 т, а, витягнувши шию, міг підняти голову на висоту 12 м.

Птахотазові, найімовірніше, були трав’яними з самого початку своєї еволюції. Більшість з них пересувалася на чотирьох

кінцівках. Передні зуби видозмінилися у рогові чохла або дзьоби. Для цих динозаврів характерні також перетинчасті лапи. У деяких видів тіло мало численні нарости, які виконували роль своєрідної броні (наприклад, анкілозавр).

Плезіозаври мали широкий плоский тулуб, схожий на черепащачий, ластоподібні кінцівки і настільки видовжену шию, що вона досягала половини довжини тулуба. Деякі види мали довжину 13–14 м.

Іхтіозаври (рибожери) зовні нагадували риб чи китів. Вони мали коротку шию, великий спинний плавник і хвіст, який нагадував хвіст сучасних акул. Ці тварини були настільки спеціалізовані, що вже не виходили на сушу навіть для розмноження. Вважають, що вони були яйцеживородними.

Після грандіозної екранізації С. Спілбергом пригодницького роману М. Крайтона “Парк юрського періоду” важко знайти навіть дитину, яка б не знала про динозаврів. Ця група рептилій була домінуючою серед фауни юрського періоду. Її представники займали різноманітні екологічні ніші не лише на суші, але і у воді та повітрі. Але в кінці крейдяного періоду всі динозаври практично одночасно (у еволюційному розумінні) зникли. Вимирання цих істот, з погляду еволюції, було настільки стрімким, що породило велику кількість різних теорій. На сьогодні найбільш поширеною є думка про те, що динозаври стали жертвами загальнопланетарної катастрофи. Через зіткнення з великим космічним тілом на Землі відбулися різкі кліматичні та геологічні зміни, до яких ці холоднокровні високоспеціалізовані істоти не змогли пристосуватися. На прикладі вимирання динозаврів ми можемо оцінити наслідки глобальних екологічних катастроф для окремих груп живих істот. У сучасній фауні збереглися лише нащадки найбільш примітивних рептилій, від яких і походять сучасні форми.

На прикладі еволюції рептилій ми можемо спостерігати не лише вимирання внаслідок загальнопланетарних катастроф, але і зникнення цілої групи тварин, які не змогли пристосуватися до поступових змін клімату. Вони змушені були поступитися своїм іншим високоорганізованішим і прогресивним нащадкам. Мова йде про звірозубих ящерів, від яких походять сучасні ссавці, і предків птахів.

Птахи

Перші птахи, як на це вказують викопні рештки, з'явилися у юрський період мезозойської ери. Найдавніший птах археоптерикс за розмірами нагадував сучасну ворону. Він мав тіло, вкрите пір'ям, досить слабкі крила, довгий хвіст і озброєні зубами щелепи. Скоріш за все цей птах не міг літати, а лише планерував з гілки на гілку так, як це роблять пташенята сучасного гоаціна. Довгий хвіст і зубаті щелепи наближають архіоптерикса до рептилій. У відкладеннях крейдяного періоду були виявлені залишки більш високоорганізованих як літаючих, так і водоплавних птахів. Вони вже нагадували сучасних, але ще мали деякі ознаки рептилій. Наприклад, гасперорніси, які нагадували сучасних гагар і поганок, мали недорозвинені крила і зубастий дзьоб. Вони дуже добре плавали і пірнали, полюючи на рибу. Схожі на сучасних мартинів іхтіорніси опанували повітряний простір. Але лише після зникнення основної маси видів плазунів, птахи зуміли зайняти достойне місце у фауні. Початок їх екологічного різноманіття припадає на третинний період кайнозойської ери. У сучасній фауні налічується близько 8600 видів птахів. Це прогресивна гілка двоногих вищих тварин, еволюція яких пішла по шляху пристосування до польоту.

Клас птахів поділяють на три великі групи, залежно до здатності до польоту (рис. 3.62). Всі морфологічні та фізіологічні особливості птахів направлені на забезпечення можливості польоту. Вже зовні ці тварини відзначаються компактністю тіла, з чітко вираженим центром тяжіння у тазовій частині. Передні кінцівки видозмінені у крила. Поверхня тіла у птахів вкрита пір'ям, яке має спільне походження з лусками рептилій. Залежно від функцій, розрізняють:

- контурне пір'я — має центральний стрижень, опахало, утворене з'єднаними між собою борідками першого і другого порядків;
- пухове перо — має тонкий стрижень, у опахалі відсутні борідки другого порядку;
- пух — має короткий тонкий стрижень з верхівки якого одним пучком виходять всі борідки;
- щетинки — це пухові пера, в яких є стрижень, але немає борідок, вони ниткоподібні.

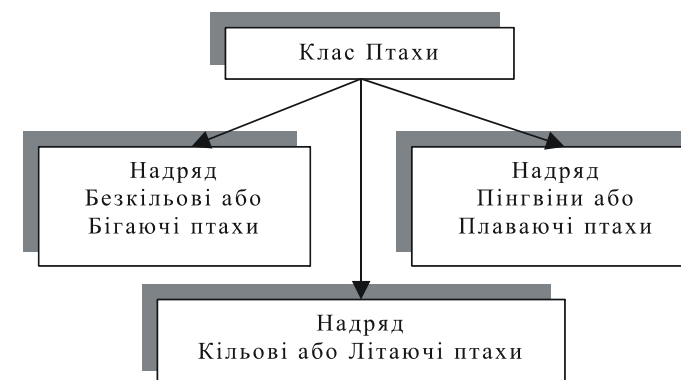


Рис. 3.62. Основні групи птахів

Контурне перо несе основне навантаження при польоті, а пухове — відіграє головну роль у терморегуляції. Кількість пір'я у різних видів птахів значно відрізняється. Найбільше його у водоплавних. Наприклад, у лебедя їх 25000, у крижня — 12500, а у голуба — лише 2600. Пір'я містить велику кількість повітря. Так, наприклад, у крижня масою 1337 г, маса пір'я становила 67 г, а об'єм повітря, яке воно вміщувало, становить 650 см³. Така “надута” повітрям оболонка покращує аеродинамічні характеристики тіла птахів. Пересуваються птахи на двох задніх кінцівках, вкритих роговими лусками. Шкіра у цих тварин, як і у рептилій, суха. У більшості птахів є лише одна залоза, розташована над хвостом на куприку. Секрет куприкової залози має жирову природу і надає пір'ям здатність не намокати у воді.

Скелет птахів у загальних рисах нагадує скелет вищих хребетних, але впадає у очі його чітка підпорядкованість пристосуванню до польоту. Кістки мають порожнини, які заповнюються повітрям. Їх називають пневматичними кістками. Череп характеризується надзвичайним зростанням кісток, відсутністю помітних швів, великими очними западинами. Щелепи птахів видозмінені у дзьоб і не мають зубів. Практично всі хребці, за винятком грудних, і тазовий відділ міцно з'єднані між собою. Вони виконують функції

важеля і опори для м'язів, які піднімають і опускають крила. До грудних хребців рухомо приєднані ребра. Монолітність грудної клітки забезпечується тим, що кожне з ребер приєднується до іншого гачкоподібним відростком. Крім того, вони нерухомо прикріплені до грудини. У більшості видів птахів, особливо тих, що літають, посередині грудини є високий поздовжній виріст — кіль. Саме до нього кріпляться великі грудні м'язи, які опускають крила. Для забезпечення контролю над навколишнім середовищем у птахів надзвичайно рухливий шийний відділ хребта. Завдяки цьому, вони легко повертають голову. Наприклад, у сови вона повертається на 270° від фронтального положення. Рухливість кісток ший підкріплена добре розвинутою мускулатурою з великою кількістю дрібних м'язів. Чотирипала (у більшості видів) задня кінцівка птахів складається з тих же відділів, що і у плазунів та ссавців. Але плесна і передплесна у птахів зростаються і утворюють видовжену кістку, яка називається цівкою. Сухожилковий апарат цівки дозволяє птахам без м'язових зусиль охоплювати пальцями гілки, проводи та інші круглі опори, тобто сидіти, не роблячи жодних зусиль. Це важливо для тих видів, які сплять, сидячи на дереві. Пояс передніх кінцівок птахів складається зі з'єднаних між собою ключиць, лопаток і воронячих кісток. Останні є характерними для птахів. Передні кінцівки повністю пристосовані лише для польоту. Мускулатура птахів чітко поділена на білу та червону. Колір м'язів обумовлений інтенсивністю і особливостями розщеплення метаболітів, які забезпечують їх роботу. У птахів, які не літають грудна мускулатура білого кольору. У птахів, які проводять у повітрі значну частину життя, високорозвинені грудні м'язи мають червоний колір. Вони насичені міоглобіном, який забезпечує запас кисню для їх роботи.

На верхівці дзьоба розташовані парні отвори — хоани, через які повітря надходить у дихальні шляхи. Легені птахів складаються з губчастої тканини, утвореної численними галузjenнями парабронхів та бронхіол. Цим вони відрізняються від мішковидних легенів плазунів. Ще одна відмінність полягає у тому, що від легенів відходять тонкостінні повітряні мішки. Вони не лише полегшують

масу тіла, але і відіграють важливу роль у газообміні. Під час вдиху повітря надходить у легені, а далі — у повітряні мішки. У легенях відбувається газообмін. Під час видиху, завдяки скороченню м'язів, повітря з повітряних мішків знову надходить у легені. Тут повторно відбувається газообмін.

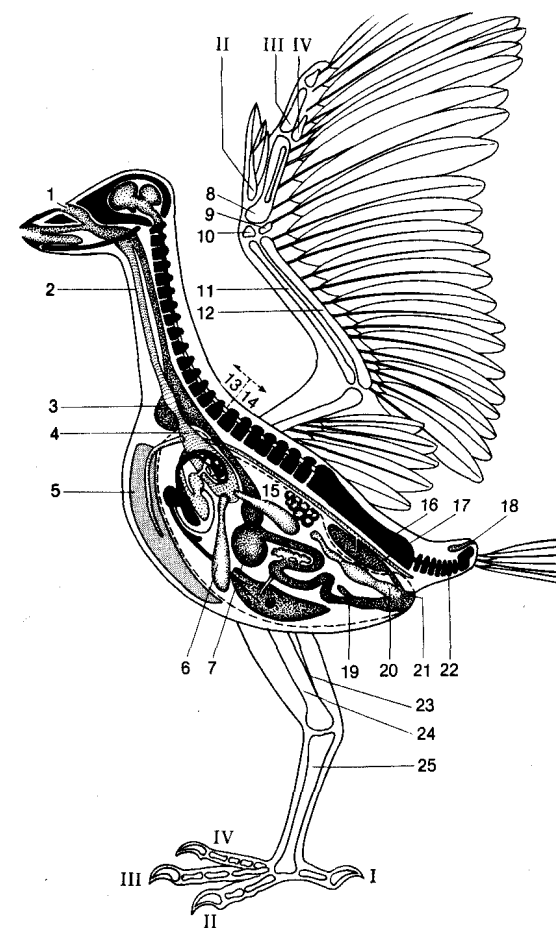


Рис. 3. 63. Схема будови птаха (самка)
 1 — нідрля; 2 — трахея;
 3 — зуб; 4 — легеня;
 5 — грудина;
 6 — повітряний мішок;
 7 — мускульний шлунок;
 8 — п'ястно-зап'ястна кістка (пряжка);
 9 — гороховидно-ліктьова кістка;
 10 — лодьевидно-ліктьова кістка;
 11 — променева кістка;
 12 — ліктьова кістка;
 13 — шийні хребці;
 14 — грудні хребці;
 15 — залозистий шлунок;
 16 — крижова кістка;
 17 — вторинна нирка;
 19 — сліпа кишка;
 20 — мюлерів канал (яйцевод);
 21 — клоака;
 22 — хвостові хребці;

23 — малогомілкова кістка (редукована); 24 — тібіотарзус;
 25 — цівка; I — IV — номери пальців передньої і задньої кінцівок.

☑ У птахів газообмін у легенях відбувається двічі — під час вдиху і під час видиху. Це забезпечує надзвичайно високий рівень обміну речовин.

Птахи — гомойотермні тварини. Температура їх тіла постійна і вища, ніж у ссавців, і становить у гусей — 40–41 °С, у курей — 40–42 °С, у голубів — 41–43 °С. Гомойотермність і високий рівень метаболізму птахів підтримуються особливостями будови і функціонування кровоносної і нервової систем.

Кровоносна система птахів складається з великого і малого кіл кровообігу. Права і ліва половина чотирикамерного серця повністю ізольовані і венозна та артеріальна кров не змішуються. Серце відносно велике за розмірами. Його маса у птахів становить 0,8–2,5% від маси тіла, (у плазунів — лише 0,2–0,3%). Характерною особливістю кровоносної системи птахів є наявність лівої (а не правої як у ссавців) дуги аорти.

Роль вегетативної нервової системи у підтримці постійної температури тіла також значна. Соматична нервова система у птахів досконаліша, ніж у плазунів. Головний мозок має відносно великі півкулі, розвинені зорові долі. У птахів активно функціонує і добре розвинений мозочок, адже їх рухова поведінка характеризується високою складністю. Спосіб життя птахів наклав свій відбиток на будову органів чуття. У більшості птахів досить гострий зір, але поле бінокулярного зору невелике. Це пов'язане з боковим розташуванням очей.

☑ Бінокулярний зір — це здатність сприймати одночасно і поєднувати у одне зображення, які сприймаються окремо кожним оком.

Для птахів характерна подвійна акомодация. Вони не лише розширяють та звужують зіниці, але і наближають і віддаляють кришталік від сітківки. Захист органів зору забезпечують верхні і нижні повіки. У внутрішньому куті ока знаходиться третє віко у вигляді прозорої миготливої перетинки. Орган нюху і нюхові долі головного мозку у птахів розвинені слабо. На голові під пір'ям знаходяться слухові отвори, закриті барабанною перетинкою. У більшості птахів, особливо нічних хижаків, дуже тонкий слух. Так,

наприклад, вухо сов у 50 разів більш чутливе, ніж людське. Крім того, асиметричне розташування слухових отворів забезпечує цим птахам надзвичайно точну пеленгацію джерела звука.

Способи живлення у птахів дуже різноманітні. Розмір і форма дзьоба вказує на спосіб добування і споживання їжі. У хижих птахів від міцний і загострений, у комахоїдних може бути видовженим і т.п. Відсутність зубів компенсується не лише роговими чохлами дзьоба, але двокамерним шлунком. Перша половина якого залозиста, де їжа перетравлюється, а друга — м'язова, де їжа перетирається. Крім того, у хижих птахів, куроподібних і голубів довгий стравохід розширюється у воло, де їжа розмочується і починає перетравлюватися. У птахів велика дволопатева печінка. Підшлункова залоза розташована у петлі дванадцятипалої кишки. Тонкий і товстий кишечник відносно довгі, але коротші, ніж у ссавців. У птахів процеси травлення проходять надзвичайно інтенсивно. Вони споживають величезну кількість їжі. Так, наприклад, у шлунку одного з птахів було знайдено 76 хрущів, у іншого — 730 личинок листоїдних ос, у третього — 1315 штук сарани. Таким чином, птахи — важливий і потужний чинник регуляції чисельності комах-шкідників.

Їжа у шлунково-кишковому тракті птахів не затримується довго, тому що це впливає на масу тіла. Неперетравлені залишки виділяються через клоаку.

☑ Клоака — це розширена частина задньої кишки, куди відкриваються протоки сечоводів.

Сечового міхура у птахів немає. Головний продукт азотного обміну у птахів не сечовина, а сечова кислота. Сеча виробляється парними справжніми нирками і відразу виводиться.

☑ Гуано — це суміш сечі, посліду і неперетравлених решток корму, які виділяються з клоаки птахів.

Про величезну цінність цього своєрідного продукту знали ще древні індіанці. Інкі забороняли у період розмноження будь-кому наближатися до островів, де гніздилися морські птахи. Гуано належить до найцінніших природних добрив. Наприклад, азоту у ньому у 33 рази більше, ніж у звичайному гною. Бавовна, вирощена у Перу на землі, здобреній гуано, дає врожай до 320 ц/га. Ті ж

самі сорти, але без цього диво-добрива у Луїзіані (США) дають лише 55 ц/га, а у Єгипті — 70 ц/га.. У кінці XIX ст. Перу навіть продавала ці добрива в інші країни. Але у XX ст., через виснаження запасів, змушена була відмовитися від експорту.

Птахи роздільностатеві тварини з внутрішнім заплідненням. У самців статеві органи парні, а у самок є лише лівий яєчник і лівий яйцепровід, який відкривається у клоаку. Зародок розвивається у яйці. Захист зародка від несприятливих умов навколишнього середовища забезпечують дві оболонки. Зовнішня оболонка — це міцна вапнякова шкаралупа, яку виділяють стінки яйцепроводу. Під нею знаходиться тонка прозора первинна оболонка, яка розвивається у яєчнику. Підшкаралупна оболонка розшаровується, утворюючи повітряну камеру. Яйце заповнене прозорим білком. У центральній частині знаходиться жовток. Він підвішений за допомогою скручених канатиків так, щоб зародковий диск, розташований на поверхні жовтка, завжди знаходився зверху. Жовток і білок — не лише середовище у якому розвивається зародок, але і головне джерело поживних речовин, яке забезпечує цей розвиток. Серед сучасних птахів найбільші яйця мають африканські страуси. Довжина такого яйця — 140–150 мм, а маса — 2200 г. На смак вони нагадують курячі, довго не псується (у холодильнику їх можна тримати цілий рік). Але шкаралупа таких яєць надзвичайно міцна і товста — 1–2 мм. Для того, що зварити страусине яйце, потрібно витратити годину. За відносним розміром, чи не найважче яйце у новозеландського безкрилого птаха ківі. Воно важить 450 г і складає 1/7 — 1/4 від маси тіла. В Україні найбільші яйця у лебедя-шипуну, а найменші — у королика жовтоголового. Яйця різних птахів забарвлені залежно від місця, де розташоване гніздо. Коли воно закрите, або приховане, то шкаралупа світла, переважно біла або зеленкувата чи синювата, іноді поцяткована. У птахів, які гніздяться відкрито, яйця мають захисне плямисте забарвлення, яке нагадує оточуючий фон.

Для розвитку зародка потрібна певна температура, тому більшість птахів насиджує яйця. Термін насиджування різних. Наприклад, дика та свійська качки насиджують протягом 20–

28 днів, куроподібні — 12–30 днів, голуби — 13–30 днів, беркут — 40 днів, ківі — 80 днів. Пташенята, за ступенем розвитку, поділяють на:

- виводкові — повністю розвинуті, здатні самотійно вільно рухатися у пошуках їжі;
- нагніздні — вилуплюються з яєць голими, сліпими, нездатними здобувати їжу, тривалий час потребують догляду.

У птахів добре розвинені складні інстинкти, які пов'язані з розмноженням і доглядом за потомством. Більшість видів проявляють турботу про пташенят, обігривають їх, годують або допомагають знаходити здобич.

До безкільових відносяться птахи, які пересуваються по поверхні Землі. Ця група включає такі ряди:

- африканські страуси;
- американські страуси, або нанду;
- австралійські страуси, або ему і казуари;
- безкрилі, або ківі.

Безкільові мають плоску груди́ну, недорозвинені грудні м'язи, редуковане махове і рульове пір'я. Крім того, їх кістки мають звичайну, а не пневматичну будову. У страусів відсутні куприкові залози. Всі ці зміни вказують на те, що ці птахи давно не літають. Але серед зоологів ще досі точиться суперечка з приводу втрати цієї здатності. Одні вважають, що ці птахи ніколи і не літали, а походять від наземних птахів. Інші, навпаки, вважають, що всі зміни у будові страусів — це наслідок “відвикання” від польотів. Маленькі ківі — символ Нової Зеландії. Ці нічні птахи мешкають у болотистій місцевості і живляться комахами і черв'яками, яких добувають з ґрунту. Африканські страуси мають два пальці на нозі, американські і австралійські — по три, а ківі — по чотири. Найкрупніші страуси — африканські. Висота самців до 3 м, а маса тіла — до 150 кг. Американський нанду — у висоту 150–170 см, маса тіла — 25–30 кг. Австралійський ему — має зріст 180 см, а масу — 55 кг. Казуари, відповідно, — 150–170 см і 85 кг. Ківі — найменші безкрилі птахи. Вони мають зріст 30–40 см, а масу тіла — 1–4 кг. Але відомі і вимерлі великі безкрилі птахи — моа і воромпатрах. Як свідчать викопні рештки, ці тварини мали вражаючі

розміри — біля 3 м у висоту (це зріст слона). Моа мешкали на островах Нової Зеландії, а воромпатрах на острові Мадагаскар. Більшість моа зникли між X і XVII ст., а воромпатрах — у XVIII — XIX ст. В обох випадках причиною їх знищення стало, з одного боку, масове полювання, а з іншого, руйнування традиційних місць мешкання. Вирубка і випалювання лісів, осушування боліт та інші втручання у екосистеми — одна з основних причин зникнення цих екзотичних птахів. У людській пам'яті залишилися лише легенди і казки, адже саме мадагаскарські гігантські птахи стали прообразом птаха Рухх, про якого розповідав Синдбад Морехід у “Тисячі і одній ночі”.

Пінгвіни або плаваючі птахи з'явилися на Землі досить давно — на початку третинного періоду кайнозою, а може і у кінці мезозою. Їх походження не зовсім з'ясоване. У сучасній фауні 15–18 видів, всі — мешканці південної півкулі. Два види (королівський пінгвін і пінгвін Аделі) населяють Антарктиду. Всі пінгвіни — колоніальні птахи. У деяких місцях гніздування нараховується сотні тисяч і навіть мільйони екземплярів. Великі пінгвіни насиджують лише одне яйце, а менші — два або три. Ці птахи добре пристосовані до плавання: крила виконують роль ластів, а ноги — керма. Живляться, головним чином, рибою і молюсками. Найменші пінгвіни мають 40 см у висоту і масу тіла до 2 кг, а найбільші — 1 м і 15 кг (королівські) і 1,2 м і 30–45 кг (імператорські).

Найбільша за кількістю різноманітних видів група птахів — це кільові або літаючі птахи. Всі птахи нашої країни, а це близько 360 видів, відносяться до цієї групи. Перерахуємо лише декілька найбільш поширених рядів:

- куроподібні;
- голубоподібні;
- гусеподібні;
- журавлеподібні;
- голінасті або лелекоподібні;
- соколоподібні;
- совоподібні;
- картиноподібні;
- дятлоподібні;

• горобцеподібні тощо.

Куроподібні — велика і давня група птахів. Звичайні біля наших осель кури і екзотичні павичі, великі тетеруки і малесенькі рябчики — все це куроподібні. Вони незграбно літають, але добре бігають по землі. Як правило, мають розвинений зоб і сліпі вирости у кишечнику. Тип розвитку — виводковий. Самці більшості видів яскравіші і більші за самок. Найменші важать 45 г (карликові перепілки), а найбільші — 5–6 кг (дикі індики, аргуси). До куроподібних відносяться як найбільш цінні промислові види, так і головні свійські птахи.

До першої групи в Україні належать тетеруки, глухарі, куріпки, перепілки і рябчики. На жаль, через неконтрольоване полювання, поголів'я цих цінних птахів постійно скорочується. Так, наприклад, у кінці XIX ст. лише на півночі Росії щорічно добували 65000 глухарів, а у 1964 р. у Німеччині їх залишилося лише 60021 особина. У мисливських господарствах Криму та Закарпаття розводять фазанів. За легендою, крім золотого руна, саме цих цінних і смачних птахів привезли аргонавти з Колхиди.

Курка — найпоширеніша і найдавніша свійська птиця. Люди споживають не лише м'ясо, але і яйця цих птахів. На території України викопні рештки свійських курей були знайдені у трипільських поселеннях (4000 років тому). Великий натураліст Ч. Дарвін прослідкував шлях розвитку домашніх курей і встановив, що вони походять від дикої банківської курки. Вони і досі живуть у лісах Індії, Бірми, Китаю, Яви і Суматри. Банківські кури нагадують сучасних безпородних свійських курей, але менші за розмірами. Маса курочки — 600 г, а півня — до 1 кг. Значно нижча і несучість — 5–14 яєць на рік. Кращі породи свійських курей починають нести яйця у 5–6-місячному віці. Породисті несучки приносять щорічно 230–240 яєць, а кращі особини — до 300 штук на рік. Від однієї курки отримують яечну масу, яка у 6–8 разів перевищує її живу вагу. Селекція свійських курей пішла не лише по шляху підвищення несучості, але і у напрямку м'ясної продуктивності. Жива маса курчат м'ясних порід у 60–70-денному віці досягає 1,5 кг і більше. Залежно від породи, середня жива маса курки — 1,8–3 кг, а півня — 2,5–4 кг. В Україні найчастіше розводять

такі породи свійських курей:

- несучі — російська біла порода, леггорн;
- м'ясні — корніш, плімутрок;

• загального користування — первомайська і полтавська породні групи, род-айленд, нью-гемпшир, віандот, австралорп, су-секс.

Інші куроподібні свійські птахи — індики. Вони походять від диких предків, які ще у XIX—XX ст. водилися в Америці.

Птахи ряду голубоподібних дуже схожі між собою за зовнішнім виглядом. Типовим представником може бути звичайна у лісах і містах горлиця або дикий голуб. Ці птахи мають поділений на дві частини zob, м'яку восковицю над дзьобом. Гніздяться голубоподібні на деревах, скелях, дахах і лише зрідка на землі. Тип розвитку — нагніздний. В основному, це зерноїдні птахи, здатні збиратися у величезні зграї. У Північній Америці у XIX ст. зафіксовані зграї чисельністю більше 2 мільйонів особин. Маса тіла голубоподібних невелика — американські карликові голуби важать 45–70 г, а вінценосні голуби до 1,3 кг. Після виведення пташенят у гіпофізі самок починає вироблятися гормон пролактин. Подібний гормон у жінок відповідає за виробництво молока. У голубів під дією пролактину слизові оболонки zobу виділяють сироподібну масу, якою вони відгодовують пташенят. Дикий сизий голуб — родоначальник 140 різних порід і рас свійських голубів. Ще 5000 років тому цих птахів почали розводити у Єгипті і Вавілоні. До появи сучасних засобів зв'язку голубина пошта була найшвидшим і найдосконалішим способом передачі інформації. Взагалі, здавна голуб був символом миру і добрих новин. Саме у вигляді білого голуба, за давньогрецькою легендою, залицявся до своєї майбутньої дружини Гери громовержець Зевс. До голубоподібних відносять також дронтів (додо), які мешкали на Маскаренському архіпелазі. Ці кумедні великі безкрилі птахи були вщент знищені в епоху великих географічних відкриттів. Останнього дронта бачили у 1681 році на о. Маврикії. А на о. Родрігес останній птах був забитий у кінці XVIII ст. Сучасники згадують про цього екзотичного птаха лише перечитуючи сторінки “Аліса у країні чудес”

Л. Керрола.

Гусеподібних називають пластинчастодзьобими. З внутрішньої сторони дзьоба у них є невеличкі пластинки, які використовуються для проціджування води і добування їжі. Тип розвитку у цих птахів — виводковий. У гусеподібних добре розвинута куприкова залоза, яка робить їх пір'я практично водонепроникним. У представників родини качиних між пальцями утворюється спеціальна перетинка, яка допомагає при плаванні. До диких гусеподібних відносяться дикі гуси, лебеді, качки, казарки. Представники цієї групи діже різні за розмірами. Африканські карликові качки важать 0,2 кг, а маса лебедів буває до 22 кг.

Казарки — найближчі родичі гусей, лише менші за розмірами. Врятування від вимирання гавайської казарки — приклад вдалого міжнародного співробітництва у галузі охорони природи. До появи європейців популяція казарки на Гаваях перевищувала 25000 голів. Але варварське полювання, собаки, свині та мангусты, завезені на острів, майже знищили цих диких гусей. У 1947 р. на Гаваях (і у всьому світі) залишилося лише 50 особин. Для відновлення популяції цього зникаючого виду орнітолог і художник П. Скотт (син відомого підкорювача Антарктиди) заснував у Англії спеціалізований питомник. Внаслідок зусиль вчених та природолюбів у 1966 р. на Гавайських островах було вже 500 казарок. На сьогоднішній день загроза зникнення цього виду повністю ліквідована.

З водоплавних птахів людина одомашнила качок і гусей. Більшість порід свійських качок походить від диких крижнів. Крижні — поширені мисливські птахи. Їх ареал простягається від Мексики до Сирії і Індії. Ці перелітні птахи полюбляють невеликі заболочені водойми. Досить поширені і в Україні. Крижні линяють далеко від місць гніздування. Під час линьки не літають і стають легкою здобиччю бракон'єрів. На відміну від диких, домашні качки не літають. Внаслідок одомашнення вони послабили грудні м'язи і підсилили м'язи ніг. Крім того, у свійських качок значно збільшилися розміри тіла, підвищилася несучість. Повне одомашнення качок відбулося приблизно у останні століття до нашої ери у Древній Греції. Гусей одомашнили приблизно одночасно з кач-

ками. У древньому Єгипті одомашнювали нільських гусей, у Європі – сірих, у Китаї – гусей-сухоносів. Сучасні породи гусей походять від сірого та сухоноса. Качки і гуси – це, головним чином, м'ясна свійська птиця.

Журавлеподібні – досить різноманітна група. Власне журавлів нараховують 14 видів. Ці крупні птахи важать до 8–15 кг, поширені майже всюди. У багатьох видів сімейні пари зберігаються все життя, тому легенди про журавлину відданість цілком слухні з зоологічного погляду. Тип розвитку – виводковий.

Лелекоподібні дещо нагадують попередню групу. Це також великі птахи. До них відносяться чаплі, ібіси, лелеки (бусли, чорногузи). Ібіси були символом давньоєгипетського бога пізнання, магії, писемності та інших професій Тота. Тип розвитку – нагніздний, але пташенята з'являються на світ відносно розвиненими. Лелеки в Україні здавна були символом сімейного добробуту і злагоди. Саме вони приносили у сім'ї немовлят. Ще й досі цю ласкаву легенду розказують дітям. Повертаючись з вирію, лелеки пролітають за добу до 200 км. Вперше докази міграції цих птахів отримали у 1822 р. у Німеччині. У виловленого птаха у тілі був знайдений уламок стріли, яку виготовили аборигени Африки. Лелекоподібні – надзвичайно корисні птахи. Вони винищують величезну кількість шкідливих комах. Крім того, лелеки їдять амфібій, рептилій та невеликих ссавців. Білі лелеки восени іноді проводять своєрідне “очищення рядів” – забивають на смерть ослаблених особин. Цей приклад крайньої форми внутрішньовидової боротьби за існування став основою для створення легенди про “суд” у лелек. Начебто за невірність та негарні вчинки ці птахи карають винних. На Поліссі живе рідкісний чорний лелека. Він гніздиться, головним чином, у старих лісах, далеко від людського житла. Після створення зони відчуження та відселення людей зі значних територій, які постраждали від Чорнобильської катастрофи, популяція чорного лелеки у Поліссі почала збільшуватися.

Соколоподібні – це група денних хижаків. Всього таких птахів нараховують менше 300 видів. У еволюційному відношенні вони стоять вище за чапель, лелек і куроподібних, але нижче, ніж горбцеподібні. Для денних хижих птахів характерний надзвичайно

сильний дзьоб і кігті, якими вони розривають здобич. Найменшими вважають карликового сокола з розмахом крил близько 25 см, а у найбільшого чорного грифа розмах крил – до 3 м. Орли важать у середньому до 9 кг, кондори – до 12 кг, чорні грифи – до 14 кг. Тип розвитку – нагніздний, але простежуються риси, спільні з виводковими птахами. Пташенята народжуються зрячими і вкритими пухом, який швидко змінюється наступним покривом. Це наближує хижих птахів до лелекоподібних. Самки у багатьох видів крупніші за самців. Сімейні пари можуть жити разом роками.

Представники совоподібних мало відрізняються за зовнішнім виглядом. Це нічні хижі птахи. Вони мають великі очі, що наче підкреслюються віялоподібним розташуванням пір'я навколо них. Ця своєрідна ознака називається “лицевим диском”. Ноги вкриті пір'ям. Зовнішній палець, як у більшості птахів, що лазять, повернутий назад. Кігті міцні, пристосовані до розривання здобичі. Сови мають куприкову залозу, але не мають вола. Вони моногамні, у одній кладці, залежно від виду, від 1 до 18 яєць. Тип розвитку – нагніздний. Населяють всі ландшафти. Сов немає лише у Антарктиді і на деяких островах. Найменший представник цієї групи – північноамериканський ельфівий сичик має довжину 12–15 см, а масу тіла – 50 г. Найбільша сова – пугач. Він має розмах крил 1,5–1,8 м, масу тіла – 2–4,2 кг. Завдяки великій голові, круглим очам і своєрідній поведінці сову здавна вважали символом мудрості і пізнання. Вона була помічницею і одним з втілень давньогрецької богині Афін Паллади. Очі у сов круглі лише спереду. В цілому вони нагадують коротку трубку, розширену ззаду. Така своєрідна форма забезпечує цим нічним хижакам надзвичайну гостроту зору. Вночі сова здатна побачити мишу при освітленні всього у 0,000002 люкса (опівдні у яскравий сонячний день освітлення становить 100000 люксів). Такої гостроти зору немає у жодного іншого птаха.

Хижі птахи здавна були конкурентами мисливцям. Але відмічалось, що чисельність як денних, так і нічних хижаків знаходиться у тісному взаємозв'язку з кількістю промислової птиці. Боротьба з конкурентами, яка час від часу спалахувала серед мисливців, призводила лише до зменшення чисельності пернатої ди-

чини. Підводячи ризику під черговою дискусією, у 1927 р. норвежець А. Бринкман однозначно довів, що знищення хижих птахів призводить до масової загибелі куріпок від кокцидозів і паразитів. В. Ейтермозер, відомий любитель соколиного полювання, провів дослід, який показав, що ці мисливські птахи, нападаючи на зграю ворон, вбивають у 2 рази більше хворих птахів, ніж їх є у воронячій зграї. Всі ці факти свідчать про те, що хижі птахи виконують функцію санітарів лісів і лук. Підкреслюючи охоронну роль хижаків і пояснюючи феномен полювання на хворих і ослаблених жертв, відомий зоолог І. Акімушкін навіть вживає особливий термін — біоценотичний інстинкт, який стоїть над видовими інстинктами.

☑ Біоценотичний інстинкт — це вроджена поведінка, яка сприяє виживанню не окремого виду, а угруповання в цілому.

Відображенням цього інстинкту є те, що зграя — це більш стійка форма захисту у межах популяції. У зграї виживання тварин вище, ніж поодиноці. Зграйні тварини самі відкидають хворих і ослаблених тварин (згадайте випадок з “судом” у лелек). Саме такі одинаки і стають переважними жертвами хижих тварин, у тому числі і птахів.

Хижі птахи живляться гризунами, іншими птахами, рибою, земноводними і рептиліями. Таким чином, хижі птахи не лише підтримують здоров'я у популяціях корисних тварин, але і стримують ріст чисельності шкідливих тварин. Це слугує захистом людини від інвазій та інфекцій. Адже багато жертв хижаків могли бути переносниками або проміжними живильниками для збудників чуми, туляремії, енцефаліту, лептоспірозу, орнітозу та інших небезпечних захворювань. Деякі крупні види хижих птахів нападають на копитних, приматів і інших великих тварин (наприклад, бородач-ягнятник, філіппінський мавпоїд, гарпія). Але це не типова, а, скоріше, випадкова їжа. Деякі живляться трупами тварин (наприклад, грифи і кондори). Це також вносить значний вклад у самоочищення природних екосистем. Ось чому, ще з 1964 р. у Радянському Союзі існував наказ Управління мисливського господарства, який забороняв відстріл, вилов та розорення гнізд всіх видів хижих птахів і сов у мисливських угіддях. Цей законодавчий акт не втратив чинності і у неза-

лежній Україні.

Мартіноподібні — це водоплавні птахи які між пальцями мають перетинки. Досить нечисленна група за кількістю видів (біля 90). Самці і самки дуже схожі між собою. Пари у багатьох видів існують роками. Тип розвитку — напіввиводковий. Пташенята народжуються зрячими у пуху, але декілька днів потребують догляду. Півторамісячними вже добре літають. Гнізда роблять на землі або на виступах скель. Крім морських і річкових мартинів, до цієї групи відносять чистиків та куликів. Деякі зоологи виділяють їх у окремі ряди.

Дятлоподібні — це, головним чином, лісові птахи, близько 380 видів. Водяться у лісах всього світу, крім Австралії, Полінезії, Нової Зеландії і Мадагаскару. Вони мають міцні дзьоби, якими розбивають кору дерев у пошуках комах. Для такого способу добування їжі потрібно міцно триматися на стовбурі, тому у дятлів два пальці направлені вперед, а два — назад. Самки мало відрізняються від самців. Гнізда роблять у дуплах, норах, мурашниках. Пташенята голі, сліпі, безпорадні — типові нагніздні.

Звичайний для українських лісів дятел за 0,6 секунди робить 12–16 ударів. Звичайно, така “праця” потребує захисту від вібрації. Дійсно, у цих птахів є спеціальні видозміни у кістках черепа і м'язах голови, які пом'якшують силу ударів. Мозок цих птахів щільно прилягає до кісток черепа, а самі кістки губчасті. Це дозволяє обмежувати розповсюдження ударних хвиль. Дятлоподібні приносять величезну користь, знищуючи шкідників деревних порід.

Горобцеподібні — найбільша і найдосконаліша група птахів. У цьому ряді налічують більше 5000 видів. Це 63% видового різноманіття царства пернатих. Вони населяють всі ландшафти і країни, за винятком деяких островів і приполярних зон. Тип розвитку у більшості видів нагніздний. Пташенята надзвичайно швидко ростуть. Вже через 9 – 25 днів вони здатні самі собі дати раду. Маленькі нектарниці важать всього 4 г, а найбільші вурони — до 1,5 кг. Але, в цілому, горобцеподібні — середні за розмірами. До цієї групи відносяться як звичайні у нашому небі ворони і ластівки, так і екзотичні лірохвости і райські птахи. Всі співучі птахи України — горобцеподібні. Звичайний горобець, на думку вчених, відноситься-

ся до найпоширенішого птаха планети. Зграйні птахи – ткачі, які мешкають у саванах, будують велетенські колективні гнізда. Під спільним дахом поселяється від 100 до 300 сімейних пар. Ці суспільні тварини за розмірами і зовнішнім виглядом нагадують нашого горобця. Фантастичні райські птахи – найближчі родичі наших ворон і сорок. Вперше у Європу їх шкурки і пір'я привезли з навколосвітньої подорожі на одному з кораблів Магеллана (1522 р.). І лише у 1824 р. французький судовий лікар (а вони досить часто були натуралістами і збирали колекції) Р. Лессон у лісах Нової Гвінеї вперше побачив живу райську птицю. Крім того, вони мешкають також у Австралії. На жаль, варварське знищення цієї перлини природи поставило райських птахів на грань знищення. До австралійських горобцеподібних належить також лірохвіст. Ось що пише про цього птаха відомий натураліст Дж. Даррелл: “Самі по собі лірохвости не надто вже й ефектні, скоріше навіть досить безбарвні, начебто самки фазана. Вся їхня принадність знаходиться у хвості, у двох дуже довгих, граціозно вигнутих пір'їнах, які своїми обрисами нагадують стародавню ліру. Ця ілюзія тим сильніша, що простір між лировидними пір'їнами заповнений ажурним візерунком із найтонших білих пір'їн, схожих на струни”.

На планеті Земля, за деякими підрахунками, біля ста мільярдів особин птахів всіх видів. Вони повноправні господарі повітряного простору, незамінна складова частина консументної ланки більшості екосистем. Птахи здавна одомашнені і відіграють важливу роль у господарстві людини. Саме вони є суттєвим стримуючим чинником, який захищає агроценози від нашествия шкідників. Птахи – одна з вершин гіллястого дерева еволюції, яка демонструє оптимальне пристосування до умов довкілля. На жаль, з 9000 видів приблизно 1000 видів перебуває під загрозою зникнення внаслідок знищення природного середовища існування.

Ссавці або плацентарні

З примітивних цільночерепних, протягом пізнього карбонового і раннього пермського періодів, з'явилася група плазунів, від якої виникли сучасні ссавці. Пелікозаври були невеличкими хижими тваринами зі струнким ящіркоподібним тілом. Від них по-

ходять терапсиди. Ці звірозубі ящери мали багато рис, типових для ссавців: довжина тіла – близько 1,5 м, зуби – поділені на різці, ікла і корінні. Палеонтологи не знають, чим було вкрите тіло цих істот – лусками чи шерстю. На думку вчених, саме звірозубі ящери були предками сучасних ссавців. У кінці палеозойської ери (пермський період) відбулося чергове похолодання і зміна рельєфу. Величезні льодовики сягали майже до екватора. Звірозубі рептилії виявилися мало пристосованими до змін умов зовнішнього середовища і змушені були поступитися своїм більш вдалим нащадкам. Інші вцілілі форми плазунів, після потепління і відновлення спекотного вологого клімату, дали початок численним динозаврам. Останні довгий час стримували еволюцію ссавців. Найдавніші викопні рештки ссавців відносять до тріасового періоду мезозойської ери. Але у юрський період вже існували чотири ряди ссавців. Після масового вимирання древніх рептилій на перший план у наземній фауні вийшли теплокровні ссавці.

Сучасні ссавці – це прогресуюча група, яка нараховує майже 4200 видів. Головними рисами, які, з одного боку, об'єднують всіх ссавців, а з іншого, відрізняють їх від інших груп тварин, є:

- наявність волосяного покриву;
- опукла діафрагма, яка відділяє черевну порожнину від грудної;
- вигодовування дитинчат молоком;
- високорозвинений мозок.

У сучасній фауні клас ссавців включає три підкласи – однопрохідних, сумчастих і плацентарних (рис. 3.64).

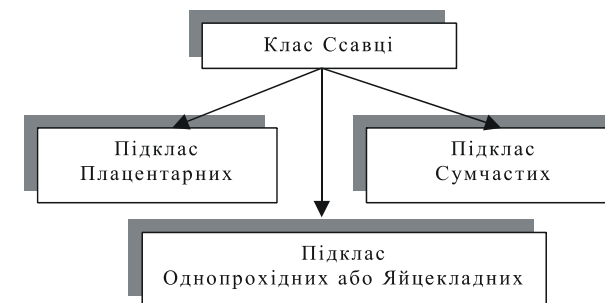


Рис. 3.64. Основні групи ссавців

Тіло ссавців має дві пари кінцівок, рухливу голову, яка сидить на добре вираженій шиї. На голові ссавців є зовнішній ніс і вушні раковини. Це сприяє кращій орієнтації у навколишньому середовищі. Шкіра дуже міцна, вкрита волосяним покривом (виняток – китоподібні). Волос має велике значення для терморегуляції. Він роташований у спеціальній волосяній сумці і має зв'язок з нервовими закінченнями. Це збільшує чутливість ссавців до дотику і т. п. Майже у всіх видів плацентарних є спеціалізовані чутливі волоски – вібриси. Шкіра ссавців багата на залози. Це відрізняє дану групу від рептилій та птахів. Розрізняють два типи залоз:

- сальні (гроновидні) – виділяють секрет для змащування шкіри, ароматичні речовини;
- потові (трубчасті) – відіграють провідну роль у терморегуляції, виділяють надлишок вологи, деякі продукти обміну.

Видозміною останніх є молочні залози, які розвиваються у сумчастих і плацентарних.

☑ Молочні залози – це видозмінені потові залози, що виділяють спеціалізований секрет, який містить запас поживних речовин, необхідний для відгодовування потомства.

Кінцівки ссавців мають спеціальні утворення ектодермального походження – кігті, нігті, копита.

Скелет ссавців поділяється на скелет голови, тулуба і кінцівок. Для черепа характерний більший, ніж у інших груп тварин, розвиток мозкової частини порівняно злицьовою. Кістки черепа у ссавців зростаються більше, ніж у плазунів, але менше, ніж у птахів. Кістки мозкового відділу утворюють міцну черепну коробку, на якій знаходяться великі очні западини. У зв'язку з появою носа, формуються спеціальні носові кістки. Ротова і носова порожнини у ссавців відділені одна від одної кістками твердого піднебіння. Верхня щелепа нерухома, а нижня активно рухається. На щелепах є зубні лунки. Зубна система ссавців надзвичайно розвинена і складна. Розрізняють чотири типи зубів, які спеціалізуються залежно від функцій:

- різці – з чіткою різальною поверхнею, розрізають їжу;
- ікла – гострі, утримують і розбивають їжу;
- передкорінні – служать для розрізання їжі, так звані “хижі

зуби”;

- корінні – мають велику поверхню, розминають, подрібнюють їжу, беруть участь у формуванні харчової грудки.

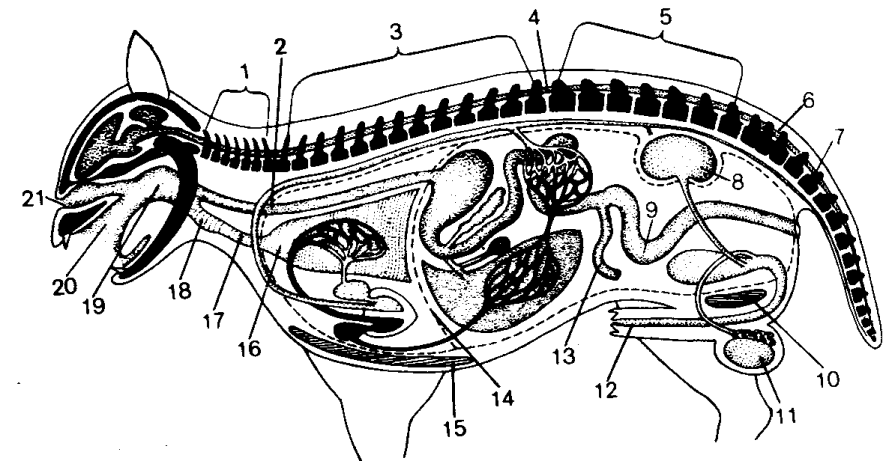


Рис. 3.65. Схема будови ссавця (самець)

1 – шийні хребці; 2 – стравохід; 3 – грудні хребці; 4 – спинний мозок; 5 – крижові хребці; 6 – куприкові хребці; 7 – хвостові хребці; 8 – вторинна нирка; 9 – задня кишка; 10 – вентральна частина тазу; 11 – сім'яник; 12 – пеніс; 13 – сліпа кишка; 14 – діафрагма; 15 – грудина; 16 – легень; 17 – трахея; 18 – гортань; 19 – глотка; 20 – ротова порожнина; 21 – ніздра;

У більшості видів зуби змінюються протягом життя двічі. Спочатку ростуть молочні (дитячі), а потім постійні (дорослі) зуби. Для характеристики складу зубної системи окремих груп ссавців використовують зубну формулу. Будова зубів і зубна формула пов'язана з типом живлення і механічним складом їжі.

Хребет у ссавців служить опорою для інших органів, забезпечує гнучкість тіла. Незважаючи на різну довжину шиї, в усіх ссавців 7 шийних хребців. Це вказує на єдність походження всіх різноманітних представників даної групи. Грудна клітка добре розвинена.

Вона захищає внутрішні органи і забезпечує дихальні рухи. Основа грудної клітки — 12—18 грудних хребців, ребра, з'єднані за допомогою хрящів з грудиною. Лопатки і ключиці прикривають грудну кістку зверху. У ссавців на грудині відсутній кіль, а вороняча кістка зростається з лопаткою. Поперекові хребці масивніші, ніж шийні і грудні. Їх кількість коливається від 5 до 7. Купчикові хребці зростаються у одну кістку. Кількість хвостових хребців залежить від довжини хвоста. У ссавців добре розвинутий таз. Його кістки зростаються, але їх форма сприяє внутрішньоутробному виношуванню зародка і його народженню. Кінцівки добре розвинуті, у більшості видів — довгі. Це забезпечує високу рухливість. Ліктьова і променева кістки однакової довжини, а кістки гомілки мають різну довжину. Суглоб між стегном і гомілкою прикритий кісткою, яку називають колінною чашечкою. Кисть і стопа п'ятипалі. Добре розвинена п'яточна кістка. Скелет кінцівок може видозмінюватися відповідно до способу життя і пристосування до умов середовища.

Кровоносна система ссавців, у зв'язку з ускладненням організації, відрізняється від такої у плазунів і нагадує кровоносну систему птахів. Серце чотирикамерне, венозна і артеріальна кров не змішуються. З лівого шлуночка по аорті розпочинається велике коло кровообігу. Воно забезпечує киснем всі внутрішні органи. Аорта має, на відміну від птахів, праву дугу. Кровопостачання головного мозку починається сонною артерією, яка відходить від аорти. У капілярній сітці оксигемоглобін перетворюється на карбоксигемоглобін. Венозна кров, зібрана у вени, повертається до серця по двох порожнистих венах. Мале коло кровообігу починається з правого шлуночка легеневою артерією, по якій рухається венозна кров. Газообмін відбувається у капілярній сітці, яка обплітає альвеоли легенів. У ліве передсердя артеріальна кров надходить по легеневій вені. При скороченні передсердь кров надходить у шлуночки, а при скороченні шлуночків — у артерії. Зворотний ток крові попереджає система клапанів між передсердями і шлуночками та всередині судин.

У диханні ссавців велику роль відіграють верхні дихальні шляхи, особливо носова порожнина. Тут повітря зволожується, зігрівається і очищується від твердих часток. Жорсткість трахеї за-

безпечують напівкруглі хрящеві кільця. Бронхіальне дерево утворюється за принципом дихотомічного поділу. Легені вкриті плевральними оболонками. Зміна тиску у плевральній порожнині забезпечує надходження повітря у легені і видих.

Високорозвинені кровоносна і дихальна системи забезпечують інтенсивне протікання метаболічних процесів. Наслідком цього є теплокровність. Всі ссавці — гомойотермні тварини, які мають досконалі механізми терморегуляції.

Високорозвинена нервова система ссавців забезпечує не лише гомеостаз, але і пристосування до різноманітних умов зовнішнього середовища. Головний мозок ссавців має такі ж відділи, як у плазунів і птахів, але пропорції у їх розвитку відрізняються. Передній мозок повністю вкритий корою, яка утворює складки і борозни. Він закриває зверху і з боків середній мозок. У жодній з груп тварин немає такої сильної централізації всієї нервової системи, як у ссавців. Вона забезпечується корою великих півкуль. Завдяки корі у них виникають численні умовні рефлекси. Крім того, у цих тварин добре розвинений комплекс безумовних рефлексів — інстинктів. Все це забезпечує розвинену координацію рухів і робить поведінку ссавців складною, направленою на максимальне пристосування. Незважаючи на те, що мозочок у ссавців менш розвинутий, ніж у птахів, він, за своїм розвитком, відповідає складним руховим реакціям і складається з трьох долей. Довгастих мозок з'єднує головний і спинний мозок. Він містить центри терморегуляції, дихання, кровообігу та інші. Спинний мозок потовщений. Він забезпечує досконалу роботу м'язової системи. Крім того, це провідні шляхи для рецепторів шкіри.

Весь складний комплекс взаємодії внутрішніх органів і систем регулюється двома взаємодоповненими і тісно зв'язаними між собою шляхами:

- через рецептори нервової системи (нейрорегуляція);
- за допомогою хімічних речовин різної природи (гуморальна регуляція).

Високому розвитку нервової системи ссавців відповідають складні органи чуття. У основі їх організації лежить принцип аналізатора:

- частина, яка сприймає подразнення;
- центр розпізнавання і аналізу подразнення, пов'язаний з корою головного мозку;
- частина, яка реагує на подразнення.

На голові ссавців знаходиться пара очей — сприймаюча частина зорового аналізатора. Око здатне до акомодатії. Воно чітко розрізняє близькі та віддалені об'єкти. Добре розвинена здатність розрізняти кольори. Взагалі ссавці мають меншу гостроту зору, ніж птахи, але у них краще розвинена точність сприйняття зображення. Ніс — це зовнішній орган для сприйняття запахів. Зовнішнє вухо (вушна мушля) відкриває вхід у орган слуху і допомагає точно визначити джерело звуку. У ссавців вперше орган слуху поділяється на зовнішнє, середнє і внутрішнє вухо. У них вперше з'являється завитка і три слухові кісточки. Анатомічно з органом слуху пов'язаний орган рівноваги. Крім того, у шкірі ссавців знаходиться велика кількість рецепторів, які сприймають дотик, температуру тощо. На язиці розташовані смакові рецептори.

Травна трубка ссавців поділена на спеціалізовані відділи, які можуть розділятися спеціальними круглими м'язами — сфінктерами. Травлення проходить по черзі, для кожного відділу травної трубки характерні специфічні умови середовища (рН) і власний набір ферментів. У травленні велику роль відіграють великі травні залози — слинні, підшлункова і печінка. Травоїдні мають значно довший шлунково-кишковий тракт і ряд особливостей процесу травлення у порівнянні з хижаками.

Органи виділення представлені тазовими парними нирками. Сеча накопичується у сечовому міхурі. Сечівник повністю відділений від нижнього відділу шлунково-кишкового тракту. Основний продукт азотистого обміну — сечовина. Важливу роль у виділенні відіграє шкіра.

У всіх ссавців внутрішнє запліднення. Статеві клітини у самок закладаються до народження, а у самців утворюються у дитородному віці. Статева система, особливо у самців, тісно пов'язана з сечовидільною. Чоловічі статеві органи утворені сім'яниками і статевими залозами, які виробляють спеціальні секрети і сперматозоїди. Під час розмноження, а у багатьох видів і протягом життя,

сім'яники винесені з черевної порожнини. Жіночі статеві органи — парні яєчники. Вони виробляють яйцеклітини. У середній та нижній частинах яйцеводи зростаються, утворюючи матку і піхву.

☑ Матка — це спеціалізований м'язовий орган, властивий лише ссавцям, у якому відбувається розвиток зародка. У плацентарних у матці утворюється плацента (дитяче місце, послід), за допомогою якої відбувається живлення плода.

Завдяки матці і плаценті утворюється тісний контакт кровноносної системи плода і організму матері. Після народження дитинчата ссавців вигодовуються материнським молоком, яке містить всі речовини, необхідні для розвитку малят. Такий зв'язок між матір'ю і нащадками викликає появу складного комплексу поведінки, направленої на турботу про потомство.

Однопрохідні або яйцекладні — надзвичайно нечисленна група, представлена у сучасній фауні лише 5 видами (качконіс і чотири види єхидни). Вони мешкають у Австралії, на Тасманії і Новій Гвінеї. Ці тварини — найпримітивніші з ссавців. У їх скелеті є воронячі кістки, відсутні зуби. Температура тіла коливається у межах $\pm 10^\circ\text{C}$ (від 24°C до 34°C). Кора переднього мозку одношарова, борозни відсутні. Задня кишка має розширення (клоаку), куди відкриваються сечові і статеві протоки. Статеві органи самців знаходяться у глибині черевної порожнини. Яйцеклітина досить велика, 15 мм у діаметрі і містить велику кількість поживних речовин. Розвиток зародка відбувається у яйці, вкритому шкірястою оболонкою. Соски відсутні, молоко виділяється на череві (“молочне поле”). Качконоси живуть біля води. Їх тіло вкрите шерстю. Вони мають дзьоб, схожий на качиний. Єхидна ззовні нагадує нашого їжака.

Сумчасті — основна група у фауні Австралії. Відомо більше 180 видів. У тварин цієї групи, на відміну від однопрохідних, немає самостійних воронячих кісток, їх зуби не змінюються протягом життя. У них краще, ніж у однопрохідних, розвинена кора великих півкуль. Температура тіла більш висока і стала, ніж у яйцекладних. Відсутня клоака, сечостатеві шляхи відділені від задньої кишки. Чоловічі статеві органи на час розмноження виходять з черевної порожнини. Яйцеклітини дрібні, майже не містять по-

живних речовин. У сумчастих є матка, але плацента не утворюється. Потомство народжується недорозвиненим. Закінчення розвитку проходить у спеціальній сумці на череві, у яку відкриваються соски молочних залоз. Крім опосумів, які мешкають в Америці, всі сумчасті – ендемічні види для Австралії.

На думку вчених, Австралія відділилася від Азії 50 мільйонів років тому. Після цього флора і фауна розвивалася тут незалежно від інших континентів. Тому в Австралії трапляються особливі і дуже характерні види. Коли європейці вперше ознайомилися з тваринним світом цього віддаленого континенту, то були вражені тим, що зовсім різні за будовою тварини, які населяють однакові екологічні ніші, у своїй будові набули багато подібних рис. Але ця подібність почасти лише зовнішня, аналогічна.

☑ Аналогічними органами у живих організмів називають органи, які виконують однакові функції, мають подібну морфологічну будову, але відрізняються своїм походженням.

☑ Гомологічними органами у живих організмів називають органи, які мають спільне походження, але можуть виконувати різні функції і мати різну морфологічну будову.

Наявність аналогічних та гомологічних органів є доказом еволюційного розвитку живих організмів під впливом зовнішнього середовища. Органи-аналогі вказують на конвергентний характер еволюційного процесу, а органи-гомологи – на дивергентний. Сумчасті – це яскравий приклад конвергентної еволюції.

☑ Конвергенція – це зближення ознак у різних за походженням організмів, які мешкають у однакових умовах зовнішнього середовища і виконують однакові екологічні функції.

Конвергентна еволюція сумчастих знайшла своє відображення навіть у назвах тварин. У фауні Австралії є сумчасті вовки, зайці, ведмеді і миші. Всі вони лише за зовнішнім виглядом та поведінкою нагадують звичайних нам тварин. Так, наприклад, вомбат має міцні кігті, риє довгі нори і схожий на байбака. Кускус подібний до білки-летяги. Але ці тварини належать до підкласу сумчастих.

☑ Дивергенція – це еволюційні зміни, направлені на розходження ознак.

Дивергентність еволюційних процесів витікає з явища різно-

манітної мінливості ознак і переважного розвитку крайніх форм, які менше конкурують між собою. Цей еволюційний принцип, розроблений Ч. Дарвіном, пояснює походження біологічного різноманіття. Процвітаючою вважається та група живих істот, яка характеризується максимальною кількістю життєвих форм. Саме вона є найбільш конкурентноспроможною. Конвергентність свідчить про провідну роль умов середовища у формуванні зовнішнього вигляду живих істот. У однакових умовах органи, навіть різні за походженням, набувають однакових зовнішніх ознак.

Наслідками дивергентної і конвергентної еволюції є ідіоадаптації і ароморфози.

Плацентарні – вершина еволюції ссавців. Їх прогресивні ознаки забезпечують широке розповсюдження цієї групи тварин у різноманітних екологічних умовах. Особливо значного прогресу плацентарні набули у розвитку нервової системи, розмноженні та розвитку потомства. Кора переднього мозку має збільшену поверхню за рахунок складок і борозен. У більшості видів чоловічі статеві органи винесені за межі черевної порожнини. Це забезпечує оптимальну температуру для розвитку сперматозоїдів. Яйцеклітини плацентарних не містять поживних речовин. Розвиток зародка забезпечує плацента. Потомство народжується відносно розвиненим. Його виживання забезпечується вигодовуванням молоком, яке виділяється молочними залозами. У сучасній фауні нараховують 17 рядів плацентарних. Найважливіші з них:

- комахоїдні;
- рукокрилі;
- зайцеподібні;
- гризуни;
- хижакі;
- ластоногі;
- китоподібні;
- хоботні;
- непарнокопитні;
- мозолоногі;
- парнокопитні;
- напівмави або лемури;

- примати.

Ряд комахоїдних представлений невеликими тваринами, передня частина голови яких витягнута у хоботок. До цієї групи відносяться кроти, їжаки, землерийки, хохулі. До комахоїдних належить найменший ссавець Європи – білозубка крихітна, яка важить 2 г і має довжину тіла 4 см. Назва ряду характеризує спосіб живлення цих тварин. Вони їдять лише комах і їх личинок. Наприклад, кріт, знищуючи личинок травневого хруща, дротяників, вусачів, приносить велику користь сільському господарству і садівництву. Комахоїдні відомі з міоценової епохи третинного періоду кайнозойської ери. Вони мають ряд примітивних ознак, які вказують на давність походження групи:

- зуби примітивні;
- кора головного мозку без борозен;
- середній мозок не схований під переднім.

Ряд рукокрилих представлений тваринами, які пристосувалися до польоту. Між видовженими пальцями передніх кінцівок, тулубом і задніми кінцівками є шкіряста перетинка, за допомогою якої рукокрилі літають. Багато кісток полегшені і зростаються. На грудні, як і у птахів, розвинений киль. Всі ці ознаки – наслідок конвергентної еволюції. Зуби дрібні, але поділені на різні види. У цих нічних тварин добре розвинутий слух. Вони чують звуки в ультразвуковому діапазоні. За допомогою ультразвуку ці тварини орієнтуються у просторі. Їх органи слуху спрацьовують як локатори. Живляться комахами, але є і кровососні види (наприклад, вампіри у Південній Америці). Рукокрилі мешкають, в основному, у тропіках, але зустрічаються і у помірному кліматі.

До ряду зайцеподібних, який включає близько 60 видів, відносяться тварини з сильно розвиненими задніми кінцівками і коротким хвостом. Заячі мають довгі вуха, а пищухові – короткі. Це рослиноїдні тварини. У зв'язку з таким типом живлення, мають добре розвинені верхні дві пари різців і одну пару нижніх, котрі ростуть все життя. Такі зуби самі постійно підточуються – їх передня зовнішня поверхня набагато міцніша, ніж внутрішня, задня. У зайцеподібних відсутні ікла. У передній частині шлунка відбувається бродіння (мікробне розщеплення) рослинної їжі, а у задній – її

власне перетравлення. Кишечник дуже довгий, добре розвинена сліпа кишка. До роду зайців відносяться три види зайців (біляк, русак, толай) та один вид – дикий кріль. Зайці поширені по всій території України, а дикий кріль зустрічається на півдні Одеської і Херсонської областей. У природних умовах кріль селиться в лісах, парках, степових кам'янистих балках та на морських узбережжях. Живе в норах і веде нічний спосіб життя. Живиться сухими травами, корою молодих дерев, корінням рослин. Одомашнені кролі досить давно – у XI–XIII століттях. Батьківщиною диких кролів вважають Південну Європу. В Україну їх завезли у кінці XIX ст. Свійська кролиця може приносити потомство 4–5 разів на рік до 10–14 кроленят у одному приплоді. Людина використовує хутро, пух і м'ясо. У наш час нараховується понад 60 порід, які поділяють на три групи:

- м'ясні;
- м'ясо-шкуркові;
- пухові.

В Україні поширені такі породи, як білий і сірий велетень, радянська шиншила, срібляста, віденська блакитна, російська горностаєва, ангорська. Кролів вигідно утримувати, адже це дуже скоростиглі і невибагливі до кормів свійські тварини.

Ряд гризуни – найчисленніша група серед плацентарних. Він налічує понад 2000 видів. Більшість гризунів – невеликі тварини, пристосовані до дуже різноманітних умов існування. Вони живуть в усіх природних середовищах, крім морського. Як правило, гризуни рослиноїдні. Розвиток зубної системи знаходиться у тісному зв'язку зі способом живлення. У тварин цієї групи надзвичайно добре розвинуті по одній парі різців на верхній і нижній щелепах. Як і у зайцеподібних, у гризунів зуби ростуть постійно і самі підточуються. Кишечник також надзвичайно довгий з розвинутою сліпою кишкою. Він має багату мікрофлору, яка бере участь у перетравлюванні рослинної їжі. Багато видів мешкають у норах. Гризуни надзвичайно плодовиті.

Серед представників цього ряду є цінні господарські тварини (майже 50 видів). Це білки, бобри, нутрія, ондатра, бабаки, хом'яки, водяні щурі тощо. Ще у Київській Русі носили одяг з боброво-

го хутра. Але, через надмірне полювання та порушення природного середовища існування (заплави малих річок), у середині ХХ ст. звичайний поліський звір був поставлений на межу зникнення. Інтенсивні природоохоронні заходи дали можливість відновити популяцію бобра річкового. Нині цей лісовий будівник найбільш поширений у лісах Житомирської, Київської та Чернігівської областей. Ондатра (мускусний пацюк) та нутрія (болотяний бобер) – емігранти. Їх переселення – приклад досить вдалої інтродукції видів.

☑ Інтродукція – введення в екосистему нового виду і створення умов для його приживання і самовідтворення.

Ондатра у природі зустрічається у Північній, а нутрія – у Південній Америці. Обидва види мають цінне хутро, яке не боїться вологи. Акліматизація ондатри і нутрії почалася у кінці 20-х років ХХ ст. В Україну перший вид був завезений у 1944 р., а другий – у 1950 р. Ондатра розселилася по більшості річок, озер і ставків, порослих водяною і болотною рослинністю. Вона повністю пристосувалася до нових екологічних умов і живе як дикий вид. Нутрія селиться по берегах тихих річок і заболочених водойм. Найбільш вдалим виявилось утримання цього цінного звіра у неволі або напіввільних умовах. У нутрії використовують не лише хутро, але і смачне та поживне м'ясо.

Мишовидні гризуни – несистематична назва дрібних гризунів, що об'єднує мишей, полівок, пацюків, хом'яків тощо. Найхарактернішою особливістю цієї групи є пристосованість до життя у найрізноманітніших біотопах і висока плодючість. Наприклад, самка хатньої миші стає статевозрілою у 2-місячному віці і після 18–20-денної вагітності 4–7 разів на рік народжує 5–7 (іноді 12) малят. В Україні відомо близько 22 видів мишовидних гризунів. Серед них багато шкідників сільського, лісового і комунального господарства. Крім того, багато видів мишовидних гризунів можуть бути переносниками небезпечних інфекційних захворювань людини і свійських тварин (наприклад, чуми, туляремії тощо).

Хижак – це середні і великі тварини, поширені всюди, крім Антарктиди. Вони мають сильні довгі ноги, озброєні кігтями. Зубна система чітко диференційована. Хижаки мають добре розви-

нені ікла і особливі хижі зуби.

☑ Хижими зубами називають останні передкорінні зуби у верхній щелепі і перші корінні зуби у нижній. Вони дуже видаються вперед, мають гострі виступи і пристосовані до розрізання здобичі і розгризання кісток.

Жувальні м'язи хижаків надзвичайно сильні. Вони прикріплюються до спеціальних гребенів на черепі. Складна поведінка хижаків – це наслідок розвитку головного мозку, особливо кори переднього мозку, яка має численні звивини і борозни. Деякі з родин, які належать до ряду хижих, наведено на рис. 3.66.

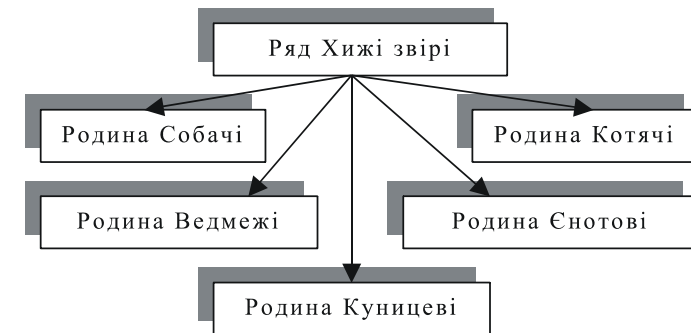


Рис. 3.66. Основні родини ряду хижих

З хижаків людина одомашнила собаку і кішку. У деяких країнах, крім того, приручають і використовують інших тварин. Наприклад, у Африці – гепардів, у Індії – мангустів. Предками домашніх собак були шакали. Вважають, що собака – це перша дика тварина, яку приручила людина.

☑ Доместикація – процес одомашнювання диких тварин, який супроводжується морфологічними, фізіологічними і етологічними змінами, що досягаються шляхом відбору і схрещування.

За приблизно 12 тисяч років, які триває доместикація собаки, ця тварина зазнала суттєвих змін. Важко навіть уявити, що сен-бернар, масою 70 кг і висотою 100 см, і тойтер'єр, масою менше 1

кг і висотою 15 см, походять від спільного предка. У наш час відомо більше 300 порід собак, які поділяють на такі групи:

- мисливські;
- службові;
- декоративні.

Наші домашні кішки походять від дикої нумібійської кішки. У Стародавньому Єгипті кішки вже були одомашнені і вважалися священними тваринами. У Європі кішка стала звичною домашньою твариною лише у середні віки. Риси дикого хижака у кішок збереглися більше, ніж у собак. Одна з них полягає у тому, що вони полюють поблизу того місця, де живуть. Взагалі, така прив'язаність до мисливських територій, приводить до того, що кішка більше звикає до дому, ніж до хазяїна. Як всі нічні хижаки, вона добре бачить у темряві. Порід кішок менше, ніж собак. Їх поділяють на групи за довжиною і густотою шерсті.

Більше 30 видів, які належать до ряду хижих, є цінними хутровими звірами. А саме: соболь, річкова видра, норка, горностай, колонок, ласка, куниця, песець, тхір, борсук, єнотовидна собака, вовк, ведмідь, рись та інші. Деякі з них досить поширені у нашій країні. Наприклад, лисиця, яка становить основу хутрового промислу в Україні. Значно скоротилися в Україні ареали ведмедів та вовків. Останні поступово відновлюються, особливо у зоні відчуження ЧАЕС. Хижі є основою звіроводства.

☑ Звіроводство — галузь тваринництва, яка займається розведенням хутрових звірів для отримання шкурок, хутра, м'яса, лікарської та іншої сировини.

У звірогосподарствах вирощують норок, песців, сріблясто-чорних лисиць. Селекційна робота уможливила отримувати тварин, колір хутра яких не зустрічається у природі. Наприклад, дика американська норка, яка водиться майже на всій території України, має забарвлення хутра від рудувато-бурого до темно-коричневого. Одомашнена норка може мати хутро сріблясто-блакитне, біле, кольору сапфіру, пастельних тонів.

Перших хижих ссавців називали креодонтами. Вони походили від примітивних комахоїдних і вперше з'явилися у палеоценову епоху третинного періоду. У еоцені і олігоцені на зміну примітив-

ним хижакам прийшли більш спеціалізовані форми, які дали початок як сучасним наземним хижакам, так і морським хижим формам — ластоногим.

Хижі ссавці, як і хижі птахи, відіграють величезну роль у підтримці сталості і життєспроможності екосистем. Вони, як консументи другого і вищих порядків, є природними регуляторами чисельності травоядних тварин. Значна також санітарна роль хижаків, адже вони частіше полюють на хворих і ослаблених тварин. Знищуючи переносників інфекцій та інвазій, хижаки упереджують виникнення захворювань серед людей і свійських тварин.

Представники ряду ластоногих — це крупні ссавці, пристосовані до життя у воді. Вони мають видовжене веретеноподібне тіло, округлу голову, редуковані вушні мушлі, коротку і жорстку шерсть. Передні кінцівки видозмінилися у ласти, а задні редуковані. Очі пристосовані до життя у воді, зуби прості, однорідні. Живляться ластоногі рибою, морськими безхребетними. Більшість — зграйні, живуть численними колоніями. Ластоногі — вправні плавці. Вони легко пересуваються у воді, надовго пірнають під воду. На суші ці тварини стають безпорадними, повзаючи за допомогою різких рухів передніх кінцівок. Більшість ластоногих — жителі приполярних морських узбереж. Це тюлені, моржі тощо. В умовах низьких температур навколишнього середовища важливу роль у терморегуляції відіграє товстий жировий прошарок під шкірою. Наприклад, у морського слона він може сягати 10 см. Але на східному узбережжі Сполучених Штатів у субтропічному поясі живе травоядний прісноводний ластоногий ссавець ламантин. Багато ластоногих є об'єктами полювання. На жаль, це поставило окремі види на межу зникнення. У останній час полювання на деяких ластоногих заборонене у багатьох країнах. Зникненню цих тварин сприяє також токсичне забруднення гідросфери. Як консументи вищих порядків, вони перебувають у кінці харчових ланцюгів, де і відбувається максимальна концентрація отруйних речовин. Так, наприклад, у Гренландії, де ніколи не застосовувалися інсектициди (засоби боротьби зі шкідливими комахами), у тюленів спостерігалися випадки отруєння

цими речовинами. Вони потрапили у воду з ґрунтів помірного поясу і по трофічних ланцюгах дійшли до цих північних морських ссавців.

Тварини, які належать до ряду китоподібних, мешкають виключно у воді. Це крупні та гігантські ссавці, передні кінцівки яких перетворилися у ласті, а задні повністю редуковані. Хвіст китоподібних не має хребців, а складається лише з м'язів. Шкіра китоподібних не має волосяного покриву. Жировий прошарок досягає 50 см. Скелет губчастий, у кістках також знаходиться жир. Очі маленькі, органи слуху і нюху спрощені. Носові отвори знаходяться зверху і з'єднані з гортанню. М'язи китів містять значну кількість міоглобіну. Це дозволяє тваринам накопичувати великий запас кисню, завдяки якому вони можуть тривалий час знаходитися під водою. Але час від часу китоподібні повинні з'являтися над поверхнею води, адже дихають вони легенями. Зуби у китоподібних двох типів:

- спрощені, практично однакові за будовою (підряд зубаті кити — кашалоти, дельфіни, касатки);
- повністю редуковані, замінені спеціальним щідильним апаратом (підряд вусаті кити — сирій кит, синій кит).

Найбільший зубатий кит кашалот має довжину тіла 15—20 м. Над верхньою щелепою кашалота розташована жирова подушка, тому його голова наче обрублена спереду. Він може пірнати на глибину до 1 км і знаходитися під водою декілька годин. Це забезпечується як велетенськими легенями, так і тим, що права ніздря у кашалота перетворилася на резервуар повітря.

Вусаті кити належать до найбільших ссавців у сучасній фауні. Лише головний мозок кита за абсолютною масою складає 7 кг. Але відносно маси тіла це складає лише 1/14000. Найбільший ссавець сучасної фауни — синій кит. Він має довжину тіла 33 м і масу — 150 т. Такий кит важчий 50-ти слонів. Навіть новонароджене дитинча вражає своїми розмірами. Воно має довжину тіла 6 — 8 м і за один раз випиває 100 л молока. Вусаті кити живляться планктоном, пропускаючи морську воду через щідильний апарат. Таке живлення для велетенських тварин не випадкове. Лише у такий спосіб можна вирішити проблему енергозабезпечення, адже один синій кит

за добу з'їдає 2—4 тонни їжі.

☑ Великі тварини мають мати дуже багато легкодоступної їжі, щоб не витратити занадто багато енергії і часу на її пошуки.

У наземних екосистемах лише трав'яні великі за розмірами (слони, бегемоти, носороги). У морських екосистемах вільноплаваючі тварини змушені споживати зважений у воді планктон.

Кити тривалий час були бажаною здобиччю для мисливців. Люди використовували їх жир, шкіру, китовий вус та інше. На превеликий жаль, вже у середині ХХ ст. гігантські кити стали рідкісними тваринами. У 70-ті роки була ухвалена міжнародна конвенція, яка обмежувала і частково забороняла відстріл китів. До того ж, загрозою для існування цих своєрідних морських ссавців є не лише полювання на них, але і забруднення океанічних вод, яке продовжує зростати.

У сучасній фауні існує лише два види ряду хоботних. Це індійський і африканський слони. Ці тварини мають п'ять пальців, які практично зростаються між собою. Ніс і верхня губа витягнуті у хобот. Зубна система цих трав'яних тварин видозмінена. Два верхні різці перетворилися у бивні, корінні зуби по черзі змінюються раз у 10—15 років. Протягом життя слон змінює 24 корінних зуба. Щоденний раціон слона складає від 100 до 200 кг зеленої маси. Маса головного мозку — 5 кг, це складає 1/500 маси тіла. Індійський слон практично одомашнений. Він добре дресирується і виконує різноманітні команди. У неволі слони практично не розмножуються. Інші хоботні вимерли, як вважають деякі вчені, не без допомоги людини. Так, зникнення мамонта відбулося у плейстоценову епоху четвертинного періоду після появи примітивної людини. Карликовий сицилійський слон зник у епоху Римської імперії. Навіть у наш час африканський слон ледь не став вимерлим видом, оскільки всі полювали за його бивнями. Слонова кістка дуже дорога, вона використовується для виготовлення прикрас і художніх виробів. Але, починаючи з 1990 року, добування слонової кістки заборонене майже в усіх країнах світу.

У представників ряду мозолоногих кінцівки мають два пальці

(третій і четвертий). Шлунок поділяється на три камери – рубець, сітка і сичуг. У рубці відбувається мікробна ферментація корму. Сліпа кишка коротка. Від близьких до них жуйних (парнокопитних) відрізняються особливостями будови статевих органів, плаценти. Мозолоногі – нечисленна за кількістю видів група. Розрізняють мозолоногих Старого (верблюди) і Нового (лами) Світу (рис. 3.67).

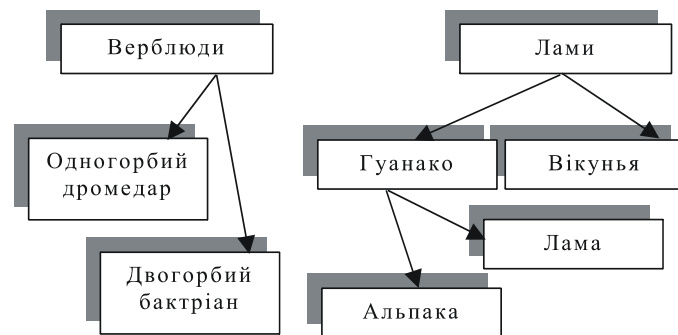


Рис. 3.67. Основні групи ряду мозолоногих

Більшість мозолоногих – свійські тварини, які використовуються як транспортні засоби, джерело м'яса, молока і шерсті. Верблюди ідеально пристосовані до умов безводних пустель. Одногорбі верблюди (дромедари) походять з Аравії та Північної Африки. У дикій природі не зустрічаються. Двогорбі верблюди (бактріани) походять з Центральної Азії. Зрідка у пустелі Гобі у Монголії можна зустріти диких двогорбих верблюдів. Зріст бактріанів і дромедарів у середньому 170–175 см, а маса тіла – 550–700 кг. Лами (гуанако) були одомашнені у Південній Америці ще до приходу туди європейців. Альпака розводять для отримання шерсті, а лам – як в'ючних тварин. І по нині зустрічаються дикі родичі цих безгорбих верблюдів – вікунья.

Ряд непарнокопитних представлений тваринами з різною, але непарною, кількістю пальців:

- тапіри – передні ноги чотирипалі, а задні – трипалі;
- носороги і зубри – трипалі;

- коні – однопалі.

Тапіри і носороги – мешканці країн з жарким кліматом. Тапіри відносно невеликі тварини з хоботоподібним видовженням морди. Носороги – великі безволосі тварини довжиною до 5 м і масою тіла – до 2 т. Білий носоріг, як і африканський слон, на межі зникнення. На нього полюють через його ріг, який використовують у магічних цілях. Зубри – мешканці центральноєвропейських лісів. У кінці XIX – на початку XX ст. ці величні тварини також були поставлені на межу винищення. Але, завдяки організованому у Біловезькій пушці Білорусі заповіднику, популяцію зубрів вдалося не лише зберегти, але і збільшити.

Всі непарнокопитні – крупні тварини, для яких характерний переважний розвиток третього пальця. Крайня форма – однопала кінцівка у сучасних коней. Редукція (спрощення) п'ятипалої кінцівки у однопалу – наслідок складного еволюційного процесу. Він був досить детально простежений у результаті аналізу викопних решток. Всі 8 видів, які належать до роду коней мають однопалі кінцівки. Це представники родів:

- зебри (тигрові коні),
- віслиюки,
- кулани,
- справжні коні.

У сучасній фауні зберігся єдиний дикий представник справжніх коней – кінь Пржевальського. Він був відкритий відомим мандрівником М. М. Пржевальським у 1879 р. у Західній Монголії. Ці булані тварини з темно-коричневою смугою на спині стали постійними мешканцями багатьох зоопарків. Таке утримання дозволило значно примножити популяцію цих цікавих тварин. Це тим більш важливо, що інший дикий предок свійського коня – тарпан – зник з наших українських степів у XIX ст. Приручати коней почали у 3–2 тисячоліттях до н. е. Вважають, що було декілька самостійних осередків одомашнення, у тому числі і в Україні, у степах між Дніпром і Доном. Сьогодні на Землі більше 250 порід і породних груп коней. За робочим призначенням коні поділяють на:

- ваговозів;
- запряжних;

- верхово-запряжних;
- верхових;
- верхово-в'ючних.

Для свійських коней характерне довголіття. Пересічна тривалість життя 25–30 років, але зареєстровані випадки, коли кінь жив 67 років. Господарську придатність ці тварини зберігають також довго – 18–20 років. В умовах приватного сільськогосподарського виробництва кінь відроджує своє значення як тяглова сила, тому поголів'я цих тварин в Україні почало знову збільшуватися.

Ряд парнокопитних – це ще одна група великих травоядних ссавців. Вони поділяються на два підряди – нежуйні і жуйні (рис. 3.68).



Рис. 3.68. Основні представники ряду парнокопитних

Для нежуйних характерні менші розміри тіла, ніж для жуйних. Крім того, вони мають короткі ноги, не мають рогів. У нежуйних є зуби всіх видів (рис. 3.69). Шлунок цих тварин не поділяється на відділи, тому їх називають моногастричними. Тіло нежуйних вкрито рідкою шерстю, досить часто вона взагалі відсутня.

Свиня свійська	3.	1.	4.	3.
	3.	1.	4.	3.

Рис. 3.69. Зубна формула свиней

Найбільш відома група нежуйних парнокопитних – свиня свійська. Ця тварина була одомашнена за часів неоліту. Свійські

свині походять від свині дикої, її європейського і східноазійського підвидів. Перший підвид є родоначальником корінних європейських порід – довговухої і коротковухої. Другий підвид – родоначальник свійських азійських порід – китайської, сіамської та інших. Сучасні породи виникли як наслідок тривалої селекції, яка сполучала відбір і складне відтворювальне схрещування. Важливу роль також відігравали поліпшена відгодівля і умови утримання. Свійська свиня – плодюча і всеїдна тварина. Одна свиноматка двічі на рік приносить по 8–12 і більше поросят. Залежно від швидкості росту виділяють такі типи:

- пізньоспілий;
- дуже скороспілий;
- звичайний скороспілий;
- помірно скороспілий.

За виробничим напрямом свиней поділяють на три типи:

- сальний;
- м'ясний (беконний);
- м'ясо-сальний.

В Україні розводять переважно свиней сального і м'ясо-сального типу. Найпоширеніші породи – велика біла, українська степова біла, миргородська, українська степова ряба, ландрас.

У свійських свиней збереглися деякі біологічні особливості диких предків. Вони мають слабкий зір, гострий слух і тонкий нюх. Все це вказує на те, що їх предки вели нічний спосіб життя. Дика свиня – поширений в Україні вид мисливської дичини. Вона населяє вологі лісові, чагарникові і очеретяні зарості, широколистяні та хвойні ліси. Після вилучення з користування значних територій (зона відчуження ЧАЕС) кількість диких кабанів у лісах Полісся суттєво збільшилася.

У представників підряду жуйних ноги довгі, пристосовані до пересування на значні відстані, шкіра вкрита густою, але короткою шерстю, підшкірного жиру мало. Більшість жуйних мають роги. У процесі еволюційного розвитку зубна система редукувалася (рис. 3.70). Зникнення верхніх різців, а, у більшості видів, і іклів – це пристосування до живлення виключно рослинною їжею. Ще одне пристосування – складний чотирикамерний шлунок,

який складається з рубця, книжки, сітки і сичуга. Справжнім шлунком, у якому відбувається власне ферментативне розщеплення їжі є лише сичуг. Перші три відділи шлункового тракту називаються передшлунками. Найбільший – рубець. Це велика за розміром бродильна камера, де у анаеробних умовах відбувається мікробне розщеплення рослинної їжі. Воно протікає за іншим біохімічним механізмом, ніж розщеплення крохмалю у шлунково-кишковому тракті людини. Полісахариди, з яких складаються оболонки рослинних клітин, розкладаються целюлолітичними мікроорганізмами не до глюкози, а до летких жирних кислот (оцтової, валеріанової, масляної, пропіонової та інших). Ці кислоти служать основою як мікробного, так і тваринного вуглеводного обміну. Специфічне травлення жуйних супроводжується повторним і тривалим пережовуванням їжі.

Корова	0.	0.	3.	3.
	3.	1.	3.	3.

Рис. 3.70. Зубна формула порожнисторогих

Жирафи – високі тварини, довжиною 5–6 м. Такого зросту вони досягають, головним чином, за рахунок видовженої шиї, яка, як і у всіх ссавців, має лише 7 шийних хребців.

У фауні України родина оленячих представлена дикими копитними тваринами – лосями, оленями, ланями і козулями. Лось звичайний – найбільша травоядна тварина наших лісів. Довжина тіла дорослого самця 3 м, висота у холці – 2,2 м, маса – до 650 кг. У самця великі (розмах до 1,5 м, маса до 20 кг) лопатовидні роги, які він періодично скидає. Лось мешкає у Поліссі, зустрічається і в інших природних регіонах України. Полювання на лося обмежене. Козуля європейська – найпоширеніший вид диких копитних. Поголів'я цих мисливських тварин досить велике, що дозволяє проводити полювання у багатьох мисливських господарствах України. Козуля досить прив'язана до території. Вона живиться і мешкає на території приблизно 1 – 5 км².

Така “осілість” робить цю тварину цікавим об'єктом для екологів, адже це дозволяє досліджувати особливості переміщення речовин у трофічних ланцюгах “грунт – рослини – тварини”.

Родина порожнисторогих включає антилоп, велику і малу рогату худобу. Різноманітні антилопи – головні дикі травоядні степів, саван, прерій та напівпустель. В Україні антилопи у дикій природі зустрічаються лише у заповіднику “Асканія-Нова”. Тут можна зустріти не лише євроазіатські, але і африканські види. Вони вдало адаптувалися до сухого клімату наших степів.

Предками великої рогатої худоби були дикі тури, які водилися у степових районах, в тому числі, і в Україні. Вони близькі до сірої української породи. Доместикація відбулася у епоху неоліту близько 10 тис. років тому. Але дикі предки домашньої худоби ще тривалий час зустрічалися у природі. Останній дикий тур був забитий у 1627 р. Значення корів та биків у житті людини було таким великим, що у деяких народів вони обоженювалися. Наприклад, у Єгипті священним був бик Апіс, а у Індії і до нашого часу корову вважають священною твариною. Вперше коров'яче молоко, як харчовий продукт, у Європі почали споживати у древній Греції майже 3000 років тому. Залежно від господарського спрямування, розрізняють такі групи великої рогатої худоби:

- молочні породи – мають подовжене нешироке тіло, довгі ноги, сильно розвинені легені, серце, травневий тракт і молочну залозу. В Україні розводять чорно-рябу, червону степову, холмогорську тощо;
- м'ясні породи – швидко ростуть, мають прямокутну форму тіла, широкий попереk. В Україні розводять шортгорнську, герфордську тощо;
- породи комбінованої продуктивності – биків розводять на м'ясо, а від корів одержують молоко. Найпоширеніший тип худоби в Україні. Розводять швицьку, симментальську, лебединську, сіру українську, буру карпатську та інші породи.

У тих регіонах світу, де через кліматичні чи екологічні умови неможливо розводити власне велику рогату худобу, були одомашнені інші представники роду биків. Тому до великої рогатої худоби

би, крім звичних нам корів і биків, відносяться також:

- зебу — найближчий родич наших корів, відрізняється дуже розвиненим м'язово-жировим горбом (до 30 — 40 см) на спині. Розводять у Середній Азії і Африці. Дає плодовиті гібриди з власне великою рогатою худобою;

- буйволи — відрізняються будовою голови, яка озброєна товстими плоскими великими рогами, мають рідкий волосяний покрив, вкорочене тіло зі спущеним крижовим відділом. Погано переносять спеку, тому що у шкірі міститься мало потових залоз. Розводять у Африці, Азії, серед європейських країн — у Болгарії, Румунії;

- яки — мають густу довгу шерсть, вони менші за розмірами, добре переносять сильні морози. Розводять у гірських районах Азії, які відрізняються суворими кліматичними умовами.

☑ Великих трав'яних ссавців, пальці яких вкриті ратицями, об'єднують у групу копитних.

Але таке поєднання штучне, тому що ці тварини значно відрізняються між собою. Хоботні, мозолоногі, непарнокопитні і парнокопитні — це самостійні еволюційні гілки, які формувалися відносно незалежно одна від одної. Найдавніші копитні відомі з палеоценової епохи третинного періоду (63 млн. років тому). Основний напрямок еволюції копитних — це збільшення розмірів тіла і зменшення кількості пальців у кінцівках. Всі тварини цієї групи мають симбіотичний тип живлення, але мікроорганізми можуть населяти спеціальний передшлунок (жуйні) або окремі відділи товстого кишечника (коні). Більшість копитних мають довгі ноги, пристосовані до швидкого бігу, який необхідний в умовах переслідування хижаками. У палеоцені і еоцені копитні пережили період розвитку гігантських форм. Багато з них були більшими за сучасних слонів, мали величезні роги. Дуже рано копитні розпалися на дві окремі гілки, найочевиднішими відмінностями між якими була парна чи непарна кількість пальців. Корова і кінь, незважаючи на наявність копит, не ближчі одне до одного, ніж кожен з них до тигра. Але однакові екологічні функції та подібність екологічних ніш, які займають копитні тварини створила умови для конвергентної

еволюції. Так, наприклад, чітко простежується паралелізм у розвитку непарнокопитних і парнокопитних. Тапіри за своїми особливостями поведінки, розмірами, способом життя подібні до свиней, носороги — до бегемотів, а коні — до антилоп. У всіх копитних сплюснені і збільшені корінні зуби, що полегшує перетирання трав'янистої їжі. До парнокопитних і непарнокопитних належать тварини, які давно одомашнені людиною (вівці, кози, свині, корови, віслюки). Процес доместифікації відбувся 8 — 10 тис. років тому у неоліті (новому кам'яному віці). Копитні — одна з найчисленніших груп консументів першого порядку. Саме вони є головними споживачами і перетворювачами органічної речовини, синтезованої зеленими рослинами у біосфері.

Надряд приматів включає нижчих приматів (ряд напівмавп) і вищих приматів (ряд приматів) (рис. 3.71). Примати складають одну з найдревніших і відносно примітивних груп плацентарних тварин. На думку вчених, перші примати з'явилися біля 70 млн. років тому. Однозначної думки про їх походження немає. Найпоширенішою є теорія, за якою примати походять від комахоїдних. У Північно-східній Азії віднайдено навіть тварину, яка має риси, спільні для цих двох груп ссавців. Це тупайя — невеличка лісова тварина, зовні і поведінкою схожа на білку. Але у неї крупний, відносно розмірів тіла, мозок, великі очі, примітивні за будовою корінні зуби, а великі пальці можуть протистояти іншим. Всі ці риси зближують тупайю з приматами. Як це досить часто буває, саме відсутність вузьких пристосувань сприяла еволюційному прогресу цієї групи ссавців. У всіх приматів збереглася п'ятипала кінцівка. Це виявилось більш корисним, ніж високо спеціалізовані ратиці копитних чи плавці ластиногих. Адже саме спеціалізація прив'язує тварин до певного середовища існування. Примати не могли конкурувати з трав'яними і водоплавними ссавцями. Вони вели наземний спосіб життя під пологом лісу. Але біля 60 млн. років тому, через конкуренцію з численними гризунами, були змушені перейти до життя на деревах. Гострі зуби змінилися на плоскі, які дозволяли перетирати рослину їжу, кінцівки пристосувалися до

пересування по деревах. І лише у високоорганізованих людиноподібних мавп і людини еволюція пішла зворотнім шляхом. Ці істоти знову повернулися до наземного способу життя.

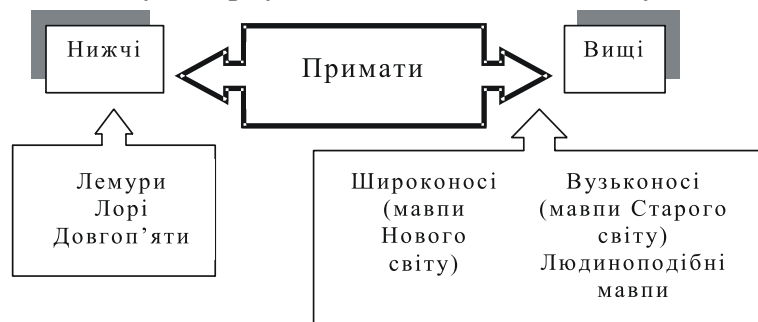


Рис. 3.71. Основні групи приматів

Нижчі примати представлені лісовими тваринами, які живуть у тропічному поясі. Лемури особливо численні на о. Мадагаскар. З восьми родин, дев'ять походять з цього острова, на якому відсутні великі хижаки. Лемури – нічні тварини. Вони мають різкі обриси морди і дещо нагадують білок. Живуть на деревах, швидко пересуваються, живляться фруктами, листям і комахами. Як свідчать викопні рештки, лемури практично не змінилися протягом тривалого часу. Близькі родичі лемурів лоріподібні – це азійські лорі, африканські потто і галаго. Товстий лорі має коротку морду, великі очі, хвіст відсутній. Це невеличка (33 см) тварина дуже повільна. Довгоп'ят мешкає у Південно-східній Азії і Індії. За розмірами він подібний до пацюка, але має сплюснену спереду морду. Деякі вчені вважають, що довгоп'ят відноситься до вищих приматів. Саме від предків сучасних довгоп'ятів походять вищі примати.

У епоху олігоцену (36 млн. років тому) почалося, а у епоху міоцену (25 млн. років тому) завершилося формування сучасного вигляду континентів Землі (рис. 3. 26). Крім того, у Північній півкулі спостерігалось значне похолодання клімату. Всі ці зміни сприяли еволюції приматів. Вона пішла у напрямку збільшення розмірів

тіла, перетворення кігтів на пальцях у нігті, розвитку кори великих півкуль. Мавпи перейшли з нічного способу життя на денний, розширили свій раціон за рахунок фруктів, кори і листя. Зменшення числа новонароджених та подовження строків вагітності сприяло кращому розвитку і збереженню потомства. У міоцені чітко сформувалися дві основні гілки цих тварин:

- широконосі (плосконосі) мавпи, або мавпи Нового світу;
- вузьконосі мавпи, або мавпи Старого світу.

У широконосих мавп Старого світу вивернуті назвні ніздрі, три передкорінні зуби з обох сторін кожної щелепи, довгі й чіпкі хвости, які вони використовують як додаткову кінцівку. Вони розповсюджені лише у Центральній та Південній Америці. Судячи за викопними рештками, широконосі мавпи розвивалися як самостійна група 20–35 млн. років. Приблизно третя частина видів вимерла, але ті, що залишилися, досить численні. Це ігрунки (довжина – 50 см), ревуни (маса 10 кг) та інші. До широконосих відноситься 35% усіх сучасних вищих приматів.

Батьківщиною вузьконосих мавп була Південна Азія. Нині вони водяться у Південній, Південно-східній Азії, Центральній і Південній Африці. До цієї групи відносяться:

- мавпи Старого світу;
- людиноподібні мавпи;
- людина.

Більшість вузьконосих – це невеликі або середні за розмірами тварини, які мають округлий череп, добре розвинений мозок. Ніздрі вузьконосих мавп направлені вниз і вперед, вони близько посаджені одна біля одної. У цих мавп більш вправні пальці, пристосовані до хапання. Хвіст повністю втратив хватальні властивості. У деяких видів він взагалі вкорочений. Зубна формула вузьконосих мавп наближена до такої у людини (рис. 3.48).

Павіан	2.	1.	2.	3.
	2.	1.	2.	3.

Рис. 3.72. Зубна формула вузьконосих мавп (мавп Старого світу)

Серед вузьконосих мавп виділяють дві надродини:

- мартишкові;
- церкопитеки.

Мартишкові мають довгі тіло, хвіст і кінцівки. Більшість з них дуже добре пересувається по деревах, здатні робити величезні стрибки. Їх зуби і шлунки добре пристосовані до переробки великої кількості грубої їжі. Церкопитеки більш усеїдні, менш пов'язані з життям на деревах. Найбільш відомі макаки, бабуїни, павіани і гамадрили та інші. Гамадрили і павіани перейшли на наземний спосіб життя, але ходять на чотирьох ногах.

Людиноподібні мавпи мають інші, ніж у мавп Старого світу, передні зуби. Їх руки і плечовий пояс більш рухомі. На таких кінцівках зручно висіти та розгойдуватися на гілляках. У людиноподібних мавп відсутній хвіст, а мозок більш розвинений. Крім того, у них повільніша швидкість розмноження. До людиноподібних мавп у сучасній фауні відносяться:

- гібони — мешкають на Малакських островах, у Індокитаї;
- орангутанг — мешкає на островах Південної Азії;
- шимпанзе — мешкає у Африці;
- горіли — мешкають у Африці.

Порівняльна морфологія деяких систем і органів хребетних

Хребетні тварини мають спільне походження, але кожна окрема група пройшла складний індивідуальний шлях еволюційного розвитку. Порівняння будови окремих систем і органів тварин дозволяє виявити єдність походження та основні еволюційні відмінності між окремими групами. Це відображає особливості та ступінь впливу умов навколишнього середовища на формування тих чи інших пристосувальних ознак.

Шкіра та її похідні

Шкіра утворює зовнішні покрови організму. Вона захищає тіло від ушкоджень та інфекцій. Її пігменти затримують шкідливі для

генетичного апарату клітин випромінювання. Капіляри та потові залози беруть участь у терморегуляції, якій сприяють також утворення та перерозподіл пігментів. У амфібій шкірні залози виділяють сильнодіючі захисні отрути. Шкіра риб і амфібій — важлива складова частина системи дихання та осморегуляції. Тут також розташовані температурні, больові, тактильні, а у риб ще й смакові, рецептори. Тверді утворення шкіри, такі як нігті та копита, слугують “інструментами” та зброєю. Шкіра — носій особливого кольорового малюнка та різних візуальних “міток”. Вони відіграють значну роль у міжвидових та внутрішньовидових відносинах, особливо статевих (наприклад, гребінь півня, сіднищеві мозолі мавп).

Шкіра поділяється на два шари — епідерміс та дерму. Епідерміс утворений епітеліальною тканиною, а дерма — сполучною. Ці тканинні утворення розташовані один під одним. Крім того, у шкірі є значна кількість кровоносних судин та нервових закінчень.

Епідерміс завжди багат шаровий. Нижній (ростковий) шар клітин, розташований на базальній мембрані, протягом усього життя тварини зберігає здатність до проліферації. Наслідком цього є постійне оновлення клітин зовнішніх шарів, які злущуються поступово, або скидаються усі одночасно. В останньому випадку такий процес називають линькою.

В зовнішніх (дистальних) клітинах епідермісу усіх наземних хребетних утворюється структурний білок кератин. Кератин поступово витісняє з клітини ядро і цитоплазму, що призводить до їх відмирання. Завдяки цьому утворюється роговий шар та його різноманітні похідні. У земноводних цей шар дуже тонкий, проте вже у рептилій він сягає значного розвитку, утворюючи луски та щитки. За рахунок рогового шару шкіри виникають кігті, нігті, шкірясті мозолі, папілярний мозочок (відбитки пальців), дзьоб, копита і роги. Особлива морфогенетична роль цього шару виявляється при утворенні пір'я та волоса у гомойотемних хребетних. Перо на початкових стадіях розвитку дуже нагадує луску рептилій. Потім епідерміс піднімається крупним дермальним сосочком. Згодом ця закладка занурюється своєю основою у дерму, яка, у вигляді сосочка пера, впинається всередину епідермальної час-

тини. Волосина ссавців не гомологічна ні перу птахів, ні лускам рептилій. Закладка цієї похідної шкіри починається з епідермальної бруньки. Дерма включається у процес пізніше, під час утворення волосяного сосочка. До волосяної сумки кріпляться гландькі м'язи. При їх скороченні у тварин волоси “стають дибки”, а у людини з'являється “гусяча шкіра”. Серцевина волосини заповнена повітрям. Якщо (найчастіше у старому віці) припиняється продукція пігменту волосся, то, внаслідок повного відбиття світла, він виглядає білим (сивим). Крім теплоізоляційної функції (остьові та підшерсткові), волосині притаманна і функція відчуття дотику (вібриси, зокрема у котів). Волосяна сумка вібриси занурена у кров'яний синус і пов'язана зі спеціальними механорецепторами.

Усі шкірні залози епідермального походження. За типом секреції серед них розрізняють:

- голокринні;
- апокринні;
- мерокринні.

У риб і личинок земноводних в ростковому шарі утворюються лише одноклітинні залози. Під час метаморфозу у амфібій вони зникають і замінюються багатоклітинними залозами — голокринними отруйними та мерокринними слизовими. У рептилій шкірні залози майже відсутні. Лише у деяких груп зустрічається незначна кількість спеціалізованих утворень, які виділяють пахучі речовини. Збіднена на залози і шкіра птахів. Вони мають лише парну куприкову залозу, жировий секрет якої використовується для змашування пір'я. Шкіра ссавців містить велику кількість залоз, які у процесі еволюції розвинулися у три види:

- голокринн сальні;
- апокринні і мезокринні потові;
- апокринні молочні.

Вивчення розвитку молочних залоз в ембріогенезі свідчить про те, що спершу вздовж усього тіла закладаються парні молочні валики. Згодом, залежно від систематичної приналежності, в різних частинах тіла вони диференціюються на окремі утворення. Число молочних залоз різне, їх кількість корелює з плодючістю, а розта-

шування залежить від виду. Так, молочні залози у слонів закладаються під пахвами, у приматів і сирен — на грудях, у хижих та свиней — на череві, у копитних — в паховій області.

Зовнішнє забарвлення шкіри у тварин дуже різноманітне і може виникати за рахунок:

- наповнення кров'ю судин дерми;
- особливостей фізичної структури тонких пластинок і решіток;
- завдяки різним пігментам або їх комбінації.

Наповнення кров'ю судин дерми визначає червоний колір гребеня у півнів. Синє забарвлення пір'я зумовлене особливостями його фізичної будови. Комбінація жовтого пігменту з синім “структурним” кольором дає зелене забарвлення (папуги, квакші). До пігментів, які забарвлюють шкіру, відносяться жовті, коричньові та чорні меланіни, помаранчеві каротиноїди та жовтий рибофлавін. Пігменти всіх хребетних тварин спочатку знаходяться у спеціальних хроматофорах. У процесі індивідуального розвитку риб, амфібій та рептилій вони так у них і залишаються. У птахів і ссавців пігменти передаються клітинам епідермісу, пір'ю та волосяному покриву. Здатність деяких тварин (наприклад, придонних риб, квакш, хамелеонів) швидко змінювати забарвлення зумовлена швидкими переміщеннями пігментних гранул всередині хроматофорів.

Шкіра багатьох тварин формує різноманітні кісткові утворення. З меншими дерми розвиваються луска риб та покривні кістки усіх хребетних. Ці тверді утворення у древніх риб та амфібій інколи перетворювались у міцний панцир. Ще й досі крупні кісткові пластинки підстелюють епідермальний роговий панцир черепах. Луска кісткових риб представлена плоскими кістковими пластинками, вкритими епідермісом. Плакоїдна луска акул і скатів має зубовидний відросток, який прориває епідерміс. За способом розвитку і будові цей відросток відповідає зубам усіх хребетних, тому зуби ротової порожнини можна вважати гомологічними колишньому покриву зі шкірних зубів.

Зуби та скелет

Зуби використовуються для утримання і подрібнення їжі, інко-

ли і для захисту від ворогів. Справжні зуби первинно відсутні у круглоротих; рот цих безщелепних примітивних хребетних озброєний роговими зубцями. Схожі утворення зустрічаються також і у ротівому апараті личинок амфібій. Щелепнороти (*Gnathostomata*) мають ротові зуби, міцність яких обумовлена близькими до кістки матеріалом дентином, вкритим ще міцнішою емаллю. Вторинно беззубі черепахи, однопрохідні, птахи, вусаті кити та деякі неповнозубі. Замість зубів в них розвиваються або рогові клюви, або потужні рогові пластинки (вусаті кити). Зуби у ссавців розташовані на міжщелепній, верхньощелепній та зубній кістках, у риб, амфібій і примітивних рептилій – на інших ділянках ротової порожнини (піднебінні).

Зуби різних груп тварин значно відрізняються за формою. Розрізняють два типи зубної системи:

- гомодонтна – складається з зубів однакових за формою і розмірами;
- гетеродонтна – утворена зубами, різними за формою та розмірами.

Примітивними вважаються гострі, конічні зуби, типові для риб, амфібій та більшості рептилій. Вони первинно гомодонтні. У риб, амфібій і рептилій, по мірі зтирання, зуби поступово замінюються новими (поліфіодонтизм). Вторинно гомодонтні зубаті кити. Це приклад спрощення будови, пов'язаний з особливостями харчової поведінки. У більшості ссавців зубна система належить до гетеродонтного типу. Протягом життя відбувається чергування двох генерацій зубів: молочні зуби (за винятком корінних) витісняються постійними. Виключенням є деякі гризуни та зубаті кити. У них всього одна генерація, тобто, зуби протягом життя не змінюються (монофіодонтизм).

До складу скелету, інколи незалежно одне від одного, входять сполучна тканина, хрящ і кістка, проте найчастіше вони в ньому тісно пов'язані. За способом утворення розрізняють:

- покривні кістки;
- заміщуючі кістки.

Перші виникають із скелетогенної мезенхіми дерми. Ці “шкірні кістки” найчастіше розташовані зовні виконуючи роль

екзоскелету. Таким чином, наприклад, утворюється більша частина черепу. Заміщуючі кістки виникають на місці ембріонально-личиночних хрящових структур, як наслідок витіснення кістковими клітинами хрящової тканини. Із заміщуючих кісток побудовані основний скелет – хребет, основа черепу, а також скелет кінцівок і основна частина вісцеральних дуг.

Череп (нейрокраніум) покриває головний мозок і захищає найважливіші органи відчуття. Спереду у ньому виділяються нюховий, очний, слуховий та потиличний відділи. Вісцеральний череп охоплює своїми дугами ротову порожнину та глотку. Ці дуги найкраще представлені у хрящовому черепі акул. Відповідно до теорії І.В. Гете та Л. Окена, черепна коробка є виростом хребта і повинна бути у відповідній мірі сегментована. Це дійсно справедливе для її потиличної частини. У кісткових риб та чотириногих хрящовий ембріональний череп перетворюється у кістковий за рахунок розвитку заміщуючих і покривних кісток. Зяброві зуби у риб і личинок амфібій несуть органи водного дихання – зябра. У хрящових риб таких дуг 5 – 7, у сучасних кісткових риб – 4, а у личинок амфібій – 3. Між ними знаходяться зяброві щілини. У чотириногих нижня частина гіюїдної дуги і залишки зябрових дуг перетворюються у під'язиковий апарат та хрящі гортані.

☑ Однією з важливих ознак класу хребетних є міра і спосіб витіснення ембріональної хорди тілами хребців.

Їх ще немає у круглоротих та хрящових ганоїдів, хорда яких протягом усього життя зберігає роль осевого скелету. У переважачої більшості риб утворюються увігнуті спереду і ззаду амфіцелоні хребці, а залишки хорди займають простір, який не заміщується ні кісткою ні хрящем. У амфібій і рептилій розвинулись процельні (увігнуті спереду та опуклі ззаду) та опістоцельні (опуклі спереду та увігнуті ззаду) хребці. Залишки хорди, як правило, знаходяться всередині тіла хребця. Між тілами хребців утворюються поверхні суглобів. Складні сідловидні суглобові поверхні характерні для хребців птахів. Хребці ссавців спереду і ззаду сплюснені. Між такими платіцельними (ацельними) хребцями лежать сполучнотканинні міжхребцеві диски з залишками хорди у центрі (ядро

диску). Міжхребцеві диски пружні і можуть дещо вигинатися. Зчленівні відростки тіла хребця забезпечують рухомість і міцність осьового скелету ссавців.

☑ Хребет – серіально гомологічна (гомонамна) структура, яка у різних відділах тіла видозмінюється відповідно до різних функцій, що виконуються.

Диференціювання хребта на відділи є характерною рисою різних груп хребетних. Так, крижові хребці наявні лише у наземних чотириногих і залежно від типу руху можуть зливатися у крижову кістку різної довжини. До неї міцно приєднується клубова кістка тазового поясу. Сильне статичне навантаження під час двуногого ходіння (у птахів) призводить до об'єднання у крижовий відділ до 20 і більше хребців.

Кінцівки та їх пояси – важливий компонент системи руху хребетних. У найбільш примітивних тварин цього класу (безщелепні) для руху слугують лише непарні плавці або загальна плавцева складка. Парні кінцівки (грудні і черевні плавці) вперше з'являються у Gnathostomata. Відповідно до теорії утворення парних кінцівок, що має назву теорії бічних складок, дві пари риб'ячих плавців могли виникнути шляхом локального диференціювання єдиних вентральних складок, розташованих вздовж усього тіла. Про це свідчить і наявність у деяких викопних видів риб додаткових парних плавців між грудними та черевними плавцями. П'ятипала кінцівка наземних хребетних утворилася як наслідок диференціювання багатопроменевого плавця через складні плавці кистеперих риб.

Залежно від способу пересування наземних хребетних їх кінцівки функціонально і морфологічно перетворювались різними шляхами:

- редукція числа променів;
- повна або часткова редукція кінцівок;
- подовження елементів;
- зливання елементів;
- укорочення елементів;
- гіперфалангія;

• полідактилія.

Редукція числа променів найбільш характерна для копитних. Тут можна простежити два основних еволюційних ряди. У непарнокопитних посилювався і приймав на себе усе більшу вагу тіла середній промінь (III-ий). Найбільш спеціалізованими він стає у коней. Це єдиний елемент кінцівки, що торкається поверхні землі. У парнокопитних найбільшого розвитку сягають третій та четвертий промені, а у крилі птахів збереглися другий, третій та четвертий промені.

Повна або часткова редукція кінцівок характерна для черв'яг, безногих ящірок та змії. Редукція лише задніх кінцівок спостерігається у китоподібних та сирен.

Подовження елементів, найчастіше корелює з редукцією промені. У копитних подовжуються, в першу чергу, кістки п'ясті та плюсни в ряду переходу до ходіння на фалангах. Це створює ідеальні передумови до швидкого бігу – довге плече важеля і незначна площа опори на ґрунт. У птахів подовжується плюсна, як складовий елемент складного утворення – цівки. У рукокрилих між тулубом і подовженими пальцями натягнута літальна перетинка, а у птахів в утворенні літальної поверхні бере участь подовжене передпліччя.

Зливання елементів корелює, як правило, з їх подовженням. Зокрема, в цівці птахів відбувається об'єднання хрящових зачатків першої – четвертої плюсневих кісток між собою та дистальними передплюсневими елементами.

Укорочення елементів (у деяких випадках зі зменшенням рухомості суглоба). Спостерігається, зокрема, в риючих кінцівках крота. Але найбільш воно виражене в передній кінцівці китоподібних, де кісточки з'єднані нерухомо у вигляді жорсткого “весла”.

Збільшення кількості фаланг (гіперфалангія) відмічене у китоподібних. Плече і передпліччя цих тварин короткі. В той же час, подовження дистальної частини “плавця” досягається за рахунок збільшення кількості фаланг пальців.

Збільшення числа променів (полідактилія) не виявлена в жодному еволюційному ряді. Проте така видозміна відома, як прояв домінантних мутацій, у більшості груп чотириногих. Часто особи-

ни, гомозиготні за цією ознакою, мають і інші вроджені вади, тому вони нежиттєздатні.

Передня і задня кінцівки та їх пояси (плечовий та тазовий) гомологічні. Вони мають однаковий план будови, який складається з трьох пар кісток кожний. Повний плечовий пояс є у амфібій, зауропсид і однопрохідних. У всіх інших ссавців редукований ко-ракоїд, а ключиця зберігається, головним чином, у літаючих (рукокрилі), риучих (кроти) та лазаючих (примати) форм. Повністю ключиця зникає в тих рядах, де кінцівки здійснюють маятнико-подібні рухи вздовж поздовжньої осі тіла (копитні, хижакі). В цьому випадку плечовий пояс лежить в мускулатурі без міцного зв'язку з грудною кліткою та хребтом. Лопатка завжди присутня. Адаптивні модифікації тазового поясу незначні. Практично у всіх хребетних завжди присутні три його елементи, за виключенням сумчастих, у яких до них додаються сумчасті кістки.

Нервова система

Головний і спинний мозок хребетних побудовані за одним загальним планом. У представників усіх класів розрізняють п'ять відділів головного мозку. Відмінності спостерігаються у розвитку переднього мозку, у відходженні головних та спинномозкових нервів, а також елементів вегетативної нервової системи. Ці відмінності відповідають особливостям поведінки і ступеню розвитку окремих груп організмів. Найвищий рівень розвитку і складності нервової системи властивий приматам, до яких відносять і людину розумну.

Кровоносна система

Загальний план будови кровоносної системи хребетних, за виключенням відсутності серця, характерний уже для ланцетника. Проте, на рівні різних класів можна спостерігати істотні модифікації в будові серця, артеріальної та венозної системи.

Серце — це спеціальний м'язовий орган, який перекачує кров по судинах кровоносної системи. Воно має камерну будову. У риб серце включає послідовно чотири відділи, які розпочинаються у місці впадання вени від тіла та печінки. Кров спочатку надходить до венозного синусу, звідти — у тонкостінне передсердя, потім — у

м'язистий шлуночок, і, нарешті, в артеріальний конус, який має здатність скорочуватись. У амфібій є два передсердя. В ліве впадають легеневі вени, а в праве — вени тіла. У нерозділеному шлуночку артеріальна кров (з легень) частково змішується з венозною. Поки що не зовсім зрозумілий розподільчий механізм спрямовує кров у двох напрямках. Насичена киснем кров іде до головного мозку, а кров з найменшою кількістю кисню прямує до легень. У рептилій у шлуночку з'являється перетинка, повна лише у крокодилів, яка розділяє шлуночок на дві частини. Наявність неповної перетинки призводить до деякого змішування крові у місці відходження артерій. У птахів і ссавців завершується повний поділ серця на чотири камери. У цих тварин серце має дві половини — ліву (артеріальну) і праву (венозну).

Артеріальна система риб розпочинається від артеріального конусу. Венозна кров спрямовується уперед до непарної черевної аорти, від якої відходять парні зяброві артерії. Вони розпадаються на зяброву капілярну сітку, де кров збагачується киснем, а потім надходить до коренів спинної аорти. Від неї уперед відходять зовнішні та внутрішні сонні артерії, які постачають кров до головного мозку. Ззаду корені спинної аорти об'єднуються у спинну аорту, яка несе кров до тіла, хвоста та внутрішніх органів. У личинок амфібій лише третя — п'ята пари зябрових артерій розпадаються на капіляри, а шоста спрямована до легень, які ще не функціонують. В процесі метаморфозу зябра редукуються, третя пара зябрових артерій починає постачати сонні артерії, а четверта стає парними дугами аорти. П'ята пара зябрових артерій у безхвостих амфібій редукується, а шоста функціонує як легеневі артерії, пов'язані, через боталов проток, з коренями аорти. У зв'язку з шкірним диханням у амфібій розвивається крупна шкірна артерія, яка відокремлюється від легневих артерій, що несуть венозну кров. У рептилій загальний артеріальний стовбур розділяється на дві дуги аорти та легеневу артерію.

У більшості хребетних висхідний план будови венозної системи повторюється. На рівні серця парні передні та задні кардіальні вени об'єднуються з кожного боку тіла у короткі кю'верові протоки, які проводять кров до венозного синусу. Сюди ж впадає печін-

кова вена, яка збирає кров з капілярів воротної системи печінки. У ході філогенезу і онтогенезу хребетних кардіальні вени редукуються і заміщуються спереду яремними та передніми (верхніми) порожнистими венами. Ці судини збирають кров від голови та передніх кінцівок. Кров з задньої частини тулуба збирається системою задніх (нижніх) порожнистих вен, до яких додається і печінкова вена. У амфібій, окрім воротної системи печінки, існує воротна система нирок, яка пропускає кров від задньої половини тіла, перед тим, як вона надходить до серця. Найбільш розвинутою ця система є у рептилій, частково, у костистих риб і птахів. У ссавців ця система редукується.

Видільна та статеві системи

Між видільною і статевою системами відсутній функціонально необхідний зв'язок. У безхребетних, за винятком анелід, вони розвиваються абсолютно незалежно. Для хребетних характерне об'єднання цих двох систем у єдину сечостатеву систему. Воно базується на тому, що відповідні органи закладаються у безпосередній близькості один від одного, тому для виведення сечі і гамет стало можливим використовувати загальні спільні канали.

Вважається, що у примітивно організованих хребетних у кожному сегменті тіла було по парі нефронів, які формувалися в області пагінців сомітів і відкривалися у целом лією (нефростомом). Приблизно така примітивна нирка (голонефрос) розвивається у личинок міксин. У процесі еволюції вона трансформується у головну нирку (переднирку або пронефрос), розташовану спереду, та у опістонефрос, розташований ззаду. Останній згодом можна підрозділити на первинну (мезонефрос) та тазову, або вторинну (метанефрос) нирки.

Первинний сечоточник (вольфів канал) тягнеться від головної нирки назад до клоаки. Він індукує утворення мезонефросу і стає його вивідним протоком. Від первинного відгалужується вторинний сечоточник, який формується в області несегментованої мезодерми бокової пластинки. Він розширюється у ниркову лоханку, а згодом розгалужується на безліч збираючих трубочок. Цей процес індукує утворення нефронів тазової нирки, що, у свою чер-

гу, стимулює подальше диференціювання ниркової лоханки доти, доки уся система виведення сечі повністю не сформується.

До статевих апаратів хребетних тварин відносяться:

- статеві залози (гонади);
- вивідні протоки гонад;
- різноманітні допоміжні залози (наприклад, сім'яні пухирці у ссавців);
- копулятивні органи.

Гонада утворена двома компонентами — статевими і соматичними клітинами. Її соматична частина у самок продукує фолікулярні клітини, а у самців — сім'яні каналці та інтерстиціальні клітини (інтерстицій сім'яника). Крім того, гонада утворює статеві гормони. Соматична частина гонад у зародків закладається бісексуально (незалежно від статі). Її корковий шар, який здатний розвинути у яєчник, оточує мозкова речовина, відповідальна за розвиток сім'яника. У який бік піде розвиток визначається хромосомним набором первинних клітин.

Бісексуальними є закладки не лише гонад, а й їх вивідних протоків, тобто, поряд з вольфовим каналом (чоловіча стать) закладається мюлерів канал (жіноча стать). Розвиток того чи іншого вивідного протоку також детермінується хромосомним набором. Для майже усіх хребетних характерною рисою є те, що вивідні протоки видільної і статевої системи відкриваються у клоаку. Особливим отвором (статевою порою) можуть відкриватися лише особливі статеві протоки кісткових риб. У ссавців, за винятком однопроходних, ембріональна закладка клоаки розділяється на вентральну частину та дорсальну задню (пряму) кишку. До сечостатевого синусу відкривається сечовивідний канал та статевий проток.

У водних форм сім'я може просто вилитися з клоаки, а у випадках зовнішнього запліднення також з організму виводяться і яйця. У багатьох ссавців сім'яники з вихідного положення біля дорсальної порожнини тіла періодично або назавжди опускаються у спеціальний шкіряний мішок — мошонку. Це призводить до того, що нормальні сперматозоїди дозрівають при температурі, яка на декілька градусів нижча, ніж температура порожнини тіла.

У самок хребетних мезонефрос не пов'язаний зі статевим апаратом і після народження редукується. Яйця подаються з порожнини тіла через лійку яйцеводу у перший яйцевод (мюлерів канал). Простий яйцевод амфібій у амніот (зокрема ссавців) розчленяється на власне яйцевод, матку і піхву. У деяких рептилій і птахів одна з ділянок яйцеводу виділяє білову оболонку яйця, а в матці утворюється яєчна шкаралупа. Найпримітивніші ссавці також відкладають яйця у шкаралупі, але у більшості ембріон розвивається в матці. Серед ссавців у однопроходних та сумчастих мюлерові канали залишаються розділеними (двоутробні тварини) так, що від синусу відходять дві піхви. У плацентарних (одноутробних) нижні відділи мюлерових каналів завжди утворюють одну загальну піхву. Матки при цьому залишаються повністю розділеними (подвійна матка), зростаються лише у нижній частині (двурога матка) або повністю (проста матка).

Внутрішнє запліднення можливе і без спеціальних копулятивних органів завдяки складним формам поведінки під час спарювання. Проте, вже у акул у такі органи трансформуються два промені черевних плавців. У ящірок та змії копулятивні органи також парні, але у крокодилів і черепах утворюється непарний пеніс, який є і у деяких птахів (страуси, качкоподібні). Такий же непарний копулятивний орган і у ссавців.

Таким чином, порівнюючи особливості будови окремих органів і систем хребетних, потрібно відмітити, що спільність походження зумовлює значну подібність загального плану будови внутрішнього середовища організму. Відмінності і особливості, визначені у ході еволюції, є результатом пристосувальних дивергентних і конвергентних процесів, закріплених на генетичному рівні.

Довідник

Абіотичні складові екосистеми - включають мінерали, клімат, воду, освітлення (сонячне світло), землю (грунт) та інші неживі елементи.

Аквальні комплекси — природна одиниця поділу океану, аналогічна ландшафту на суші; тривимірна ділянка океанічного середовища з притаманними специфічними особливостями характеристик води, газового складу, рельєфу дна та біоти. А.к. звичайно виділяють в прибережних районах.

Аліфатичні речовини (речовини жирного ряду, жирні сполуки, ациклічні сполуки) — вуглеводні та їх похідні, вуглецеві атоми в яких пов'язані між собою у відкриті лінійні нерозгалужені або розгалужені ланцюги. А.р. широко поширені в природі.

Альbedo Землі — відношення сонячної радіації, що відбивається Землею (з її атмосферою) у світовий простір, до сонячної радіації, яка поступила на межу атмосфери. Розрізняють інтегральне альbedo — для всього потоку радіації та спектральне альbedo — для окремих ділянок спектра радіації. Середня величина альbedo Землі — 35-45% або (0,35-0,45).

Амілнітрат ($C_5H_{11}ONO_2$) — рідина, $t_{кип.}$ 157°C, погано розчиняється у воді, розчиняється в етиловому спирті, ефірі. Отримують взаємодією $C_5H_{11}OH$ з концентрованою HNO_3 . Додаток до дизельного палива, нітруючий агент в лабораторних дослідженнях і виробничих процесах.

Амнезія — часткова або повна втрата пам'яті внаслідок фізичної травми, захворювання, вживання деяких лікарських препаратів або психологічної травми. Антероградна амнезія — амнезія на події, які слідували після травми; ретроградна амнезія - на події, що передували травмі. У деяких хворих одночасно можуть спостерігатися обидва типи амнезії.

Антибіотики — речовини, що синтезуються мікроорганізмами та продукти хімічної модифікації цих речовин (напівсинтетичні антибіотики), що пригнічують ріст бактерій та ін. мікроорганізмів,

а також вірусів та клітин. Іноді до антибіотиків відносять антибактеріальні речовини, що виділені з рослинних та тваринних тканин.

Антидепресанти – психотропні препарати, покращують настрої, зменшують відчуття страху, апатію. За механізмом дії розрізняють А., що блокують „зворотній захват” катехоламінів пресинаптичними нервовими закінченнями та інгібуючі фермент моноаміноксидазу.

Антидоти (протиотрути) – лікарські препарати, що спрямовані на специфічну терапію інтоксикації (отруєнь або уражень) отрутою, токсинами, ОР; іноді до А. відносять також речовини специфічної профілактики. А. класифікують за типом дії.

Антропогенне навантаження – ступінь прямого та опосередкованого впливу людей та їх господарської діяльності на природу в цілому або на її окремі компоненти та елементи (ландшафти, природні ресурси, види тварин та ін.).

Астеносфера – шар зниженої міцності та в'язкості у верхній мантії Землі. Верхня межа розташована під континентами на глибині біля 100 км, під океанічним дном – приблизно 50 км; нижня межа на глибині біля 250-300 км. А.- основне джерело магми, в ній переміщуються підкоркові маси.

Атмосфера - 1)газоподібна оболонка планети Земля, яка складається із суміші різних газів, водяної пари та пилу. А. поділяють на тропосферу, стратосферу, мезосферу, термосферу, екзосферу. Сучасна А. в значному ступені продукт живої речовини біосфери. Повне оновлення кисню планети живою речовиною відбувається за 5200-5800 років. Вся його маса засвоюється живими організмами приблизно за 2 тис. років, вся вуглекислота за 300-395 років. 2) як компонент біогеоценозу – шар повітря в підґрунті, ґрунті та над його поверхнею, в межах якого спостерігається взаємовплив компонентів біогеоценозу.

Приблизний склад атмосфери

Елементи та гази	Вміст в нижніх шарах атмосфери, %	
	за об'ємом	за масою
Азот	78,084	75,5
Кисень	20,946	23,14
Аргон	0,934	1,28
Неон	0,0018	0,0012
Гелій	0,000524	0,00007
Криптон	0,000114	0,0003
Водень	0,00005	0,000005
Вуглекислий газ	0,34	0,0466
Водяна пара		
в полярних широтах	0,2	-
поблизу екватора	2,6	-
Озон		
в тропосфері	0,000001	-
в стратосфері	0,001-0,0001	-
Метан	0,00016	0,00009
Закис азоту	0,000001	0,0000003
Закис вуглецю	Тисячні долі; у повітрі міст – до 0,000008	0,0000078

Ароматичні сполуки – характеризуються наявністю ароматичної системи. Часто до ароматичних сполук відносять тільки сполуки з бензоїдною системою зв'язку, ацени та їх заміщені.

Ацетилхолінестераза – фермент класу гідролаз, що відноситься до групи карбоксилестераз. Міститься переважно в нервовій тканині, в еритроцитах, а також в зміїній отруті.

Безпека екологічна — 1) сукупність дій, станів та процесів, що не призводять прямо або опосередковано до життєво важливої шкоди (або загрозам такої шкоди), спричиненої природному середовищу, окремим людям або людству; 2) комплекс станів, явищ та дій, що забезпечують екологічний баланс на Землі та в будь-яких її регіонах на рівні, до якого фізично, соціально-економічно, технологічно або політично підготовлене людство. Б.е. може розглядатися в глобальних, регіональних, локальних та умовно крапкових рамках, в тому числі в рамках держави та в їх підрозділах. Фактично вона характеризує геосистеми (екосистеми) різного ієрархічного рангу - від біогеоценозів (агро, урбоценозів) до біосфери в цілому. Б.е. обмежена часовими рамками та розмахом створених акцій: короткочасний вплив може бути відносно безпечним; тривалий — шкідливим, зміни в локальних межах майже нешкідливими; широкомасштабний — фатальним. Сила впливу іноді може не мати вирішального значення для багатьох факторів (наприклад, вплив деяких пестицидів, біологічних агентів), практично не має нижньої безпечної межі концентрації, особливо при значній тривалості впливу (можуть не реагувати покоління, що живуть, але страждатимуть їх нащадки).

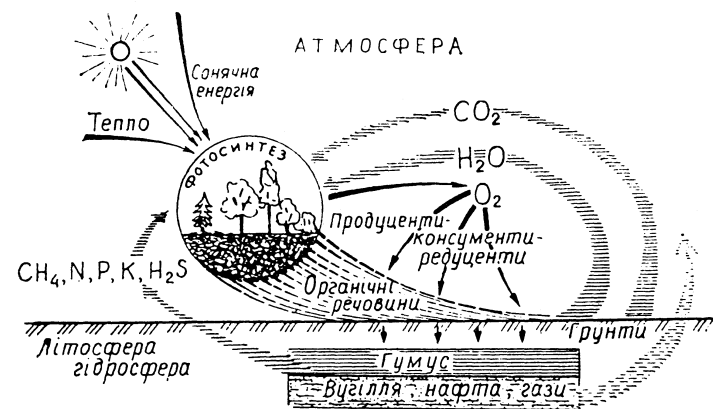
Біогенні елементи — хімічні елементи, що постійно входять до складу організмів та необхідні їм для життєдіяльності. В живих клітинах виявляються, зазвичай, сліди майже всіх хімічних елементів, які присутні в навколишньому середовищі, але для життя необхідно біля 20. Найважливіші з них — кисень, вуглець, водень, азот, кальцій, калій, фосфор, магній, сірка, хлор, натрій. Ці, так звані універсальні, Б.е. присутні в клітинах усіх організмів.

Біогеохімічний цикл — циркуляція поживних речовин (хімічні елементи та компоненти необхідні для життєдіяльності організмів) через екосистему між біотичним та абіотичним компонентами. Більшість Б.г.ц. включає кругообіги води, вуглецю, кисню, азоту, фосфору, кальцію тощо.

Біогеоценоз — 1) еволюційно складена, відносно просторово обмежена, внутрішньо однорідна природна система функціонально взаємопов'язаних живих організмів та оточуючого їх абіотичного середовища, яка характеризується певним енергетичним станом, типом та швидкістю обміну речовин та інформацією. В екосистемно-таксономічному розумінні біогеоценоз — елементарна

екосистема та геосистема; 2) за первинним визначенням В.М. Сукачова — сукупність однорідних природних елементів на певній ділянці поверхні Землі; 3) ділянка біосфери, через яку не проходить ні одна існуюча біоценотична, мікрокліматична, гідрологічна, ґрунтова, геоморфологічна та геохімічна межа, тобто елементарна біохорологічна одиниця біосфери.

Біологічний кругообіг хімічних елементів — утворення живої речовини та її розклад. У процесі кругообігу жива речовина акумулює енергію Сонця та Землі, а при розпаді повертає її в навколишнє середовище. За рахунок цієї енергії відбуваються різні хімічні та біогеохімічні реакції. Чинниками цих перетворень є самі організми, які залежно від своєї діяльності в певний проміжок часу поділяються на продуцентів, консументів та редуцентів. Всі ці організми в процесі життєдіяльності впливають на літосферу, гідросферу, атмосферу, утворюючи разом глобальну систему, яка називається біосферою. У цілому біосфера дуже схожа на єдиний гігантський суперорганізм.



Біологічний кругообіг речовин

Біомаса — виражена в одиницях маси або енергії кількість живої речовини тих чи інших організмів (популяцій, видів, груп видів, окремих живих екологічних компонентів, угруповань в цілому), що приходить на одиницю площі чи об'єму. У вагових одиницях відноситься до сирого або сухого стану живої речовини. Виз-

начають біомасу консументів, продуцентів та редуцентів. Біомаса живої речовини складає біля 0,0001% від маси біосфери.

Тип екосистеми	Площа в 10 ⁶ км ²	Біомаса рослин, кг/м ³		Світова величина	
		Коливання	В середньому	Біомаса рослин (10 ⁹ т)	Біомаса тварин (10 ⁶ т)
Вологі тропічні ліси	17,0	6-80	45	765	330
Тропічні сезонно-зелені ліси	7,5	6-80	35	260	90
Вічнозелені ліси помірною поясу	5,0	6-200	35	175	50
Листопадні ліси помірною поясу	7,0	6-60	30	210	110
Тайга	12,0	6-40	20	240	57
Лісо-чагарникові спільноти	8,5	2-20	6	50	40
Саванна	15,0	0,2-15	4	60	220
Лукостеп	9,0	0,2-5	1,6	14	60
Тундра та високогір'я	8,0	0,1-3	0,6	5	35
Пустелі та напівпустелі	18,0	0,1-4	0,7	13	8
Супустелі, скелі, льодовики та ін.	24,0	0-0,2	0,02	0,5	0,02
Культивовані землі	14,0	0,4-12	1	14	6
Болота та марши	2,0	3-50	15	30	20
Озера та водостоки	2,0	0,01	0,02	0,05	10
Материкові екосистеми в цілому	149	-	12,3	1837	1005
Відкритий океан	332,0	0-0,005	0,003	1,0	800
Зони апвелінгу	0,4	0,005-0,1	0,02	0,008	4
Континентальний шельф	26,6	0,001-0,04	0,01	0,27	160
Зарості водоростей та рифи	0,6	0,04-4	2	1,2	12
Естуарії	1,4	0,01-6	1	1,4	21
Морські екосистеми в цілому	361	-	0,01	3,9	997
Загальна маса Землі	510	-	3,6	1841	2002

Біорізноманіття – всі види рослин, тварин, мікроорганізмів, а також екосистеми та екологічні процеси, частиною яких вони є. Б. розглядається на трьох рівнях: генетичному, видовому, та екосистемному. Генетичне різноманіття - об'єм генетичної інформації, яка міститься в генах організмів, що населяють Землю. Видо-

ве різноманіття – різноманіття видів живих організмів існуючих на Землі. Різноманіття екосистем стосується різних середовищ існування, біотичних угруповань та екологічних процесів в біосфері, а також великого різноманіття середовищ існування та процесів в рамках екосистеми.

Біосфера – нижня частина атмосфери, вся гідросфера та верхня частина літосфери Землі, яку населяють живі організми, “область існування живої речовини” (В.І. Вернадський); оболонка Землі, в якій сукупна діяльність живих організмів проявляється як геохімічний фактор планетарного масштабу. Б.- найбільша екосистема Землі - область системної взаємодії живої та косної речовини на планеті.

Біотичні складові – складаються з усіх живих елементів.

Ботулізм – важке харчове отруєння продуктами, що містять токсин, який виділяється бактеріями виду *Clostridium botulinum*. Цей токсин вибірково уражає центральну нервову систему, часто хворі вмирають в результаті серцево-легеневої недостатності, що розвивається внаслідок порушення функції серцевого та дихального центрів головного мозку. Бактерії, що викликають ботулізм, розмножуються в невірно виготовлених консервах, особливо в консервованих м'ясопродуктах, що не пройшли попередню теплову обробку. Токсин, порівняно нестійкий до впливу тепла, руйнується в процесі теплової обробки харчових продуктів.

Видоутворення – це перехід від одного виду до найближчого спорідненого, коли відбувається заміна лише близько 1% генетичної інформації. Повна заміна відповідно вимагає не менше 300 млн. років.

Відходи – непридатні для виробництва даної продукції види сировини, її невикористані залишки чи ті речовини (тверді, рідкі, газоподібні), що виникли під час технологічних процесів та енергії, які не піддаються утилізації в розглянутому виробництві (в т.ч. сільському господарстві та будівництві). Відходи одного виробництва можуть слугувати сировиною для іншого. Як правило, до категорії відходів не включають природну речовину, неявно використовувану в технологічних циклах, - повітря, його кисень, воду, що проходить транзитом та ін. Нерідко не враховуються і енергетичні

відходи. При врахуванні всіх видів відходів кількість корисного суспільного продукту складає не більше 2% від залучених природних речовин та енергії (інші 98% складають відходи).

Вразливі – види, які знаходяться під загрозою зникнення, чисельність їх різко скоротилася, вони ще не знаходяться на межі вимирання, але наближаються до неї.

Галогенування органічних сполук – введення атома галогену в молекулу з утворенням зв'язку C-Hal.

Галофіли – організми, що існують в умовах високої солоності. До Г. відносяться в основному морські тварини, які не здатні переносити солоності менше 30% - радіолярії, рифоутворюючі корали, організми, що живуть в коралових рифах та мангрових заростях, більшість голкошкірих, головоногі молюски, багато ракоподібних та ін. До цієї групи відносяться і організми внутрішньоматерикових водойм. Рослини-Г., що ростуть на солончаках та солонцях мають назву галофіти.

Гастроентерит – клініко-морфологічний синдром, обумовлений патологічним процесом слизових оболонок шлунку та тонкого кишечника.

Гепатит – загальне визначення гострих та хронічних запальних захворювань печінки різноманітної етіології.

Гербіцид – речовина, що використовується для вибіркового або повного винищення небажаних трав'янистих (іноді чагарникових та деревних) рослин. У високих концентраціях Г., як правило, шкідливий для здоров'я людини та життя тварин.

Гідросфера – сукупність всіх вод Землі: материкових (глибинних, ґрунтових, поверхневих), океанічних та атмосферних. Як особлива земна оболонка розглядаються води, що знаходяться на поверхні планети (материкові та океанічні).

Гіпертензія – підвищений гідростатичний тиск в порожнині організму, порожнистих органів та судин. Найбільш розповсюджено застосування терміну для позначення підвищеного внутрішньочерепного тиску та підвищеного тиску крові в артеріях та венах.

Гіпоксія (киснева недостатність, кисневий голод) – стан, що виникає при недостатньому постачанні тканин організму киснем або порушенні його утилізації в процесі біологічного окислення.

Деліріозний синдром – один з етапів розвитку інтоксикаційних або інфекційних психозів, в окремих випадках може один вичерпувати весь психоз. Психопатологічний Д.с. – галюцинаторне помутніння свідомості з переважанням справжніх зорових галюцинацій та ілюзій, зворотного марення, рухового збудження та збереження самосвідомості.

Денатурація – втрата природної конфігурації молекулами білку, нуклеїнових кислот та ін. біополімерів в результаті нагрівання, хімічної переробки тощо. Обумовлена розривом нековалентних зв'язків в молекулах біополімерів. Звичайно супроводжується втратою біологічної активності – ферментативної, гормональної та ін. Може бути повною та частковою, зворотною та незворотною. Зворотний процес має назву ренатурація.

Депресивний синдром – психічні розлади основною ознакою яких є пригнічений, нудьгуючий настрій, що компонується з рядом ідеаторних (розлади мислення), моторних, а також соматовегетативних порушень.

Дерматоз – різноманітні пошкодження та набуті патологічні стани шкіри та її придатків; в це поняття включають зміни шкіри різноманітного генезу: дистрофічні, запальні, інфекційні, спадкові та ін.

Деструкція – порушення, руйнація нормальної структури чогонебудь (наприклад деструкція полімерів).

Дефоліація – видалення листя рослин хімічними речовинами - дефоліантами.

Дизентерія – інфекційна хвороба, що характеризується ознаками інтоксикації організму, переважно функціональним та морфологічним ураженням товстої кишки, викликається бактеріями з роду *Shigella*.

Диоксини – узагальнена назва великої групи поліхлорованих сполук ароматичного ряду, а також поліхлорованих біфенілів (ПХБ) близьких родичів диоксинів і поліароматичних вуглеводнів (ПАВ) – сильних канцерогенів, що містяться у вихлопних газах автомобілів та пестицидах.

Добрива – речовина чи агент, що створює при внесенні в ґрунт чи воду умови для прискореного росту та розвитку рослин і мікро-

організмів. Розрізняють добрива бактеріальні, мінеральні, органічні та хімічні.

Ємність середовища – ступінь здатності будь якого оточення підтримувати функції деякого біотичного утворення (індивіда, їх групи та ін), який розглядається як центральне в сукупності, що виділяється.

Евтрофування води – 1) підвищення біологічної продуктивності водних об'єктів в результаті накопичення в воді біогенних елементів під дією антропогенних чи природних факторів; 2) антропогенне підвищення біологічної продуктивності водних екосистем в результаті збагачення їх поживними речовинами, які надходять до водойми в результаті господарської діяльності; 3) забруднення води біогенами.

Ейфорія – стан оптимізму, бадьорості та благополуччя. Перебільшена ейфорія характерна для манії та гіпоманії. До Е. також призводить вживання певних наркотичних речовин.

Екологія (А.) – 1) частина біології (біоекологія), що вивчає відношення організмів (особин, популяцій, біоценозів та ін.) між собою та навколишнім середовищем, включає екологію особин (аутекологія), популяцій (популяційна екологія, демекоекологія) та угруповань (синекологія); 2) дисципліна, що вивчає загальні закони функціонування екосистем різного ієрархічного рівня; 3) комплексна наука, що досліджує середовище існування живих істот (включаючи людину); 4) область знань, яка розглядає деяку сукупність предметів та явищ з точки зору суб'єкта чи об'єкта (як правило, живого чи за участю живого), що приймається за центральний в цій сукупності (це може бути і промислове підприємство); 5) дослідження положення людини як виду та суспільства в екосфері планети, його зв'язків з екологічними системами і міри впливу на них.

Екологія (Б.) – науковий напрям, який розглядає деяку значиму для центрального члена аналізу (суб'єкта, живого об'єкта) сукупність природних та частково соціальних явищ та предметів з точки зору інтересів цього центрального суб'єкта та живого об'єкта. В наш час Е. розпалась на ряд наукових галузей та дисциплін, іноді далеких від первісного розуміння екології, як біологічної науки про взаємовідносини живих організмів з оточуючим їх середови-

щем, хоча в основі всіх сучасних напрямків закладені фундаментальні ідеї біоекології. Е. за об'єктами дослідження поділяється на аутекологію (організм та його середовище), популяційну екологію (популяція та її середовище), синекологію (біотичне угруповання, екосистема та їх середовище), географічну екологію (великі геосистеми, географічні процеси за участю живого та їх середовище) та глобальну екологію (мегаекологія, вчення про біосферу). За відношенням до предмета вивчення екологія поділяється на екологію мікроорганізмів (прокаріот), грибів, рослин, тварин, людини, сільськогосподарську, промислову, загальну. За середовищем та компонентами вирізняють екологію суші, прісних водойм, морську, високогірну, хімічну та ін. За підходами до предмета виділяють аналітичну та динамічну; з точки зору фактору часу розглядають історичну та еволюційну екологію. В системі екології людини виділяють соціальну екологію (взаємовідносини соціальних груп суспільства з їх середовищем життя), яка відрізняється від екології індивіда та екології людських популяцій, по функціонально-просторовому рівню відповідну синекології, але з властивою особливістю яка полягає у тому, що угруповання людей в зв'язку з їх середовищем мають домінуючу соціальної організації.

Екополітика: 1) глобальна – проведення міжнародно-правових, політичних та зовнішньоекономічних акцій з розрахунком екологічних обмежень в соціально-економічному розвитку, запасів природних ресурсів, які є в світі та їх розподілення між країнами; може набувати агресивний характер та виходити за рамки міжнародних угод і норм; 2) державна – соціально-економічна політика, в тому числі і міжнародна, побудована на розумінні вигравшів та недоліків, пов'язаних з екологічним станом території, акваторії та повітряного простору країни з розрахунком перспективного розвитку господарства та зміни чисельності населення, а також природних ресурсів, що є в її межах. Може мати протекціоністський та агресивний характер.

Екосистема – комплекс живих організмів, їх фізичне оточення та взаємовідносини в певній одиниці.

Експертиза екологічна – оцінка впливу на середовище життя, природні ресурси та здоров'я людей комплексу господарських нововведень, в тому числі перетворення природи, в масштабах

вибраного регіону. Містить в собі не тільки суму екологічних експертиз технологій, проектів підприємств та експертизи проекту перетворень природи, але також і інтегральний їх аналіз для регіону, що розглядається, екосистем різної ієрархії, іноді навіть біосфери в цілому. Виражається як в економічних, так і в позаекономічних показниках. Її базується на законах, правилах та принципах екології, а в ідеальному випадку також на екологічних нормативах.

Ендемічний вид – вид який існує тільки в даному регіоні та не існує в інших (може бути зникаючим, уразливим, рідкісним).

Забруднення: 1) привнесення в середовище та виникнення в ньому нових зазвичай нехарактерних для нього фізичних, хімічних, інформаційних та біологічних агентів та перевищення в часі, що розглядається, природного середньобагаторічного рівня (в межах його крайніх коливань) концентрації перерахованих агентів в середовищі; 2) часто призводить до негативних наслідків; 3) збільшення концентрації фізичних, хімічних, інформаційних та біологічних агентів понад кількість, що спостерігалася нещодавно (наприклад помутніння річкової води після дощу). В найбільш загальному вигляді 3. – все те, що не в тому місці, не в той час і не в тій кількості, яка притаманна природі, і виводить її системи зі стану рівноваги, відрізняється від звичної норми, що спостерігається, чи бажаної для людини. 3. може бути спричинене будь яким агентом, в тому числі самим “чистим” (наприклад – зайва по відношенню до природної норми вода в екосистемі суші – забруднювач). В кібернетичному розумінні 3. – це постійний або тимчасовий шум, що збільшує ентропію системи. 3. може виникати в результаті природних причин та під впливом діяльності людини – 3. антропогенне (яке за звичай і мається на увазі при обговоренні проблем забруднення). Рівень 3. контролюється ГДК, ГДВ, ГДС та іншими нормативами.

Забруднення теплове – форма фізичного (зазвичай антропогенного) забруднення, яке відбувається в результаті підвищення температури середовища, головним чином у зв'язку з промисловими викидами нагрітого повітря, газів, які відходять, та скидами підігрітих вод. Може виникати і як вторинний результат зміни хімічного складу середовища.

Забруднення хімічне: 1) зміна природних хімічних властивостей середовища, що перевищують середні багаторічні коливання кількості певних речовин для періоду, що розглядається; 2) проникнення в середовище хімічних речовин, або тих що були відсутні в цьому середовищі раніше, або тих що змінюють природну концентрацію до рівня, який перевищує звичайну норму.

Заказник – ділянка в межах якої (постійно або тимчасово) заборонені окремі види та форми господарської діяльності для забезпечення охорони одного або багатьох видів живих істот, біогеоценозів; одного або декількох екологічних компонентів, або загального характеру місцевості, що охороняється. Часто, і як правило, заказники не бувають основним землекористувачем території, яку він займає. Заказники поділяють на безстрокові, довгострокові, короткострокові, ландшафтні, гідрологічні, орнітологічні, мисливські, фауністичні, заказники дичини, флористичні, біогенетичні.

Заповідник: 1) простір, який охороняється законом або звичаями, повністю виключений з господарської діяльності (в тому числі відвідання людьми) заради збереження в незайманому вигляді природних комплексів (еталонів природи), охорони видів живого та спостереження за природними процесами, а також з релігійних, культурних, соціальних та ін. поглядів; 2) ділянка природи вилучена з більшості форм природокористування (включаючи всі форми традиційної експлуатації природних ресурсів), та установи створені для охорони та вивчення природного комплексу, що охороняється. Заповідники поділяють на біосферні, державні, міжнародні, спрямованого режиму, пограничні, повні, природні, заповідник-серпортер, експериментальний, еталонний.

Зарин (ізопропілметилфторфосфанат) – отруйна речовина (ОР) $t_{пл.} 54^{\circ}C$, $t_{кип.} 151,5^{\circ}C$, летючість 12,0 мг/л ($20^{\circ}C$) змішується з водою у всіх співвідношеннях, добре розчиняється в органічних розчинниках. Повільно гідролізується водою, швидко водними розчинами лугів, аміаку, амінів. ОР з властивістю нервово-паралітичної дії, смертельна концентрація біля 0,07 мг/л при експозиції 1 хвилина. Захист – протигаз, засоби лікування – атропін.

Зникаючі види – види, чисельність яких помітно зменшується чи досягла критичного рівня в межах ареалу або його частини. Для

збереження З.в. застосовуються спеціальні заходи охорони та відтворення.

Інсектицид – речовина, яка використовується для знищення небажаних в господарстві або в природних угрупованнях комах.

Інтоксикаційний психоз – психічний стан, що виникає в результаті гострого або хронічного отруєння промисловими та харчовими отрутами, хімічними речовинами, що застосовуються у побуті, наркотиками, лікарськими засобами.

Катастрофа екологічна: 1) природна аномалія (тривала посуха, масове вимирання тварин), що нерідко виникає на основі прямого або опосередкованого впливу людської діяльності на природні процеси та призводить до гостро несприятливих економічних наслідків або масової загибелі населення певного регіону; 2) аварія технічного приладу (атомної електростанції, танкеру), що призвела до гостро несприятливих змін в середовищі та, як правило, до масової загибелі живих організмів і економічних збитків; 3) один із станів природи.

Кислотні дощі – дощ (або сніг) підкислений ($\text{pH} < 5,6$) внаслідок розчинення в атмосферній волозі промислових викидів (SO_2 , NO_2 , HCl та ін.). В свою чергу К.д. підкислюють водойми та ґрунт, що призводить до загибелі риби, інших водних організмів та різкому зниженню приросту або всиханню лісів. Максимальна зареєстрована в Західній Європі кислотність опадів pH 2,3. Найбільш шкідливе підкислення океанічних мілководь, яке призводить до неможливості розмноження багатьох морських безхребетних тварин, що може визвати розрив харчової мережі та глибоке порушення екологічної рівноваги в Світовому океані.

Кома – глибокий безсвідомий стан з розладом життєво важливих функцій організму людини.

Консументи – гетеротрофні організми, які використовують для своєї життєдіяльності органічну речовину інших організмів.

Кон'юнктивіт – запалення кон'юнктиви, яке супроводжується почервонінням та припуханням очей; при цьому мають місце водянисті та гнійні виділення з очей. К. виникає в результаті вірусного або бактеріального ураження, алергії та фізичного або хімічного подразнення очей.

Кортикостероїди – стероїдні гормони, похідні прегнана. Утворюються в корковому шарі надниркових залоз. До них відносяться справжні гормони, які декретуються залозою в кров. Недостатність або надлишок кортикостероїдів в організмі призводить до важких порушень обміну речовин. Існують дві основні групи кортикостероїдів. Глюкокортикоїди (гідрокортизон, кортизон, кортикостерон) відіграють важливу роль в процесі засвоєння організмом вуглеводів, жирів, білків, що стимулюють глікогеногенез в печінці, а також забезпечують нормальну реакцію організму на стрес. Природно виробленим та синтетичним глюкокортикоїдам властива дуже сильна протизапальна дія, тому їх часто використовують для лікування різних запальних хвороб. Мінералокортикоїди (альдостерон) беруть участь в регуляції в організмі водно-солевого балансу.

Криза екологічна: (А.) 1) напружений стан взаємовідносин між людством та природою, що характеризується невідповідністю розвитку виробничих сил та виробничих відносин в людському суспільстві ресурсно-екологічним можливостям біосфери. К.е. характеризується не тільки посиленням впливу на природу, але й різким збільшенням впливу зміненої людьми природи на суспільний розвиток. Від К.е. потрібно відрізнити катастрофу екологічну: криза – зворотній стан, в якому людина виступає активно діючою стороною, катастрофа – незворотне явище, людина в цьому випадку вимушено пасивна, постраждала сторона; 2) в більш широкому розумінні К.е. – фази розвитку біосфери, на яких відбувається якісне оновлення живої речовини (вимирання одних видів та виникнення інших).

В історії людства виділяють наступні К.е.: 1) зміна середовища існування живих істот, що викликала виникнення прямоходячих антропоїдів – безпосередніх предків людини; 2) криза відносного збіднення доступних примітивній людині ресурсів промислу та збирання, що обумовила стихійні біотехнічні заходи типу випалювання рослинності для її кращого та більш раннього росту; 3) перша антропогенна екологічна криза – масове знищення (перепромисел) великих тварин (“криза консументів”), пов'язана з наступною за нею сільськогосподарською екологічною революцією, 4) екологічна

криза засолення ґрунту та деградації примітивного поливного землеробства, недостатність його для зростаючого народонаселення Землі, що призвело до переважного розвитку неполивного землеробства; 5) К.е. масового знищення та брак рослинних ресурсів (“криза продуцентів”), пов’язаний з загальним бурхливим розвитком виробничих сил суспільства, що викликав широке застосування мінеральних ресурсів, промислову, а потім науково-технічну революцію; 6) сучасна криза загрози недопустимого глобального забруднення (редуценти не встигають очищати біосферу від антропогенних продуктів або потенційно не здатні цього зробити в зв’язку з неприродним характером синтетичних речовин, що скидаються, тому цю кризу можна назвати “кризою редуцентів”), якій відповідає вищий етап науково-технічної революції – реутилізація продуктів та умовне замикання технологічних циклів.

Майже одночасно з кризою редуцентів наступають дві інші екологічні напруги: термодинамічна та зниження надійності екологічних систем. Пов’язані вони з екологічними обмеженнями виробництва енергії в нижній тропосфері та порушенням природної екологічної рівноваги. Ці екологічні кризи найближчого майбутнього будуть розв’язані на основі енергетичної та еколого-планової екологічної революції. Перша в максимальній економії енергії та переході до її джерел, які майже не додають тепло в приземний шар тропосфери (перш за все сонячним), друга – в регульованій коеволюції в системі “суспільство – природа”, будівництві ноосфери.

Криза екологічна (Б.) – стан порушення стійкості глобальної екосистеми (біосфери), в результаті якого відбуваються швидкі зміни характеристик оточуючого середовища та в першу чергу концентрації біогенів.

Лакримация – інтенсивне сльозовиділення внаслідок подразнення очей речовиною-лакриматором.

Ландшафт – природний чи природно-антропогенний територіальний або акваторіальний комплекс, що являє собою генетично однорідну ділянку земної поверхні з єдиним геологічним фундаментом, однотипним рельєфом, поєднанням ґрунтів і біоценозів та характерною для неї морфологічною структурою, яку визнача-

ють за особливостями компонентофакторних взаємозв’язків та просторовим поєднанням морфологічних одиниць ландшафту – ландшафтних місцевостей, урочищ та фацій. Л. групують у види, роди, типи та класи.

Види Л. є найнижчою класифікаційною одиницею ландшафтних комплексів – найбільш близьким за генезисом, типом рельєфу, антропогенними відкладами, ґрунтово-рослинним покривом, комплексом та інтенсивністю сучасних фізико-географічних процесів, морфологічною структурою.

Рід ландшафту представляють комплекси, що виділяються за особливостями клімату та генезисом ландшафтоутворюючих порід і особливостями форм рельєфу.

Типи ландшафтних комплексів визначаються за зональними ознаками – певним співвідношенням тепла і вологи, що зумовлює зональний розподіл типів ґрунтово-рослинного покриву, ходом екзогенних процесів, особливостями гідрологічного режиму. Кожен тип Л. характеризується тільки своїм типом морфологічної структури – сукупних ландшафтних комплексів нижчих рангів, що визначає різноманіття природних ландшафтних регіонів у межах кожної природної зони.

Клас Л. – вища класифікаційна одиниця ландшафтно-типологічної схеми, поєднання ландшафтів за гіпсометричним положенням у межах рівнинних чи гірських країн. В межах України виділено два класи Л. – рівнинний та гірський, шість типів ландшафтних комплексів – мішанолісовий, широколистянолісовий, лісостеповий, степовий, лучно-лісовий Карпат та Гірського Криму. В межах кожного типу визначено роди загальною кількістю 96.

Лейкемія – пухлина, що виникає з кровотворних клітин з обов’язковим ураженням кісткового мозку та витісненням нормальних проростків кровотворення.

Літосфера – верхня тверда оболонка Землі, яка з глибиною постійно переходить у сфери з меншою міцністю речовини. Включає земну кору та верхню мантію Землі. Потужність Л. – 50–200 км, в тому числі земної кори – до 75 км на континентах і 10 км під дном океану.

Ляляна (підсланева) вода – вода з домішками (переважно нафтопродуктів), зібрана в колодязях - лялях машинних відділень судна.

Мідріаз – розширення зіниці (понад 3-3,5 мм), що виникає внаслідок паралічу м'язів, що звужують зіницю або спазму м'язів, що розширюють зіницю.

Напалм – запалювальні в'язкі суміші. Н. готують з рідкого пального (бензин, гас та ін.) і спеціального порошку - загущувача (алюмінієві солі органічних кислот – нафтонові, пальмітинові та ін.).

Напівпрохідні риби – екологічна група риб, які займають проміжне становище між жилими та прохідними рибами; харчуються в пригирловій частині моря або в солонуватих морях-озерах (Каспійському, Аральському), а для нересту заходять в низини річок. До Н.р. відносять деякі сиви, вобла, лящ та інші.

Нейролептичні засоби – психотропні засоби з пригнічуючим типом дії. Виявляють антипсихотичну (усувають галюцинації та марення при психозі) та транквілізуючу дію. Основні нейролептичні засоби – похідні фенотиазина та бутирофенона.

Озоновий екран – шар атмосфери в межах стратосфери, що лежить на висоті 7-8 км на полюсах, 17-18 км на екваторі і до 50 км (з найбільшою щільністю озону на висотах 20-22км) над поверхнею планети та відрізняється підвищеною концентрацією молекул озону (в 10 разів вище, ніж біля поверхні Землі), що поглинають ультрафіолетові промені згубні для організмів. Вважається, що глобальне забруднення атмосфери деякими речовинами та фізичними агентами може порушити щільність озонового екрану.

Панофтальміт – запалення всіх тканин очного яблука.

Пестицид – хімічна сполука, яка використовується для захисту рослин, сільськогосподарських продуктів, деревини, виробів зі шкіри, бавовни, шкіри для знищення ектопаразитів тварин та боротьби зі збудниками шкідливих захворювань. До пестицидів відносяться речовини, що використовуються для регуляції росту та розвитку рослин (ауксини, гібереліни, ретарданти), знищення листя (дефоліанти), знищення рослин на корню (десіканти), видалення квітів та зав'язі (дефлоранти), відлякування тварин (репеленти) та їх привертання (атрактанти).

Піраміда біомас – співвідношення між продуцентами, консументами (першого, другого порядку) та редуцентами в екосистемі, виражене в їх масі (числі – піраміда чисел Елтона, замкнутій енергії – піраміда енергії) та зображене у вигляді графічної моделі (так звані екологічні піраміди). В наземних екосистемах вага продуцентів (на одиницю площі та абсолютно) більше чим вага консументів, консументів першого порядку – більше, чим консументів другого порядку, і тому графічна модель має вигляд піраміди. В деяких водних екосистемах, які відрізняються високою біологічною різноманітністю продуцентів, піраміда біомас може бути оберненою, тобто біомаса продуцентів в них менше, чим консументів, а іноді і редуцентів.

Піраміда енергії – різновид піраміди біомас, в якій представлена кількість енергії, замкненої в кожному з трофічних рівнів екосистеми.

Принцип Ле Шательє-Брауна – при зовнішньому впливі, що виводить систему зі стану стійкої рівноваги, рівновага зміщується в тому напрямку, при якому ефект зовнішнього впливу послаблюється. Фізичний П.Л.Ш.-Б. заснований на моделях неживої природи, справедливий і для умовно-рівноважених (квазістаціонарних) природних систем, в тому числі і екологічних. Він слугує підґрунтям 1-го наслідку закону внутрішньої динамічної рівноваги та негативних наслідків правила невідворотності ланцюгових реакцій “жорсткого” керування природою. Він же в значній мірі пояснює причину дії закону зниження енергетичної ефективності природокористування – чим більше відхилення від стану екологічної рівноваги, тим значніші повинні бути енергетичні витрати для послаблення протидії природних систем цьому відхиленню.

Природокористування: 1) сукупність всіх форм експлуатації природно-ресурсного потенціалу та заходів по його збереженню. П. містить: а) вилучення та переробку природних ресурсів, їх відновлення та відтворення; б) використання та охорону природних умов середовища життя; в) збереження (підтримування), відтворення та раціональна зміна екологічного балансу (рівноваги, квазістаціонарного стану) природних систем, що слугує основою збереження природно-ресурсного потенціалу розвитку суспільства; 2) су-

купність виробничих сил, виробничих відносин та відповідних організаційно-економічних форм та установ, пов'язаних з первинним привласненням, використанням та відтворенням людиною об'єктів оточуючого його природного середовища для задоволення його потреб; 3) використання природних ресурсів в процесі суспільного виробництва з метою задоволення матеріальних та культурних вимог суспільства; 4) сукупність впливів людства на географічну оболонку Землі; 5) комплексна наукова дисципліна, що досліджує загальні принципи раціонального використання природних ресурсів людським суспільством.

Об'єктом П. як науки є комплекс взаємовідносин між ресурсами, природними умовами життя суспільства та його соціально-економічним розвитком. Предметом П. можна вважати оптимізацію цих відносин, намагання зберігати та відтворювати середовище життя. П. як сфера знання містить елементи природних, суспільних та технічних наук в тому числі охорону природи з її розділами – охорона атмосфери (атмосферного повітря), води, охорону оточуючого людину природного середовища, енвайронментологію, енвайронменталістику, ресурсоведення, екологію, економіку природокористування та ін., та в організаційному відношенні може вважатися таким же самостійним розділом знань, як фізика, географія, біологія. Поки, до остаточного визначення формального місця в системі наук, П. потрібно поряд з охороною оточуючого людину середовища відносити до природничих наук в цілому, так як джерелом П. були географія та екологія, які продовжують залишатися ведучим теоретичним базисом П.

Проблема екологічна – порушення екологічної рівноваги внаслідок господарської діяльності, які проявляються в негативних змінах стану природних екосистем і викликають зворотний вплив природи на здоров'я людини і системи її життєзабезпечення.

Продуценти – автотрофні організми, які будують органічну речовину свого тіла з неорганічних елементів за допомогою процесу фотосинтезу та хемосинтезу.

Прохідні риби – екологічна група риб які здійснюють нерестові міграції з морів в річки (анадромні міграції) та з річок в моря (катадромні міграції).

Анадромні міграції (від грецького ана – вгору та drameim – рухатися, плисти) притаманні оселедцевим, лососевим, осетровим та деяким іншим. Частина цих риб має озимі раси (входять в річку восени з незрілими статевими продуктами та розмножуються весною) та ярові (входять в річки з майже зрілими статевими продуктами і нерестяться). Катадромні міграції (від грецького ката – вниз і drameim – плисти) здійснюють деякі бички, річний вугор, тропічні види сомів. П.р. за звичай здатні адаптуватися до різких коливань солоності води. В зв'язку з великими затратами енергії при подоланні різноманітних перешкод (швидкої течії, порогів, водоспадів) П.р. перед міграцією накопичують резервні речовини (головним чином жир).

Психосенсорні розлади – порушення сприйняття величини та форми предмету або окремих його частин.

Психотропні засоби – здійснюють вплив на психічні функції, емоційний стан та поведінку людини. Застосовуються для лікування психічних та нервових захворювань. По характеру поділяють на: 1) нейролептичні засоби; 2) транквілізатори; 3) антидепресанти; 4) психостимулятори. Також до психотропних засобів відносяться галюциногени, але ці речовини в якості лікарських не застосовуються.

Раціональне природокористування – система діяльності, призначена забезпечити економічну експлуатацію природних ресурсів та умов і найбільш ефективний режим їх відтворення з урахуванням перспективних інтересів господарств, що розвиваються та збереження здоров'я людей. Таким чином Р.п. - вискоефективне господарювання, яке не призводить до різких змін природно-ресурсного потенціалу, до яких соціально-економічно не підготовлене людство, і не веде до глибоких змін в оточуючому людину природному середовищі, що наносить шкоди його здоров'ю та загрожує життю.

Редуценти – гетеротрофні організми, які в процесі своєї життєдіяльності завершують розклад органічних сполук до простих неорганічних речовин – води, двоокису вуглецю, сірководню та різних солей.

Реліктовий вид – вид, який в окремі геологічні епохи був дуже поширений, а в сучасний період займає дуже незначні території.

Реофільні тварини – організми, які пристосовані до існування в проточних водах – ріках, струмках на морських мілководдях з приливо-відливними або постійними течіями. Деякі Р.т. існують в проточних водах все життя, інші – пов'язані з ними лише в певні періоди, наприклад, личинки деяких комах, прохідних риб. Багато з них – прикріплені або малорухливі форми – здатні протистояти течії, приростаючи чи прикріплюючись до субстрату (губки, мшанки, багато моллюсків, деякі голкошкірі). За способом живлення багато Р.т – фільтратори.

Рідкісні види – види з обмеженою кількістю популяцій, локалізовані в межах вузького ареалу, а також розсіяно розташовані окремими популяціями на більш значній території та не виявляють тенденції до зменшення чисельності. Р.в. можуть бути легко знищені в результаті дії будь якої випадкової причини.

Салівація – секреція слини слинними залозами, що розташовані в ротовій порожнині; цей процес посилюється у відповідь на жувальні рухи, а також під впливом смаку, запаху та вигляду їжі або думок про неї. Невелике, але постійне слиновиділення постійно зберігається в ротовій порожнині, забезпечуючи її очищення навіть при відсутності їжі у роті.

Ступор – глибоке пригнічення свідомості з втратою свідомості та збереженням рефлекторної діяльності. Подальше пригнічення свідомості призводить до коми.

Сукцесія – (від лат. *succesio* – наслідування, переємність), послідовна зміна в часі одних біоценозів іншими на певній ділянці земної поверхні. Розрізняють первинні С., що починаються на субстратах, не займаних ґрунтоутворенням (скельні породи, знову відкладені алювії, водойми), в процесі яких формуються не тільки фітоценози, але й ґрунт, вторинні С., відбуваються на місці сформованих біоценозів після їх руйнації (в результаті ерозії, вулканічних вивержень, посухи, пожежі, вирубки лісу). С. відбуваються як в результаті зміни під впливом життєдіяльності організмів, що входять до складу біоценозів (ендоекогенетичних), так під впливом зовнішніх причин, з діяльністю людини (екзогенних С.). Зміна одного фітоценоза іншим в ході С. є сукцесійним рядом. При відсутності порушень С. завершується виникненням угруповання, яке

знаходиться у відносній рівновазі з середовищем – клімаксу. Розрізняють сукцесію антропогенну, зоогенну, катастрофічну, лаборогенну, пірогенну, фітогенну, циклічну та ендоекогенетичну.

Тахікардія – збільшення частоти серцевих скорочень (для дітей старших 7 років та дорослих у спокої понад 90 ударів за 1 хв.).

Тетанія – спазм та судомні здригування м'язів, особливо м'язів обличчя, кисті та стопи. Причиною розвитку тетанії є зменшення вмісту іонів кальцію в крові, яке може бути пов'язане з недостатньою активністю парашитовидних залоз, наявністю рахіту та алкалозу.

Техносфера: 1) частина біосфери докорінним чином змінена людиною в технічні та техногенні об'єкти (будівлі, дороги, механізми та ін.); 2) частина біосфери змінена людиною за допомогою прямого або опосередкованого впливу технічних засобів в цілях найкращої відповідності соціально-економічним потребам людства; 3) практично замкнена регіонально-глобальна майбутня технологічна система утилізації та реутилізації залучених до господарського обігу природних ресурсів, розрахована на ізоляцію господарсько-виробничих циклів від природного обміну речовин та потоку енергії.

Тіоефіри (сульфіди органічні) – лінійні сполуки загальної формули RSR' або циклічні сполуки RCH(CH₂)_nCHRS, де R та R' – органічні радикали.

Тіосульфати неорганічні – солі тіосірчаної кислоти H₂S₂O₃. Кристал, розчиняється у воді. Тіосульфат натрію застосовується як протиотрута при отруєнні сполуками миш'яку та ртуті; протизапальний засіб та в інших випадках.

Транквілізатори – психотропні препарати, що виявляють заспокійливу дію на центральну нервову систему, усувають емоційну напругу, відчуття страху та тривоги. Їм властиві також седативна, м'язово-розслаблююча та протисудомна дія.

Урбанізація: 1) зростання та розвиток; збільшення питомої ваги міського населення в країні, регіоні, світі; 2) надбання сільською місцевістю зовнішніх та соціальних рис, характерних для міста; 3) процес підвищення ролі міст в розвитку суспільства.

Фактор екологічний – будь-яка умова середовища, на яку живе реагує пристосувальними реакціями (за межами пристосувальних здібностей знаходяться летальні фактори).

Фенотіазинові похідні – лікарські засоби (аміназин, дипразин) інгібітори полімеризації та антиоксиданти.

Фосфорилування – включення в молекулу залишку фосфорної кислоти ($-PO_3H_2$). В живих клітинах здійснюється ферментами класу трансфераз; відіграє важливу роль в обмінних процесах, так як більшість сполук вступають в реакції обміну речовин тільки в фосфорильованій формі.

Фотосинтез – утворення клітинами вищих рослин, водоростей та деяких бактерій органічної речовини за участю енергії світла. Відбувається за участю пігментів (хлорофілу та деяких інших), які присутні в хлоропластах та хроматофорах клітин. В основі фотосинтезу лежить окислювально-відновний процес, в якому електрони переносяться від донора-відновлювача (вода, водень та ін.) до акцептора (CO_2 , ацетат) з утворенням відновлених сполук (вуглеводів) та вивільненням O_2 , якщо окислюється H_2O . Фотосинтезуючі бактерії, що використовують інші ніж вода донори, кисень не виділяють.

Фунгіцид – хімічна речовина, яку застосовують для боротьби з грибами – збудниками хвороб рослин, грибами, які руйнують дерев'яні конструкції тощо.

Харчовий ланцюг – рух органічної речовини та енергії від рівня продуцентів через різні рівні консументів до редуцентів. Типовий харчовий ланцюг – продуцент – консумент першого порядку – консумент другого порядку – консумент третього порядку – редуцент. Замикаючою ланкою у всьому харчовому ланцюгу є деструктори, ті гетеротрофи, які розкладають мертві організми та органічні залишки. Х.л., в якому консумент першого порядку живиться рослинами називається пасовищний шлях, той, в якому консумент першого порядку живиться мертвою рослинною речовиною, відомий як детритний шлях. Обидва шляхи важливі для енергетичного бюджету екосистеми.

Хлорацетофенон – (ХАФ) $C_6H_5C(O)CH_2Cl$; $t_{пл.} 59^{\circ}C$, $t_{кип.} 245^{\circ}C$, летучість 0,11 мг/л ($20^{\circ}C$); погано розчиняється у воді, добре в органічних розчинниках. Не гідролізується розчинами лугів, енергійно реагує зі спиртовим розчином Na_2S з утворенням нетоксичного сульфіді. Отримується хлоруванням ацетофенона.

ХАФ властива сильна сльозогінна дія; концентрація, що не переноситься людиною – 0,005 мг/л при експозиції 2 хвилини. Захист – протигаз.

Холінолітичні речовини (холіноблокуючі речовини) – блокують передачу збудження в холінергічні нервові закінчення. Розрізняють мускариноподібні Х.р., що діють на рецептори чутливі до мускарину (м-Х.р) та нікотиноподібні (н-Х.р.), що діють на рецептори, чутливі до нікотину. М-Х.р. викликають розширення зіниць, гальмують виділення слини, поту, шлункового та кишкового соку, розслабляють гладеньку мускулатуру бронхів, шлунку; застосовуються при ниркових, печінкових та кишкових кольках, виразковій хворобі шлунку та ін. Н-Х.р. діють на холінорецептори симпатичних та парасимпатичних гангліїв та скелетних м'язів.

Словник термінів

А

Автотрофи — (від грецьк. autos сам та грецьк. trophz харчі, їжа) живі організми, які використовують одне джерело Карбону (неорганічну сполуку CO₂).

Агрегатні суцвіття — складні суцвіття, які утворені сполученням різних типів суцвіть.

Адаптація ферментних систем — це пристосування, при якому всі ферментні системи живого організму пристосовані до його метаболічних потреб.

Адипоцити — це високоспеціалізовані клітини, які накопичують велику кількість жирових крапель.

Аероби (грецьк. азг повітря + bios життя) — живі організми, які використовують молекулярний кисень у своєму метаболізмі.

Аерофіти — це наземні водорості, які поселяються на корінні і стовбурах дерев, на скелях.

Аксони (грецьк. ахон вісь, стержень) — відростки, по яких імпульс іде від тіла клітини до інших нервових клітин або клітин робочих органів.

Активатори (від фр. activation та лат. actovus діяльний) — речовини, зв'язування яких з ферментом прискорює протікання реакції.

Активация амінокислот — це приєднання карбоксильної групи амінокислоти до 3г-кінця відповідної тРНК.

Активний транспорт — рух хімічних речовин проти градієнта концентрації чи заряду. Він можливий лише при умові використання енергії.

Активний центр ферменту — це особлива ділянка молекули білка, де може зв'язуватися субстрат з утворенням фермент-субстратного комплексу.

Активність у одну міжнародну одиницю — активність, яку має така кількість ферменту, яка каталізує перетворення 1 мкмоль субстрату у продукт за 1 хвилину у стандартних (оптимальних) умовах.

Актиноміцети (променисті гриби) — паличкоподібні, нитчасті організми, які не мають клітинних перегородок.

Алелізм — випадок, коли гени мають декілька (більше двох) алелей.

Алельні гени або алелі (від нім. allel та грецьк. allzlfn один одного, взаємно) — гени, які розташовані в однаковому локусі гомологічних хромосом і які відповідають за різний прояв однієї ознаки.

Алостеричні ферменти — ферменти, які крім активного центру, мають ще алостеричний центр, з яким з'єднується модифікатор.

Амфотерні сполуки (від гр. amphoterous — і той і інший) — хімічні сполуки, які одночасно мають кислотні і лужні властивості.

Анаболізм, або пластичний обмін — це процес синтезу складних органічних молекул з простих попередників. Біосинтетичні (анаболічні) шляхи розходяться.

Анаероби (від грецьк. an... без + азг повітря та bios життя) — живі організми, які не використовують молекулярний кисень для окиснювальних реакцій.

Аналізуюче схрещування — це схрещування особини з невідомим генотипом з гомозиготною за рецесивною ознакою особиною.

Аналогічні органи у живих організмів — органи, які виконують однакові функції і мають подібну морфологічну будову, але відрізняються своїм походженням.

Анатомія (від нім. anatomie та грецьк. anatomz розсічення) — біологічна наука, яка вивчає форму і будову окремих органів, систем і всього організму в цілому. Розрізняють анатомію людини, анатомію тварин і анатомію рослин.

Андроцей (від грецьк. anzr (andros) чоловік + oikos дім) — сукупність всіх тичинок

Анорексія — стан, при якому фізіологічні сигнали голоду залишаються, але харчова поведінка повністю відсутня.

Антеридії — округлі тільця, зовнішня оболонка яких укрита стерильними клітинами. Спермагенні клітини утворюють чоловічі гамети — рухомі сперматозоїди.

Антигени — це речовини, які сприймаються організмом як чужорідні і, при введенні в організм, здатні викликати імунну відповідь.

Антигіла — специфічні глобулярні білки, які виділяються в організмі у відповідь на конкретні антигени і здатні з ними специфічно з'єднуватися.

Антропогенез (від грецьк. *anthrōpos* людина та грецьк. *genesis* походження) — розділ антропології, що вивчає місце людини у системі тваринного світу, процес становлення людини як виду.

Антропологія (від грецьк. *anthrōpos* людина + *logos* вчення) — наука, яка вивчає походження людини, розвиток її фізичного типу, варіації фізичного типу людини.

Апарат руху і опору — це сукупність кісток, з'єднань між ними і скелетних м'язів.

Апетит — це бажання прийому їжі.

Апоптоз — запрограмована клітинна загибель.

Апофермент (від грецьк. *apo* з, від та нім., фр. *ferment* та лат. *fermentum* — закваска) — білкова частина складних ферментів, що обумовлює його специфічність.

Ароморфоз (від грецьк. *aírf* піднімаю + *morphōsis* форма, вид) — це такі еволюційні зміни, які ведуть до загального підвищення організації, збільшують інтенсивність життєдіяльності, але не є вузькими пристосуваннями до різко обмежених умов існування.

Артерії (від грецьк. *artēria* кровеносна судина, жила) — судини, по яких кров рухається від серця.

Археонії — колбоподібні тільця, оточені стерильними клітинами. Тут формується нерухома жіноча гамета — яйцеклітина.

Архібактерії — чи не найдревніша група живих організмів на Землі. Вважається спільним предком прокариотів і еукариотів. Відкрита недавно, тому вивчена недостатньо.

Архібактерії — чи не найдревніша група живих організмів на Землі. Вважається спільним предком прокариотів і еукариотів. Відкрита недавно, тому вивчена недостатньо.

Аскоміцети або сумчасті гриби (від грецьк. *askos* мішок + *mykēs* (*mykētos*) гриб) — це різноманітні за будовою організми з багатоклітинним гаплоїдним одно- або багатоядерним міцелієм.

Астроцити (від грецьк. *astēr* зірка) — різновид підтримуючих зіркоподібних клітин з великою кількістю цитоплазматичних відростків, які забезпечують транспортування речовин з крові у нервову тканину.

Ацинус — дихальна бронхіола, альвеолярні ходи, якої закінчуються альвеолярними мішечками.

Б

Базальна мембрана — це тонкий шар спеціалізованого позаклітинного матриксу, який відділяє епітеліальні клітини від інших тканин.

Базидіоміцети (від грецьк. *basidion* невелика основа, фундамент + *mykēs* (*mykētos*) гриб) — це гриби, які мають багатоклітинний міцелій, у життєвому циклі їх домінує дикаріонна фаза, а гаплоїдна та диплоїдна фази дуже короточасні.

Бактерії (або еубактерії, справжні бактерії) (від грецьк. *baktēria* паличка) — це основна група мікроорганізмів, представлена типовими прокариотичними клітинами, які не мають сформованого ядра, а містять нуклеоїд.

Безстатеве розмноження — примітивна форма самовідтворення, пов'язана з простим розподілом компонентів материнської клітини між двома новими організмами.

Бентос (від грецьк. *benthos* глибина) — водорості, які живуть на дні водойм.

Біла речовина мозку — переплетіння відростків нейронів.

Білки — це високомолекулярні природні полімери, мономерами яких є амінокислоти, з'єднані між собою пептидними зв'язками.

Бінарна номенклатура (від лат. *binarius* подвійний) — це спосіб найменування виду за допомогою двох слів. Перше означає рід, до якого відноситься даний вид, а друге — власне видовий епітет.

Бінокулярний зір (від лат. *binī* пара + *oculus* око) — це здатність сприймати одночасно і поєднувати у одне зображення, які сприймаються окремо кожним оком.

Біогенна речовина (з гр. *bios* — життя та *genos* — рід, походження) — це мінеральні і органічні продукти, створені живою речовиною.

Біокісна (біокістякова) речовина — це речовина, яка утворюється внаслідок взаємовідносин живих організмів з неживою природою.

Біологічна хімія (біохімія) — це наука про хімічний склад живих істот та хімічні процеси, які відбуваються у живих організмах і є основою життєдіяльності.

Біологічне очищення — використання біологічних методів боротьби з забрудненням довкілля;

Біологічний захист — використання живих організмів для захисту сільськогосподарських рослин і тварин від шкідників і хвороб;

Біологія (з гр. *bios* — життя та *logos* — вчення, наука) — це інтегральна, комплексна наука про живу природу і життя в усіх його проявах.

Біосфера (з гр. *bios* — життя та *sphaira* — шар) — це оболонка земної кулі, в якій існує або існувало життя. У біосфері відбувається перетворення сонячної енергії і нагромадження її в органічній речовині.

Біотехнологія — це застосування живих організмів і біологічних процесів у виробництві, це свідоме виробництво необхідних людині продуктів і матеріалів за допомогою біологічних об'єктів і процесів.

Біоценотичний інстинкт — це вроджена поведінка, яка сприяє виживанню не окремого виду, а угруповання в цілому.

Біфуркація (від лат. *bifurcus* — роздвоєний) — роздвоєння трахеї на два бронхи. Воно відбувається на рівні IV–V грудних хребців. У місці біфуркації знаходиться багато лімфатичних вузлів.

Бластомери (ембріональні клітини) (від грецьк. *blastos* ристок + *meros* частка) — малодиференційовані клітини, утворені внаслідок подрібнення зиготи.

Бластула (від грецьк. *blastos* ристок) — це утворення з одного шару клітин, яке містить всередині порожнину, яку називають бластоцелем.

Ботаніка (від грецьк. *botan* трава, рослина) — це наука про рослини, яка вивчає зовнішню і внутрішню будову, процеси життєдіяльності, класифікацію, закономірності розподілу рослин на Землі, структуру рослинних угруповань, взаємозв'язок рослин з довкіллям, викопні рослини попередніх геологічних епох.

Бронхіальне дерево — вся система розгалуження бронхів.

Бронхолегеневий сегмент — ділянка легені, що відповідає первинній гілочці часткового бронха і супроводжуючій його частці легеневої артерії.

Брунькування — тип безтатевого розмноження, при якому невелика частина батьківського організму відділяється і розвивається новий організм (дріжджі, поліпи).

Бульба — це потовщені, здуті, м'ясисті пагони з редукованими листками.

Буферність (від англ. *to buff* пом'якшувати удари) — здатність розчинів підтримувати постійне значення рН.

В

Вакцина — це ослаблені чи вбиті мікроорганізми, що викликають захворювання, або продукти їх життєдіяльності.

Валюморегуляція — здатність живих організмів підтримувати незмінним об'єм внутрішніх рідин. Вона властива лише морським організмам.

Вдих — це результат комплексу взаємозв'язаних активних м'язових рухів.

Вегетативне розмноження — розмноження за допомогою частини батьківського організму (вищі рослини, гриби).

Вени — судини, по яких кров рухається до серця.

Веретено поділу — це біполярна волокниста структура, утворена мікротрубочками.

Верхні дихальні шляхи — порожнина носа і носової частини глотки.

Вид — це сукупність особин, яким властива спадкова подібність морфологічних і фізіологічних особливостей, які здатні до вільного схрещування з появою плодовитого потомства, які мають єдине походження, пристосовані до певних умов існування і займають у природі певний ареал.

Вид-ідифікатор — основна породоутворююча рослина лісу, навколо якої формується лісове рослинне угруповання.

Вищі гриби — це гриби, міцелій яких складається з членистих гіфів, поділених перегородками.

Віддалені або міжвидові гібриди — гібриди одержані від схрещування організмів різних видів і родів.

Відстаючий ланцюг — ланцюг ДНК, який синтезується у напрямку 3г–5г.

Вільна енергія — це та енергія, що може бути використана для виконання роботи при незмінній температурі і сталому тиску.

Вільні кінцівки — це рухлива частина додаткового скелета.

Віроїди — це невеликі кільцеві молекули РНК, які не кодують ніяких білків. Вони паразитують на вищих рослинах і розмножуються лише за допомогою ферментів рослинної клітини.

Віруси (від лат. *virus* отрута) — це інфекційні частки, які складаються з молекул нуклеїнових кислот, упакованих у білкову оболонку (капсид). Виступають як паразити більшості прокариотичних і еукаріотичних клітин.

Внутрішньовидові гібриди — гібриди, одержані від особин одного виду.

Внутрішньоклітинне травлення — ферментний гідроліз харчових речовин, що відбувається всередині клітини.

Водорості — це комплексна група автотрофних і міксотрофних живих організмів, життєдіяльність яких або повністю проходить у водному середовищі, або дуже тісно з ним пов'язана.

Всмоктування — це транспорт різноманітних речовин з травного каналу через мембрану епітеліальних клітин до внутрішнього середовища організму.

Вторинна структура білка — це зміна конформації молекули, яка виникає завдяки водневим зв'язкам між Гідрогеном аміногрупи і Оксигеном карбоксильної групи.

Вторинний метаболізм — обмін спеціалізованих речовин.

Вторинні лізосоми — результат злиття первинних лізосом з везикулами, що містять матеріали, які потрібно розщепити. Ці везикули можуть утворюватися внаслідок захвату мембранами фрагментів як ззовні, так і всередині клітини.

Вузол — це місце прикріплення листків до стебла, а міжвузля — відстань між сусідніми вузлами.

Г

Галофіти (від грецьк. *hals* (*halos*) сіль та грецьк. *phyton* рослина) — рослини, які ростуть на засолених ґрунтах.

Гаметогенез — процес утворення статевих клітин.

Гаметофіт (від грецьк. *gametz* супруга + *phyton* рослина) — це статеве гаплоїдне покоління вищих рослин, на якому розвиваються статеві органи, які утворюють гамети.

Гастрюла (від грецьк. *gastzr* шлунок) — це двошарове утворення, яке має порожнину, яку називають гастрощелем.

Гемоліз (від грецьк. *haima* кров + *lysis* розпад, розчинення) — процес, при якому гемоглобін виходить з еритроцитів у плазму крові.

Ген (від грецьк. *genos* рід, походження) — це ділянка ДНК, яка несе інформацію про один поліпептидний ланцюг або про одну РНК.

Генетика (від грецьк. *genztikos* той, що відноситься до народження, походження) — це біологічна наука, яка досліджує закономірності спадковості і мінливості живих організмів та методи управління ними.

Генетична інженерія — це розділ молекулярної біології, комплекс технологічних прийомів, який уможливорює створювати генетичні структури, здатні самовідтворюватися у клітинах, змінювати генетичну інформацію живих істот і отримувати штучні біологічні системи, які поєднують властивості різних груп живих організмів.

Генетичний код — це набір триплетів, які відповідають стандартним амінокислотам.

Генетичний ризик — це визначення ймовірності прояву того чи іншого спадкового фактору на основі теоретичних розрахунків, які базуються на генетичних закономірностях, або на основі результатів аналізу спадкового матеріалу.

Геном — сукупність усіх молекул ДНК однієї клітини даного організму, які несуть набір спадкових ознак (генів).

Геофіти (від грецьк. *gz* земля + *phyton* рослина) — рослини, які переносять несприятливі умови середовища у вигляді кореневищ, цибулин, клубнів, клубнецибулин, заглиблених у ґрунт.

Гермафродити — це тварин, у яких один організм має як жіночі, так і чоловічі статеві органи.

Гетерогенна ядерна РНК (гяРНК) — це суміш транскриптів.

Гетерозиготна особина (від грецьк. *heteros* інший та грецьк. *zugftz* з'єднана в пару) — особина, у якій обидва алельні гени несуть різний прояв ознаки.

Гетерозис або явище гібридної сили (від грецьк. heteroіfсis зміни, перетворення) — це збільшення у гібридних форм рослин і тварин сили росту і підвищення їхньої продуктивності порівняно з вихідними формами.

Гетерокаріон — це гібридна клітина, яка містить спадковий матеріал двох різних видів.

Гетеротрофи (від грецьк. heteros інший + trophз їжа) — живі організми, які використовують органічні джерела Карбону.

Гетерохроматин — це особливий клас транскрипційно неактивного хроматину.

Гібридизація — це одержання особин внаслідок схрещування організмів, що відрізняються один від одного.

Гігрофіти (від грецьк. hygros вологий та грецьк. phyton рослина) — рослини, які ростуть при підвищеній вологості ґрунту і повітря.

Гідрофільні речовини (“люблять воду”) (від грецьк. hydфг вода + phіleφ люблю) — це речовини, які розчиняються у воді (солі, вуглеводи, спирти тощо).

Гідрофобні речовини (“бояться води”) (від грецьк. hydфг вода + rhobos страх) — це речовини, які не розчиняються у воді (нафта, бензин і тощо).

Гінецей (від грецьк. gynз (gynaikos) жінка) — маточка.

Гіпертонічний розчин (від грецьк. hyper зверх + tonos напруга) — розчин, в якому концентрація солей у розчині більша, ніж у клітині. Призводить до зменшення об'єму клітин, внаслідок чого вони зморщуються.

Гіпотонічний розчин (від грецьк. hupo внизу, знизу, під + tonos напруга) — концентрація солей у розчині менша, ніж у клітині. Призводить до збільшення об'єму клітини. У крайньому випадку клітинна мембрана може розірватися під дією осмотичного тиску.

Гістологія (від грецьк. histos тканина + logos наука) — наука, що вивчає будову і взаємне розташування тканин.

Глікозиди (гр. glykys — солодкий та eidos — вид) — це хімічні сполуки моноцукрів з неуглеводними компонентами та їх похідні.

Глікозаміноглікани — полісахариди, які мають негативно заряджені групи і своїми кінцями приєднуються до серцевинного білка, утворюючи впорядковану сітку протеогліканів.

Глотка — це спільна частина дихальних та травних шляхів.

Головна функція органів травлення — це розщеплення складних поживних речовин їжі до більш простих (травлення) та транспорт речовин як вздовж шлунково-кишкового тракту, так і у (або з) внутрішнє середовище організму.

Голод — це відчуття необхідності прийому їжі.

Гомеостаз (від грецьк. homoіos подібний + stasis стояння, розстановка) — це узгоджені фізіологічні процеси, що підтримують більшість стійких станів організму, і регуляторні механізми, які забезпечують їх протікання.

Гомеостатична функція крові — кров бере участь у підтриманні певного постійного внутрішнього середовища організму (рН, водного балансу, рівня глюкози та інше).

Гомозиготна особина (від грецьк. homos однаковий + zygfтоs зв'язаний, споріднений) — особина, у якій обидва алельні гени несуть однаковий прояв ознаки.

Гомойосмотичні організми (від грецьк. homoіos однорідний + тиск) — організми, які підтримують осмотичний тиск внутрішніх рідин відмінним від його значення у навколишньому середовищі.

Гомойотермні тварини (від грецьк. homoіos однаковий + thermз теплота, жар) — тварин, температура тіла яких не залежить від температури довкілля.

Гомологічні органи у живих організмів — органи, які мають спільне походження, але можуть виконувати різні функції і мати різну морфологічну будову.

Гомологічні хромосоми — парні хромосоми.

Гормон (від грецьк. hormаφ привожу в рух, збуджую) — це хімічний агент, який виділяється у кров у незначних кількостях тканиною одного типу, доставляється кров'ю до тканин-мішеней і викликає специфічну біохімічну чи фізіологічну активність.

Гرادієнт концентрації — різниця концентрацій речовин по обидві сторони плазматичної мембрани.

Гриби — це своєрідні безхлорофільні гетеротрофні організми, які за будовою клітини відносять до еукаріотів.

Гриби — це своєрідні безхлорофільні гетеротрофні організми, які за будовою клітини відносять до еукаріотів.

Грудна порожнина — простір, обмежений грудною кліткою і діафрагмою.

Гуано — це суміш сечі, калу і неперетравлених решток корму, які виділяються з клоаки птахів.

Гуморальна регуляція (від лат. humor рідина) — це регуляція життєвих процесів за допомогою хімічних речовин.

Д

Дальтон (1 Да) — це одиниця молекулярної маси, яка дорівнює 1/12 маси атому Карбону (ізоотоп ^{12}C) або $1,67 \cdot 10^{-24}$ грама.

Денатурація (від лат. denaturare — втрачати природні властивості) — це порушення просторової конформаційної організації білкової молекули.

Дендрити — відростки, по яких іде імпульс, направлений до тіла клітини.

Дерева — це одностовбурні дерев'янисті рослини, розгалуження яких починається високо над поверхнею землі.

Дивергенція (від лат. divergere розходитися) — це еволюційні зміни, направлені на розходження ознак.

Дигліцерид — це сполука, в якій до гліцеролу приєднано дві жирні кислоти.

Динамічна робота м'язів — рух тіла у просторі або переміщення частин тіла відносно одна одної.

Дипольний момент (з гр. di(s) — двічі та polos — полюс) — це перерозподіл позитивного і негативного зарядів у межах однієї електронейтральної молекули.

Дифузія (від лат. diffusio розповсюдження, розтікання) — рух часток речовини, направлений на вирівнювання концентрації речовини у середовищі.

Дихальна функція крові — це процес перенесення кисню від органів дихання до тканин і вуглекислого газу від тканин і органів до органів дихання.

Дихальний об'єм — об'єм повітря, який вдихається і видихається при нормальному диханні (500 мл).

Дихальні корені — це корені, які піднімаються над поверхнею і забезпечують дихання рослин.

Дихання у фізіології — всі процеси, які пов'язані з надходженням з навколишнього середовища кисню всередину клітини і видалення вуглекислого газу з клітини.

Дицукри — комбінації з двох моноцукрів, зв'язаних між собою ковалентним глікозидним зв'язком.

Діастола (від грецьк. diastolē розтягування) — розслаблення серцевого м'язу.

Добір у селекції — це комплекс прийомів, направлений на відбір для розмноження рослин і тварин з бажаними ознаками.

Домен (від фр. domaine або від лат. dominium володіння) — це структурно-функціональна субодиниця, що нагадує окремий блок, подібний до невеликого білка.

Доместикація (від лат. domesticus домашній) — процес одомашнювання диких тварин, який супроводжується морфологічними, фізіологічними і етологічними змінами, які досягаються шляхом відбору схрещування.

Домінантна ознака (від лат. dominans (dominantis) господарюючий) — ознака, яка проявляється і у гомозиготному і у гетерозиготному стані.

Дрейф генів або генетико-автоматичні процеси — явище порушення генетичної рівноваги і зміни прояву модифікаційної мінливості у нечисленних популяціях.

Дренажна функція лімфатичної системи (пов'язана з резорбційною) — забезпечення повернення води від тканин у систему кровообігу (венозне русло).

Е

Еволюційний процес (еволюція) — це довготривале пристосування живих організмів до умов навколишнього середовища.

Едафітон — це водорості, які живуть у товщі ґрунту або на його поверхні.

Екзони (expressed region — виражена область) — ділянки нуклеотидної послідовності, які несуть генетичну інформацію.

Екзоцитоз — процес утворення везикул для транспорту речовин назовні клітини.

Екосистеми — складові елементарні одиниці біосфери, сукупність живих організмів на певній ділянці, які взаємодіють з довкіллям.

Екскреторна функція крові — видалення з організму кінцевих продуктів обміну, надлишку води, мінеральних та органічних речовин.

Експресія (вираження) генів — складний процес перетворення генетичної інформації з нуклеотидної послідовності у нативні ферментні системи клітини.

Експресія генів — процес реалізації генетичної інформації на рівні конкретних біологічних процесів.

Ектодерма (від грецьк. *ektos* не в, зовні та грецьк. *derma* шкіра) — зовнішній шар клітин гастрюли.

Ектопаразити — це комахи, що тимчасово турбують тварин своїми укусами, поселяються на поверхні тіла тварини-господаря.

Електрохімічний градієнт — сума градієнту концентрації та мембранного потенціалу.

Елементарні процеси еволюції — чинники, які змінюють генетичну організацію організмів.

Елонгація (лат. *ex* з + *longus* довгий) — побудова ланцюга мРНК, побудова поліпептидної послідовності.

Ембріологія (від грецьк. *embryon* зародок + грецьк. *logos* наука, вчення) — розділ біологічної науки, який вивчає процеси індивідуального розвитку організму.

Ендемічні види — живі організми зі звуженим ареалом, характерні лише для певних територій та регіонів.

Ендокринна система — система, що виконує роль додаткового координатора функцій організму.

Ендокринна система (від грецьк. *endon* всередині + *krinō* відділяю) — це комплекс окремих органів внутрішньої секреції, які забезпечують хімічний зв'язок між окремими частинами організму, використовуючи для цього кровоносну систему.

Ендокринні залози (залози внутрішньої секреції) — це органи, тканини і клітини, які викликають специфічні зміни у роботі інших органів і впливають на метаболізм за допомогою хімічних речовин (гормонів), які вони виділяють прямо у кров.

Ендонуклеазна активність — ферментативна активність, при якій вирізається уже приєднаний до ланцюга нуклеотид.

Ендоплазматичний ретикулум (ЕПР) — це складний за формою компартмент, який утворюється замкнутою мембраною.

Ендоцитоз — процес утворення везикул для транспорту речовин всередину клітини

Ензимологія — розділ біохімії, що займається вивченням ферментів.

Ентодерма (від грецьк. *entos* всередині та грецьк. *derma* шкіра) — внутрішній шар клітин гастрюли.

Ентомофаги — тварини, що живляться виключно комахами.

Епіфіти — рослини, що прикріплюються до інших рослин, але живляться самостійно.

Еритроцити (від грецьк. *erythros* червоний + *kytos* клітина) — високоспеціалізовані, у дозрілій формі без'ядерні клітини, пристосовані до перенесення кисню, вуглекислого газу та інших речовин.

Етнічна антропологія (расознавство) — досліджує антропологічний склад народів планети, його зміни у часі, формування рас, зв'язки між антропологічними групами, історію розселення та ізоляції народів.

Етологія — наука, яка вивчає особливості поведінки тварин.

Еухроматин — це частина ДНК, яка несе інформацію про білки, котрі синтезуються у даній клітині.

Ефект “пляшкової шийки” — процес, який виникає тоді, коли популяція відновлюється після різкого скорочення, викликаного якимись зовнішніми умовами.

Ефект фундатора в еволюційній біології — процес утворення нової популяції декількома особинами, які несуть лише маленьку частку батьківської генетичної мінливості.

Ефірний зв'язок — це зв'язок між гліцеролом та жирними кислотами.

Ж

Жива речовина — це сукупність живих організмів, яка визначається поняттям біомаси.

Живильна функція крові — перенесення кров'ю поживних речовин від шлунково-кишкового тракту до клітин організму. Всі по-

живні речовини спочатку потрапляють через ворітну вену у печінку, а потім розподіляються по організму.

Жирні кислоти — це довгі вуглеводневі ланцюжки, приєднані до карбоксильної групи.

Життєва ємність легенів (ЖЄЛ) — максимальний об'єм повітря, який людина може видихнути після одного максимального вдиху (4000 мл).

З

Загальна ємність легенів — кількість повітря, яка вміщується в усьому просторі легенів та дихальних шляхів (5200 мл).

Закон незалежного успадкування: у випадку наслідування різних ознак, кожна з них буде успадковуватися незалежно одна від одної.

Закон одноманітності гібридів першого покоління: при схрещуванні домінантної і рецесивної гомозиготних особин у першому поколінні всі особини будуть однаковими — гетерозиготними.

Закон розщеплення (закон чистоти гамет): при схрещуванні гетерозиготних особин відбувається розщеплення ознак у співвідношенні 3 : 1 за фенотипом і 1 : 2 : 1 — за генотипом.

Закон Харді-Вайнберга стверджує, що відносна доля генів у популяції (їх частоти) залишаються постійними з покоління у покоління, якщо вони не змінюються внаслідок мутацій, відбору або випадковості.

Залишковий об'єм — кількість повітря, що залишається у легенях після найглибшого видиху (1200 мл).

Запилення — це перенесення пилка на прийомочку маточки. Коли обмін статевим матеріалом відбувається у одній рослині, то такий спосіб запилення називається самозапиленням, а коли між різними рослинами, то це перехресне запилення.

Запліднення — це злиття двох статевих клітин (гамет) у одну клітину (зиготу).

Зародкові листки — ектодерма, ентодерма та мезодерма.

Захисна функція лімфатичної системи (бар'єрна) — затримання та знешкодження бактерій, токсинів та інших сторонніх тіл, які потрапили в організм.

Звіроводство — галузь тваринництва, яка займається розведенням хутрових звірів для отримання шкурок, хутра, м'яса, лікарської та іншої сировини.

Зимоген (від грецьк. *zymē* закваска + *genos* рід, походження) — це неактивна форма ферменту, яка активується після відщеплення від нього певної групи або після зміни умов середовища.

Зовнішня ядерна мембрана — це складова частина шорсткого ендоплазматичного ретикулуму, що вкрита рибосомами.

Зоологія (від грецьк. *zōon* тварина + *logos* наука) — наука про тварин, яка вивчає їх будову і життєдіяльність, історичний і індивідуальний розвиток, класифікацію, взаємозв'язок і взаємовідношення з навколишнім середовищем, закономірності поширення тваринних угруповань на Землі.

Зріла мРНК — молекула, яка служить матрицею для синтезу білка.

Зуби — це окостенілі сосочки слизової оболонки. Кожен зуб має коронку, яка виступає у ротову порожнину, шийку, охоплену яснами, та корінь, який утримується у зубній альвеолі щелепи і закінчується верхівкою.

Зубна формула — короткий запис кількості зубів.

І

Ідіоадаптація (від грецьк. *idios* своєрідний та лат. *adaptatio* пристосовувати) — це дрібніші еволюційні зміни організмів, які сприяють пристосуванню до певних умов життєвого середовища.

Ізидії — це вирости верхньої кірочки слані, які мають вигляд зерен або маленьких листочків і містять клітини водоростей, оточені нитками грибів.

Ізотонічний розчин (від грецьк. *isos* рівний, однаковий + *tonos* напруга) — співвідношення концентрацій солей у клітині і за її межами солей рівні.

Ізоферменти (від грецьк. *isos* рівний, однаковий та лат. *fermentum* закваска) — ферменти однакової біохімічної активності, які мають відмінності у первинній структурі.

Імобілізовані ферменти (від лат. *immobilis* нерухомий) — це отримані штучно препарати ферментів, молекули яких ковалентно зв'язані з полімерним носієм.

Імунітет — це захист організму від усього, що несе у собі ознаки чужорідної генетичної інформації, спосіб збереження генетичної сталості клітин.

Інвазії (від лат. *invasio* нашествя, напад) — захворювання, збудниками яких є тварини.

Інгібітор (від лат. *inhibere* стримувати, зупиняти) — це молекула, яка, при зв'язуванні з ферментом, блокує певну стадію ферментативної реакції.

Інгібування за типом від'ємного зворотного зв'язку характерне для ферментних систем, в яких субстрат, перетворюючись у продукт, проходить декілька послідовних стадій.

Індуковані мутації — мутації, що виникають внаслідок того, що різні фізичні або хімічні фактори порушують нормальний процес реплікації, репарації або поділу клітин.

Індуковані ферменти — ферменти, кількість яких у клітині змінюється залежно від фізіологічних потреб.

Індуктор (депресор) (від лат. *inductor* збудник) — речовини, при наявності яких синтез ферментів стимулюється (індуцибельна або позитивна система генної регуляції).

Ініціація — приєднання РНК-полімерази до початку ділянки ДНК з якої йде зчитування інформації.

Інтерфаза — основна частина клітинного циклу між двома поділами, у якій відбуваються всі метаболічні процеси, властиві клітині і проходить реплікація ДНК.

Інтродукція (від лат. *introducio* введення) — введення в екосистему нового виду і створення умов для його приживання і самовідтворення.

Інтрони (від англ. *intervening sequence* вставна послідовність) — ділянки нуклеотидної послідовності, які не несуть інформації.

Інформаційна або матрична (мРНК) — це РНК, яка включає фрагмент генетичної інформації і транспортує її з ядра у цитоплазму, бере участь у біосинтезі білка.

К

Капіляри (від лат. *capillaris* волосняний) — це найтонші кровоносні судини, що з'єднують вени і артерії.

Катаболізм, або енергетичний обмін (від грецьк. *katabolē* зкидування вниз) — це фаза метаболізму, у якій відбувається розщеплення складних органічних сполук на більш прості кінцеві продукти обміну. Енергетичні (катаболічні) шляхи, навпаки, сходяться.

Каталітична група — амінокислоти, які приймають участь в утворенні активного центру.

Кашель — це напруження дихальної мускулатури і короткий сильний видих.

Квітка — це видозмінений пагін, пристосований для утворення спор і гамет для статевого процесу, внаслідок якого утворюється насіння і плід.

Квіткові рослини — єдина група, яка утворює складні багатоярусні угруповання, що сприяє більш інтенсивному використанню середовища існування.

Квітковіжка — це безлиста частина стебла під квіткою. Квітколоже — верхня розширена частина квітковіжки.

Киснева заборгованість — анаеробне окислення глікогену і накопичення молочної кислоти у м'язах при інтенсивній роботі.

Кількість оборотів ферменту — це кількість молекул субстрату, які перетворюються у продукт за одиницю часу при повному насиченні ферменту субстратом.

С-кінець молекули білка — частина молекули, де знаходиться вільна карбоксильна група.

N-кінець молекули білка — частина молекули пептиду, на якій розташована аміногрупа.

Клапанний сегмент або лімфангіон — структурна і функціональна одиницею лімфатичної системи.

Клітинна інженерія — метод конструювання клітин нового типу на основі їх культивування, гібридизації і реконструкції.

Клітинне дихання або біологічне окиснення — процеси розпаду поживних речовин за участю кисню до кінцевих продуктів обміну, які відбуваються у мітохондріях.

Клітинний компартмент — це ізольована внутрішньоклітинна структура, яка виконує спеціалізовані функції.

Клітинний цикл — це закономірна послідовність процесів, які дають змогу клітині виконати свої біологічні функції і провести поділ клітини.

Колагени — родина особливих фібрилярних глікопротеїдів, у яких окремі ланки б-спіралізованого білка скручені у жорстку триланцюгову структуру.

Колі-індекс — це кількість клітин кишкової палички, яку можна виявити у 1 літрі води.

Колі-титр — це найменша кількість води, у якій можна виявити хоча б одну особину кишкової палички.

Комбінативна мінливість — це результат змішування генетичного матеріалу при статевому розмноженні.

Комплементарні (відповідні) пари (від лат. complementum доповнення) — пари азотистих основ, між якими виникають водневі зв'язки. Закономірність їх утворення називається принципом комплементарності (відповідності).

Конвекція (від лат. convectio доставка) — це перенесення газів з потоком газової суміші чи рідини.

Конвергенція (від лат. convergere наближення) — це зближення ознак у різних за походженням організмів, які мешкають у однакових умовах зовнішнього середовища і виконують однакові екологічні функції.

Конкурентний інгібітор — це молекула, яка настільки схожа з субстратом, що фермент не розрізняє її.

Консорція — структурна одиниця біоценозу, яка об'єднує автотрофні і гетеротрофні організми на основі їх просторових (топічних) і харчових (трофічних) зв'язків.

Константа рівноваги — це показник, який розраховується як відношення добутку концентрацій іонів водню та гідроксил-іонів до концентрації неіонізованих молекул води.

Конститутивний гетерохроматин (від лат. constitutus той, що визначає) — хроматин, властивий всім типам клітин, що утворений ДНК, яка у жодній клітині не транскрибується.

Конституційні ферменти (від лат. constitutus визначаючий) — ферменти, рівень яких у клітині постійний.

Конституція (від лат. constitutio встановлення, будова) — це сукупності морфологічних і функціональних особливостей організму, яка склалася на основі спадкової програми під дією чинників середовища.

Консументи — це живі організми, які перетворюють одні види органічних речовин у інші.

Конус наростання або точка росту — частина рослини, яка складається з апікальної меристеми і за рахунок якої відбувається ріст стебла. Це важлива і найактивніша частина рослини.

Копулятивні органи (від лат. copulativus сполучний, той що зв'язує) — спеціальні пристосування для внутрішнього запліднення. Можуть бути як зовнішньою частиною статевих органів (статевий член у ссавців), так і видозміненими органами іншої природи (видозмінені хвостові плавці у акул).

Коренева система — це сукупність усіх коренів рослини.

Коренева шийка — ділянка між головним коренем і стеблом рослини.

Кореневище — це видозмінений пагін з лускатими листками і бруньками.

Корепресори — речовини, при наявності яких синтез ферментів пригнічується (репресибельна або негативна система регуляції).

Корінь — це вегетативний осьовий орган рослини, який розвивається переважно у ґрунті.

Корінь легенів — ворота разом з легеневою артерією, легеневидами венами, лімфатичними вузлами та нервами. Корінь легенів розташований на внутрішній поверхні легенів.

Кофактор — небілкова частина складних ферментів.

Кров — це основна транспортна тканина організму.

Кровотворна функція лімфатичної системи — утворення та дозрівання лімфоцитів. Остання функція тісно переплітається з захисною, оскільки лімфоцити беруть участь у утворенні імунітету.

Кросинговер (перехрещення хромосом) (від англ. crossing, to cross зхрещуватися) — це обмін окремими ділянками між гомологічними хромосомами, який виникає у мейозі під час їх злиття.

Кросинговер або перехрест хромосом — обмін ділянками хромосом під час мейозу, який призводить до перекомбінації генетичного матеріалу.

Ксерофіти (від грецьк. xeros сухий та грецьк. phytos рослина) — рослини, які живуть у посушливих місцях і пристосувалися до тривалої або сезонної ґрунтової або атмосферної посухи.

Культура ізольованих тканин і клітин — це методи вирощування та розмноження відокремлених від організмів фрагментів тканин або окремих клітин багатоклітинного організму.

Культура мікроорганізмів — це мікроорганізми одного біологічного виду, які мають ряд спільних ознак і однакові за походженням.

Культура мікроорганізмів — це мікроорганізми одного біологічного виду, які мають ряд спільних ознак і однакові за походженням.

Кущі — багатостовбурні рослини, розгалуження яких починається з основи. У кущиків головна вісь швидко відмирає і замінюється бічними.

Л

Лейкопенія (від грецьк. leukos білий + penia бідність) — зменшення кількості лейкоцитів.

Лейкоцитарна формула — кількісне співвідношення різних видів лейкоцитів.

Лейкоцити (від грецьк. leukos білий + kytos клітина) — це безкольорові клітини, які мають ядро і входять до складу крові і лімфи.

Лейкоцитоз (від грецьк. leukos білий + kytos клітина) — збільшення кількості лейкоцитів.

Листок — це орган, у якому відбуваються найголовніші процеси рослин: газообмін, транспірація, фотосинтез, крім того, це орган вегетативного розмноження і місце запасання поживних речовин.

Лишайники — це своєрідна група нижчих рослин, які утворилися внаслідок симбіозу грибів (аскоміцетів і базидіоміцетів) і водоростей (синьо-зелених і зелених).

Ліганд — низькомолекулярна речовина (часто субстрат), яка зв'язується з регулятором, впливаючи на його функціональну активність.

Лідер — це фрагмент ДНК, з якого безпосередньо розпочинається синтез мРНК.

Лізосоми (від грецьк. lysis розчинення + sфma тіло) — це мембранні мішечки, наповнені гідролітичними ферментами, які слу-

жать для контрольованого внутрішньоклітинного розщеплення макромолекул.

Лікувальна сироватка — це біологічний препарат, який містить готові антитіла.

Ліпіди (від грецьк. lipos жир) — це велика група гідрофобних органічних речовин, різних за будовою, хімічним складом та біологічними функціями.

Ліпідний бішар — це двомірна рідина, здатна до латеральної дифузії.

Ліпопротеїди (від грецьк. lipos жир + prftos перший + eidos вид) — це білки, до складу простетичної групи яких входять ліпіди та їх похідні (тригліцериди, фосфатиди, холестерин тощо).

Ліхеноіндикація — застосування лишайників у якості біологічних індикаторів навколишнього середовища.

Локус — це місце розташування послідовності пар нуклеотидів ДНК на кожній з гомологічних хромосом, які відповідають даній ознаці.

М

М'язова система — система, що виконує рухову функцію як для організму в цілому, так і для окремих органів.

М'язова тканина — це високоспеціалізована тканина, здатна до скорочень, яка забезпечує рух організму і його окремих частин.

Малий таз — це нижня частина кульшової западини, у якій знаходяться нижні відділи сечостатевої та травної систем.

Матка — це спеціалізований м'язовий орган, властивий лише ссавцям, у якому відбувається розвиток зародка. У плацентарних у матці утворюється плацента (дитяче місце, послід), за допомогою якої відбувається живлення плода.

Медико-генетичне консультування — один з видів спеціалізованої медичної допомоги населенню, направлений на виявлення і діагностику спадкових захворювань та запобігання народження у сім'ї дітей з такою патологією.

Мезодерма (від грецьк. mesos середній та грецьк. derma шкіра) — третій шар клітин, розташований між ектодермою та ентодермою.

Мезофіти (від грецьк. mesos середній, проміжній та грецьк. phyton рослина) — рослини, що ростуть в умовах середнього зво-

ложення ґрунту, вони відзначаються різноманітністю форм і не мають різко виражених специфічних ознак.

Мейоз (від грецьк. *meiosis* зменшення) — це два послідовні поділи ядра, які приводять до утворення гамет.

Мембранний потенціал — різниця електричних зарядів по обидві сторони плазматичної мембрани.

Мертвий об'єм — частина дихального об'єму легень, яка не бере участі у газообміні, а знаходиться у дихальних шляхах (150 мл).

Метаболізм або обмін речовин і енергії (від фр. *metabolisme* обмін речовин) — це вся сукупність ферментативних реакцій, які відбуваються у живих клітинах.

Метамерія (від грецьк. *meta* після, за, через + *meros* частина) — повторення вузлів і міжвузлів.

Мікологія (від грецьк. *mykōs* гриб + *logos* наука) — наука, яка вивчає будову та функції грибів.

Мікоплазми — паразитичні організми, які не мають жорсткої клітинної стінки. Вони надзвичайно малі за розмірами, але найрізноманітніші за формою. Нерухомі.

Мікориза — симбіотичне сполучення кінчиків коренів судинних рослин і гіфів гриба.

Мікробіологія — наука, що вивчає будову та функції прокариотичних і еукариотичних одноклітинних організмів.

Мімікрія (від грецьк. *mimikos* схожий, подібний) — здатність тварин за забарвленням, формою тіла та поведінкою маскуватися під оточуючі предмети або інших тварин.

Мінливість — це відмінності між батьківськими формами і потомством або між особинами у межах одного виду. Саме вона забезпечує краще пристосування до умов середовища.

Мітоз (від грецьк. *mitos* нитка) — це процес поділу ядра клітини, внаслідок якого з материнської клітини утворюються дві генетично подібні до материнської дочірні клітини.

Мітотичний індекс — кількість клітин, які мають конденсовані хромосоми.

Міхурова жовч — жовч, яка накопичується у жовчному міхурі (жовто-бура або зеленкувата в'язка рідина).

Міцелій (грибниця) — вегетативне тіло гриба. Воно складається з окремих ниток — гіфів.

Модифікаційна мінливість — мінливість, яка залежить від умов зовнішнього середовища і не передається у спадок.

Молекулярна біологія — біологічна наука, яка досліджує механізми збереження, самовідтворення, розповсюдження та реалізації генетичної інформації у живих системах.

Молочні залози — це видозмінені потові залози, що виділяють спеціалізований секрет, який містить запас поживних речовин, необхідний для відгодовування потомства.

Моногліцерид — це сполука, в якій до гліцеролу приєднана одна жирна кислота.

Моноподіальні (невизначені) суцвіття — суцвіття, які характеризуються тим, що їх квітки розпускаються знизу вгору, квітка на верхівці головної осі зацвітає останньою.

Моноцукри (від гр. *monos* — один, єдиний) — це мономерні, при гідролізі яких інші вуглеводи не утворюються.

Морула — це компактне скупчення клітин, яке з'являється після кількох поділів зиготи.

Морфологія — вивчає індивідуальні мінливості фізичного типу людини, вікові зміни, ознаки, пов'язані зі статевим диморфізмом, з впливом різних умов життя і праці.

Мутагенез (від лат. *mutatio* зміна та грецьк. *genesis* походження) — це процес який спонтанно (самовільно) відбувається з постійною швидкістю. Деякі ділянки ДНК особливо чутливі до зовнішнього впливу. Їх називають “гарячі точки”.

Мутагени — фізичні і хімічні фактори, які викликають індуковані мутації.

Мутації (від лат. *mutatio* зміна) — це раптові зміни генетичного матеріалу, які викликають зміни тих чи інших ознак організму.

Мутаційна мінливість — зміни генотипу, викликані мутаціями.

Н

Найпростіші — це одноклітинні, зрідка колоніальні, гетеротрофні організми, тіло яких складається з цитоплазми, одного або декількох ядер і органел, які виконують певні життєві функції.

Незамінні амінокислоти — амінокислоти, які не можуть синтезуватися у організмі тварин.

Незамінні компоненти раціону — це речовини, відсутність яких у харчуванні викликає серйозні порушення метаболізму та розвитку.

Незворотний інгібітор — молекула, яка так змінює конформацію ферменту, що він частково або повністю втрачає свою активність.

Нейроглія (підтримуючі клітини) — це клітини, які забезпечують захист і живлення нервових клітин. Вони не здатні генерувати і проводити нервові імпульси.

Нейрон (від грецьк. neuron жила, нерв) — це спеціалізована клітина, здатна сприймати і передавати електричні сигнали.

Неконкурентний інгібітор — це молекула, яка зв'язується не з активним центром, а з будь-якою іншою частиною ферменту.

Неотенія (від греч. neos новий + teinφ розтягую, подовжую) — це здатність до розмноження у личинок (форм, які ще не стали дорослими).

Неперервне з'єднання кісток — це з'єднання, у якому між з'єднаними кістками відсутня щільна або порожнина і є прошарок сполучної тканини.

Неповне домінування — випадки, коли гетерозиготне сполучення алельних генів призводить до прояву проміжної форми ознаки.

Нервова система — система, що проводить імпульси по всьому тілу і об'єднує діяльність інших систем.

Несправжній плід — плід, в утворенні якого беруть участь не лише маточки, але і інші частини квітки.

Нефрит — запалення нирок.

Нефрон — це довгий нирковий каналець, сліпий початковий кінець якого у вигляді двосторонньої чаші охоплює клубочок кровоносних капілярів, а кінцева ділянка відкривається у збірну трубочку.

Нижчі гриби — це гриби, міцелій яких не має перегородок, або взагалі не утворюється.

Нирки — парний екскреторний орган, який розташований поза очеревиною на задній стінці живота, по боках хребта на рівні XI грудного — II поперекового хребців. Права нирка міститься дещо нижче, ніж ліва. Маса кожної нирки — 110–150 г. Розміри — 9 (12) x 4,5 (6,5) x 2 (3) см.

Норма реакції — певні межі для модифікаційної мінливості фенотипу, закладені у генотипі.

Нуклеопротейди — це складні білки, простетичною групою яких є нуклеїнові кислоти. Молекулярна маса нуклеопротейдів коливається від кількох десятків тисяч до мільйонів дальтон.

Нуклеосом — елементарна одиниця впорядкованості ДНК еукаріотів, яка складається з фрагменту подвійної спіралі, що оточує кор, та лінкерної ділянки з відповідним гістоном.

О

Обмін речовин і енергії або метаболізм — це вся сукупність ферментативних реакцій, які відбуваються у живих клітинах.

Ожиріння — це збільшення відкладання тригліцеридів у клітинах жирової тканини адипоцитах.

Окиснювальне фосфорилування — перетворення хімічної енергії поживних речовин у енергію АТФ.

Олігодендрцити — різновид підтримуючих клітин з надзвичайно розвиненою плазматичною мембраною, якою вони обгортають відростки нейронів, утворюючи мієлінову оболонку волокон.

Олігофіти (від грецьк. oligos незначний та грецьк. phyton рослина) — це рослини, що живуть на дуже бідних мінеральними солями субстратах.

Олігоцукори (від гр. oligos — небагато, незначно) — комбінації з двох і більше моноцукрів. Максимальна кількість мономерів у олігоцукрах — десять.

Онтогенез — індивідуальний розвиток організму.

Оогенез (від грецьк. oon яйце + genesis походження) — процес утворення яйцеклітини, що включає мітотичний поділ первинної статевої клітини та два мейотичних поділи при якому дочірні клітини різні за розмірами (одна (велика) дає початок яйцеклітині, а три інших (полярні тільця) поступово деградуєть).

Оператор — це ділянка ДНК, до якої приєднується білок-регулятор.

Оперон (від лат. operago діяти) — сукупність промотора, оператора і структурних генів.

Орган — це частина тіла, яка має певну форму і будову та виконує специфічні функції.

Органи розмноження — органи, що забезпечують подальше існування виду.

Осморегуляція (від грецьк. *osmofis* тиск) — процес підтримання на постійному рівні різниці між осмотичними тисками в організмі й навколишньому середовищі.

Остеон або гаверсова система (від грецьк. *osteon* кістка) — структурна одиниця, система остеоцитів і кісткових пластинок, концентрично розташованих довкола центрального каналу.

Остеоцити (від грецьк. *osteon* кістка + *kytos* клітина) — спеціалізовані кісткові клітини, розташовані у позаклітинній речовині.

Оцвітина — чашечка з чашолистками і віночок з пелюстками, що утворюють стерильну (безплідну) частину квітки.

П

Пагін — це комплексний осьовий вегетативний орган рослини, який складається зі стебла і розташованих на ньому листків і бруньок.

Партенокарпічні плоди — плоди, які утворюються з незаплідненої квітки і не містять насіння.

Пасивний транспорт — рух хімічних речовин за градієнтом концентрації, що не потребує додаткових затрат енергії.

Пептидази — ферменти, які розщеплюють білки.

Пептиди (гр. *peptidos* — зварений, переварений) — амінокислотні послідовності з невеликої кількості амінокислотних залишків (масою до 5000 Да).

Пептидним зв'язком називають ковалентний зв'язок, який виникає між аміногрупою однієї амінокислоти і карбоксильною групою іншої амінокислоти.

Первинна структура білків — послідовність амінокислотних залишків, з'єднаних між собою пептидним зв'язком.

Первинна структура нуклеїнових кислот — це ланцюг з нуклеотидів, які зв'язані ковалентним 5' - 3' - фосфодіефірним зв'язком.

Первинні лізосоми — лізосоми, які щойно утворилися і містять лише гідролітичні ферменти.

Перинуклеарний простір — простір між зовнішнім і внутрішнім біліпідними шарами.

Перифітон (від грецьк. *peri* навколо, *biya* та грецьк. *phyton* рослина) — це водорості, якими обростають підводні предмети і вищі рослини водою.

Період відновлення — час який потрібен м'язам на розслаблення після скорочення.

Пероксисоми — це одномембранні компартменти діаметром 0,15–0,25 мкм., що відщеплюються від проміжного або гладкого ЕПР і пристосовані для виконання окислювальних реакцій, містять окислювальні ферменти.

Печінкова жовч — жовч, яка виділяється безпосередньо у кишечник, незалежно від травлення (світла злегка в'язка рідина).

Питома активність — це кількість одиниць активності на 1 мг білку препарату ферменту.

Підтримуючі клітини (нейроглія) — це клітини, які забезпечують захист і живлення нервових клітин. Вони не здатні генерувати і проводити нервові імпульси.

Підшлункова залоза — це залоза, яка виділяє основні травні ферменти.

Пілі — це спеціальні цитоплазматичні вирости, які з'єднують між собою прокаріотичні клітини. Вони властиві багатьом прокаріотам і утворені за допомогою специфічного білка піліну. Сапрофіти — це мікроорганізми, які добувають поживні речовини з неживих органічних залишків.

Піноцитоз — транспорт розчинів.

Плазматична (або цитоплазматична) мембрана — мембрана, яка відділяє клітину від зовнішнього середовища.

Плазмід — це позахромосомний генетичний елемент клітини, здатний до самовідтворення. Цей фрагмент ДНК має кільцеву форму і довжину від 2 до 400 тис. пар нуклеотидів.

Плазмодесми — це спеціальні мембранні тяжі, які проходять через отвори у клітинній стінці, завдяки яким відбувається сполучення рослинних клітин одна з одною.

Плазмон — вся сукупність генів, розташованих у цитоплазматичних молекулах ДНК (мітохондріальна і пластидна ДНК тощо).

Планктон (від греч. *plagktos* той, що блукає) — це дуже дрібні водорості, які знаходяться у товщі води у завислому стані.

Плід — це орган, утворений з компонентів квітки і призначений для захисту і розповсюдження насіння.

Повітряні корені — це не заглиблена у ґрунт коренева система епіфітів.

Поділ (амітоз, прямий поділ) — тип безтатетового розмноження, при якому тіло батьківської особини просто розділяється на дві частини, які стають новими частинами.

Подрібнення — серія мітотичних поділів, які починаються відразу після запліднення.

Позаклітинне (дистантне) травлення — травлення, при якому ферменти, що синтезуються клітинами травного тракту, виділяються у позаклітинне середовище, де і відбувається їх гідроліз.

Позаклітинний матрикс — це складна сітка зв'язаних між собою макромолекул, головним чином, білків і полісахаридів.

Пойкілоосмічні організми (від грецьк. poikilos різноманітний + fsmos тиск) — організми, які змінюють осмотичний тиск своїх внутрішніх рідин залежно від його значення у навколишньому середовищі.

Пойкілотермні тварини (від грецьк. poikilos різноманітний + thermz теплота, жар) — тварин, температура тіла яких залежить від температури навколишнього середовища.

Покривна система — система, що покриває ззовні тіло і захищає його.

Полегшена дифузія — пасивний транспорт, у якому використовуються спеціальні механізми для перенесення речовин.

Полімери — це хімічні сполуки, які складаються з фрагментів мономерів.

Полісома — комплекс однієї мРНК і декількох рибосом, які послідовно синтезують один білок.

Популяційні хвилі або хвилі життя — періодичні або аперіодичні коливання чисельності живих організмів у природних популяціях.

Популяція (від лат. populus народ) — це група особин одного виду, яка тривалий час населяє відносно відособлену територію. Це форма існування виду, яка одночасно є частиною цілісності виду і компонентом екосистеми.

Пори ядерні (від грецьк. poros прохід, отвір) — місця, де зовнішня ядерна мембрана з'єднується з внутрішньою.

Порожнина рота — це початок шлунково-кишкового тракту.

Пояс кінцівки — це частина скелету, яка кріпиться до осьового скелету і задіяна участь у формуванні грудної і черевної порожнин.

Правило множення ймовірностей — ймовірність того, що дві незалежні події співпадуть, дорівнює добутку ймовірностей кожного з них.

Правило складання ймовірностей — ймовірність того, що відбудеться одна з взаємовиключаючих подій, дорівнює сумі ймовірностей кожної з цих подій.

Пріони — це ізоформи звичайних білків нервових систем, що відрізняються способом укладання поліпептидного ланцюга. Вони уражають центральну нервову систему хребетних, використовуючи енергетичні резерви нейронів.

Провідний ланцюг — ланцюг ДНК, який синтезується у напрямку 5г—3г.

Провідні пучки рослини — це судини, трахеї і ситоподібні трубки разом з супутніми утвореннями, зібрані у компактні групи.

Продихи — важлива частина листка, через яку проходить газообмін з довкіллям і випаровування води, що, у свою чергу, приводить до висхідного руху речовин у рослині.

Продукт — речовина, що утворюється у процесі ферментативної реакції.

Продуценти (з лат. producens — той, що виробляє) — це живі істоти, здатні перетворювати неорганічні речовини у органічні.

Промотор (від лат. prfmovzre проштовхувати) — це ділянка ДНК, до якої приєднується РНК-полімераза. Промотор розташований безпосередньо перед ділянкою, з якої починається транскрипція

Проста дифузія — вид пасивного транспорту, при якому речовини проникають безпосередньо через мембранний ліпідний бішар.

Простагландини — це біорегулятори, які синтезуються всередині клітини у відповідь на біологічний стимул і діють, головним чином, неподалік від місця утворення.

Просте дихання — газообмін, який забезпечується лише дифузією.

Протетична група — небілкова частина протейдів (складних білків) та назва кофактору, при умові, що зв'язок між апоферментом і кофактором міцний і постійний.

Простий плід — плід, в утворенні якого бере участь лише одна маточка.

Прості білки — протеїни, до складу яких входять лише залишки амінокислот.

Прості ліпіди — етери вищих жирних кислот.

Просторова організація білка або конформація — це такі варіанти розташування у просторі атомів, з яких складається молекула, які можна одержати без порушення ковалентних зв'язків.

Протеоглікани — це відносно короткі пептиди, приєднані до полісахаридів.

Протонефридії (від грецьк. *prōtos* перший та грецьк. *perhros nirkā*) — примітивні органи виділення, які властиві безцеломічним тваринам (плоскі черви, немуртини та інші). Це каналець, який закінчується у порожнині організму спеціальною клітиною з війками (полум'яною клітиною).

Протопласт — прокариотична клітина, яка позбавлена клітинної стінки.

Протопласт — прокариотична клітина, яка позбавлена клітинної стінки.

Процесинг — зміни, які відбуваються з новосинтезованою молекулою мРНК (первинним транскриптом) перед тим, як вона почне брати участь у біосинтезі білка.

Процесинг — утворення вторинної і третинної структур білка.

Процесинг або дозріванням — це перетворення первинного транскрипту у зрілу мРНК. Цей етап транскрипції значно відрізняється у прокариотів і еукариотів.

Р

Регенерація (від лат. *regeneratio* відновлення, відродження) — це здатність живих організмів відтворювати втрачений орган чи частину тіла.

Регулятор — це особливий ген, який кодує синтез регуляторного білка.

Регуляторна функція крові — перенесення біологічно активних речовин, які виділяються деякими тканинами (наприклад, гормонів).

Редуценти — організми, які розкладають органічну речовину до неорганічної.

Резервний об'єм вдиху (видиху) — об'єм повітря, який можна додатково вдихнути (видихнути) після спокійного вдиху (видиху). У першому випадку — 1500–2000 мл, а у другому — 1500 мл.

Реліктові види — дуже давні і вимираючі види.

Ренатурацією або пептизацією — відновлення білка після денатурації просторової організації.

Репарація ДНК (від лат. *reparatio* відновлення) — це виправлення пошкоджень ДНК, які зумовлені дією різних хімічних і фізичних чинників. Вона контролюється спеціальною репараційною ферментною системою.

Реплікативна вилка — це розплетена частина молекули ДНК, де, під дією спеціальних ферментів, відбувається самоподвоєння ланцюгів.

Реплікація ДНК (від лат. *replīcare* відображати) — процес самовідтворення молекули ДНК за принципом комплементарності, який відбувається у ядрі і проходить за напівконсервативним механізмом.

Репресор — це речовина, яка вибірково перешкоджає синтезу певного ферменту.

Репродуктивні функції — це комплекс процесів, які охоплюють диференціювання і дозрівання статевих клітин, формування статевих мотивацій та поведінки, статевий акт, процес запліднення, вагітність, пологи, лактацію та наступне вирощування потомства.

Рецесивна ознака (від лат. *recessus* відступ) — ознака, яка проявляється лише у гомозиготному стані.

Ризоїди — це коренеподібні вирости поверхневих клітин тіла.

Рікетсії — примітивні прокариоти, облігатні паразити.

С

Сапрофіти (від грецьк. *sapros* гнилий та грецьк. *phyton* рослина) — гриби, які мають міцелій, що поширюється у лісовій підстилці або у гумусовому горизонті мінеральної частини ґрунту.

Світлова фаза фотосинтезу — це комплекс реакцій, які є складовою частиною енергетичного обміну. Ці реакції протікають тільки при наявності світла і полягають у синтезі АТФ і НАДФ · Н.

Селекція (від лат. *szlctio* вибір, відбір) — теорія і практика створення нових та поліпшення існуючих сортів рослин, порід тварин і штамів мікроорганізмів.

Сенсорна система (система органів чуття) (від лат. *sznsus* відчуття) — система, що сприймає подразнення від зовнішнього світу і різних ділянок тіла.

Сечовий міхур — це м'язовий мішок, у якому збирається сеча.

Сечоутворення — це процес, який дозволяє нирці видаляти відходи і зберігати корисні компоненти крові.

Сидячі квітки — квітки з нерозвинутою квітконіжкою.

Симбіоз (від грецьк. *symbiosis* співіснування) — це будь-яка форма тісного взаємозв'язку між двома живими організмами.

Симбіонти — це водорості, які пристосувалися до життя на різноманітних живих організмах.

Симбіотрофи (мікоризоутворювачі) — гриби, які утворюють мікоризу з корінням вищих рослин.

Симфіз (від грецьк. *symphysis* зростання) — це з'єднання кісток, у товщині якого міститься невелика щілиноподібна порожнина.

Синапс (від грецьк. *synapsis* з'єднання, зв'язок) — сполучення між аксоном одного нейрона та дендритом іншого.

Система кровообігу — система, що переносить речовини всередині організму.

Система органів виділення — система, що забезпечує видалення продуктів обміну з організму.

Система органів дихання — система, що забезпечує надходження в кров кисню і звільнення від вуглекислого газу.

Система органів травлення — система, що забезпечує надходження їжі, перетравлення її до простих речовин і всмоктування останніх.

Систематика — це розділ відповідних біологічних наук, завдання яких полягає в установленні еволюційно обґрунтованих родинних зв'язків як між окремими живими організмами, так і їх групами.

Систола (від грецьк. *systolē* скорочення, стискання) — скорочення серцевого м'язу.

Сіра речовина мозку — сукупність тіл нейронів.

Скелетна система — система, що служить опорою для організму, забезпечує можливість руху.

Складний плід — плід, в утворенні якого бере участь декілька маточок.

Складні білки — протеїди, молекули яких крім залишків амінокислот містять ще й інші компоненти.

Складні ліпіди — це складні органічні речовини, до складу яких крім спиртів і жирних кислот, входять залишки мінеральних кислот, азотистих речовин, вуглеводів та деяких інших компонентів.

Скоротливі корені — це такі корені, які у певні періоди життя рослини втягують їх відповідні органи (верхівки пагонів, цибулини, верхівкові бруньки) у ґрунт або інший субстрат.

Слина — це рідкий секрет, який має слабкокисло реакцію з рН 6,5–6,8.

Сольове розчинення або засолювання — процес підвищення розчинності білків при додаванні невеликої кількості нейтральних солей.

Соматична гібридизація (від грецьк. *σfμα* тіло) — це злиття диплоїдних соматичних клітин і їх ядер. Завдяки соматичній гібридизації можна здійснити рекомбінацію генетичного матеріалу віддалених в еволюційному відношенні організмів.

Соматичні хромосоми або аутосомами — пари гомологічних хромосом.

Соредії — це спеціальні невеликі утворення в середині слані, які складаються з клітин водоростей, обплетених нитками грибів.

Сперматогенез — процес утворення сперматозоїдівщо включає мітотичну та дві мейотичні стадії. Цей процес можливий лише після закінчення статевого дозрівання. Внаслідок сперматогенезу з кожної первинної статевої клітини утворюється чотири тотожні гамети.

Специфічність ферменту — здатність його відрізнати свій природний субстрат від подібних молекул.

Сплайсинг — це процес вирізання інтронів і зшивання екзонів.

Сполучні тканини — це група тканин, різних за будовою і функціями, та широко представлених у організмі, які мають подібне співвідношення між клітинами і позаклітинним матриксом.

Спороутворення — формування особливих клітин, які мають захисні оболонки і здатні переносити несприятливі умови (одноклітинні, гриби).

Спорофіт — це нестатеве диплоїдне покоління вищих рослин, на якому формуються органи безстатевого розмноження — спорангії. У спорангіях, шляхом редукційного поділу, формуються гаплоїдні спори, які забезпечують безстатеве розмноження.

Справжній плід — плід, в утворенні якого бере участь лише гінецей.

Стандартні (основні, нормальні) амінокислоти — 20 амінокислот з яких побудовані практично всі білки.

Статеві хромосоми — негомологічна пара хромосом.

Статична робота м'язів — утримання частин тіла у відповідному положенні, протидія силам, які намагаються це положення змінити.

Стомлення — нормальний фізіологічний стан тимчасового зменшення функціональних можливостей організму внаслідок тривалої діяльності. **Перевтомлення** — стан організму, викликаний надмірним одноразовим перевантаженням або прогресуючим нагромадженням його.

Стоп-кодони або сигнали термінації — триплети, які є сигналами закінчення одиниці генетичної інформації на мРНК.

Стравохід — м'язово-слизова трубка, по якій їжа проходить у шлунок.

Структурні гени — це частина оперону, яка кодує індуктивний фермент чи групу ферментів.

Субстрат (від лат. substratus підстилка) — речовина, яка перетворюється у процесі ферментативної реакції.

Суглоб — це поширена і спеціалізована структура, яка забезпечує максимальне пристосування до руху кісток одна відносно одної.

Сукуленти — рослини, які накопичують у листях великий запас води.

Супліддя — сукупність плодів, які зростаються між собою.

Сухожилок — це сполучнотканинна частина посмугованих м'язів хребетних тварин і людини.

Суцвіття — це пагін або система пагонів, які несуть квітки і є пристосуванням до кращого запилення квіткових рослин.

Т

Таксони (від лат. taxare оцінювати) — це одиниці класифікації, які використовуються у систематиці.

Тератогенез (від грецьк. teras (teratos) потвора, чудовисько) — це виникнення спотворень, недорозвинення органів, порушення пропорцій у будові тіла.

Тератогенні чинники — чинники, що викликають тератогенез.

Термінатор (трейлер) — це ділянка ДНК, на якій розташований сигнал, що вказує на закінчення транскрипції.

Термінація трансляції — закінчення процесу біосинтезу білка. Вона відбувається тоді, коли на мРНК зустрічається один з трьох стоп-кодонів: UAA, UAG, UGA.

Термінація транскрипції — закінчення синтезу і вивільнення первинного транскрипту, сигналом термінації є утворення на ДНК, що копіюється, шпильки (термінатор).

Тканини — це система клітин та позаклітинних структур, спільних за походженням, подібних за будовою і функціями.

Тканинні гормони — це речовини, які виробляються стінками внутрішніх органів.

Тонка кишка — це кінцевий відділ шлунково-кишкового тракту, у якому відбуваються основні хімічні процеси травлення і всмоктування перетравленої їжі.

Травні залози — це екзокринні органи, які виділяють ферменти та інші речовини, що сприяють хімічним перетворенням компонентів їжі.

Транскрипт — молекула, синтезована РНК-полімеразою на матриці ДНК.

Транскрипція — це синтез мРНК, комплементарної одному з ланцюгів ДНК, який каталізується ферментом РНК-полімераза і протікає за принципом комплементарності.

Транслокація — це зсув ініціюючого комплексу на три нуклеотиди вздовж молекули мРНК

Трансляція (від лат. translatio передача) — це процес, який включає перенесення генетичної інформації у вигляді мРНК з ядра у цитоплазму і переведення генетичного коду у поліпептидну послідовність за участю тРНК і рибосом, яке відбувається у цитоплазмі.

Транспортна функція лімфатичної системи — повернення у кров розчинених у тканинній рідині речовин з кишечника (повернення жирів може розцінюватися як поживна функція).

Третинна структура білка — це просторова організація білка, яка утворюється за рахунок хімічних властивостей радикалів амінокислот.

Тригліцерид — це сполука, в якій до гліцеролу приєднано три жирні кислоти.

Триплет (від фр. triplet потроювати) — це послідовність трьох нуклеотидів, яка відповідає одному амінокислотному залишкові.

Тромбоцити або кров'яні пластинки (від грецьк. thrombos згусток + kytos клітини) — це плоскі клітини неправильної округлої форми, які у ссавців не мають ядра і відіграють важливу роль при зсіданні крові.

У

Уретрит — запалення сечівника, викликане інфекціями.

Успадкування, зчеплене зі статтю — явище, коли ген знаходиться на статевій хромосомі і ознака, яку він визначає, буде проявлятися лише у особин однієї статі.

Ф

Фагоцити — лейкоцити, які мають здатність до фагоцитозу.

Фагоцитоз (від грецьк. phagos поїдаючий + kytos клітина) — транспорт твердих речовин.

G₀-фаза — назва фази G₁, у випадку, коли клітина взагалі не вступає у поділ.

Факультативний гетерохроматин — ділянки, які конденсуються у гетерохроматин лише у окремого типу клітин.

Фасція (від лат. fascia полоса, зв'язка) — це сполучнотканинна оболонка, побудована з колагенових та еластичних волокон, яка вкриває м'язи і внутрішні органи хребетних тварин і людини.

Фауна — вся сукупність тварин на Землі.

Ферментативна кінетика — це розділ ензимології, який досліджує швидкість ферментативних реакцій і вплив на неї різноманітних чинників.

Ферменти або ензими (від лат. fermentum закваска) — це специфічні і високоефективні каталізатори хімічних реакцій, які виділяються живими організмами і мають білкову природу.

Фізіологія (від грецьк. physis природа + logos наука) — біологічна наука, що вивчає функціонування органів і систем організму, регуляцію життєдіяльності, взаємодію організму з зовнішнім середовищем.

Флора — сукупність всіх видів рослин певної місцевості або цілої планети.

Фосфопротеїди — це етери фосфорної кислоти. Фосфати приєднуються до гідроксильних груп серину, треоніну і тирозину.

Фотосинтетики — живі організми, які використовують енергію сонячного проміння.

Фрагментація — крайня форма брунькування та вегетативного розмноження, розвиток дочірніх особин з частин тіла батьківської особини (голкошкірі, черви).

Фрагменти Оказакі — полінуклеотидні відрізки, якими синтезується відстаючий ланцюг. Відстаючий ланцюг синтезується фрагментами у напрямку від 5г до 3г-кінця, а подовжується в цілому у напрямку від 3г до 5г-кінця.

Х

Хвилиний об'єм дихання — це добуток дихального об'єму на частоту дихання. У спокійних умовах дорівнює 6000—9000 мл.

Хвороби сімейні — хвороби, що не передаються безпосередньо, але часто зустрічаються у різних поколіннях і різних представників цієї родини.

Хвороби спадкові — хвороби, що безпосередньо передаються від батьків дітям.

Хемосинтетики — живі організми, які використовують потенційну енергію хімічних зв'язків.

Хижі зуби — останні корінні зуби першого порядку у верхній щелепі і перші корінні зуби другого порядку у нижній щелепі. Вони дуже видаються вперед, мають гострі виступи і пристосовані для розгризання кісток.

Хімічна цінність — це відповідність амінокислотного складу білків стандартному білкові (білкові молока чи яєць).

Хімус — це кашоподібна рідина, утворена з їжі і насичена травними ферментами і соками.

Хламідії — нитчасті хемосинтезуючі бактерії.

Хорда (від грецьк. chordz струна) — це пружний нечленистий тяж, який виконує функцію внутрішнього скелету.

Хроматин — це форма (сукупність речовин), у якій знаходиться молекула ДНК еукаріотичних клітин між двома поділами.

Хромосома — компактна структура, яка утворюється при максимальній спіралізації клітин хроматину на момент поділу клітини.

Хромосомні мутації (аберації хромосом) — це зміни у кількості, розмірі або будові хромосом.

Ц

Целом — це порожнина, яка закладається у процесі ембріонального розвитку у вигляді щілини, оточеної клітинами мезодерми. Тварини, внутрішні порожнини яких утворені целомом, називають вториннопорожнинними.

Цикл Кребса (цикл трикарбонових кислот, цикл лимонної кислоти) — це замкнута серія перетворень, яка є спільною для вуглецевих ланцюгів молекул поживних речовин.

Цистит — запалення слизової оболонки сечового міхура.

Цистрон (одиниця транскрипції) — це вся ділянка ДНК, за допомогою якої синтезується мРНК.

Цитозоль — це безструктурний цитоплазматичний матрикс або рідка частина цитоплазми, яка знаходиться навколо клітинних компартментів, утворених внутрішніми мембранами.

Цитокінез (від грецьк. kytos клітина + грецьк. kinzsis рух) — поділ цитоплазми таким чином, щоб кожна з дочірніх клітин не лише отримала повний набір хромосом, але і була забезпечена всіма необхідними компартментами і органелами.

Цитологія (від грецьк. kytos клітина + logos наука) — біологічна наука, яка вивчає особливості будови і функціонування клітин.

Цитоскелет — це система внутрішньоклітинних трубочок, яка відіграє важливу роль у підтримці форми клітини, у фіксації мембранних білків, у поділі клітини, при транспортуванні речовин, особливо везикул.

Ціанобактерії (або синьо-зелені водорості) — автотрофні прокариоти, які містять різні пігменти.

Ч

Четвертинна структура білка — це спосіб укладання окремих молекул білка у третинній конформації одна відносно іншої.

Чхання — це глибокий вдих, який змінюється різким коротким видихом.

Ш

Шкіра — це особлива самовідтворювальна система, яка покриває зовні тіло людини. За площею — це найбільший орган людського тіла.

Шлунково-кишковий тракт — це травна трубка, яка забезпечує пересування і механічні перетворення їжі. Хімічні перетворення відбуваються під дією речовин, які виділяються травними залозами.

Шлунок — це товстий м'язовий мішок, де відбувається хімічне і механічне перетворення їжі.

Шляхи метаболізму — це комплекси ферментативних реакцій, які забезпечують перетворення речовин.

Шпилька — петлі, які утворюються на одноланцюговій молекулі РНК між сусідніми комплементарними ділянками нуклеотидної послідовності.

Штучний добір — це процес створення нових корисних форм рослин і тварин, у якому вирішальну роль відіграє людина.

Я

Ядерна ламіна — це сітка, утворена специфічними білками, які тісно зв'язані з інтегральними білками ядерної мембрани.

Ядерна ламіна (пластинка) — електроннощільний шар, який прилягає до внутрішньої сторони внутрішньої ядерної оболонки.

Ядерні пори — це отвори, утворені у місцях злиття зовнішньої і внутрішньої мембрани.

Ядерце — це специфічне утворення у ядрі еукаріотичної клітини, в якому відбувається синтез рРНК і утворення рибосом.

Ядерцеві організатори — великі петлі ДНК, що кодують гени рРНК.

Список рекомендованої літератури

1. Авраменко И.Ф. Микробиология. — М.: Колос, 1972. — 192 с.
2. Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика. В 3-х томах. — М.: Мир, 1987.
3. Акимущкин И. И. Мир животных. — М.: Мысль, 1989. — 462 с.
4. Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Робертс К., Уотсон Дж. Молекулярная биология клетки. В 5-ти томах. — М.: Мир, 1986.
5. Биоиндикация радиоактивных загрязнений. — М.: Наука, 1999. — 384 С.
6. Биология. Большой энциклопедический словарь. / Гл. ред М.С. Гиляров. — М.: Большая рос. энциклопедия, 1999. — 864 с.
7. Биология. В 2-х кн. / Под ред. В.Н. Ярыгина. — М.: Высш. шк., 2001.
8. Біологія: Навчальний посібник / За ред. В.О. Мотузного. — К.: Вища школа, 1995. — 607 с.
9. Боечко Ф.Ф. Біологічна хімія. — К.: Вища школа, 1995. — 536 с.
10. Боечко Ф.Ф., Боечко Л.О. Основні біохімічні поняття і терміни. — К.: Вища школа, 1993. — 528 с.
11. Бочков Н.П. Гены и судьбы. — М.: Мол. гвардия, 1990. — 255 с.
12. Брайон О.В., Чикаленко В.Г. Анатомія рослин. — К.: Вища школа, 1992. — 272 с.
13. Вилли К., Детье В. Биология (биологические процессы и законы). — М.: Мир, 1974. — 822 с.
14. Грин А., Стаут У., Тейлор Д. Биология. В 3-х томах. — М.: Мир, 1990.
15. Довідник з біології / За ред. К.М. Ситника. — К.: Наукова думка, 1998. — 688 с.
16. Кучеренко М.Є. та інші. Біохімія: еволюційна і порівняльна. — К.: Либідь, 1996. — 400 с.
17. Кучеренко М.Є., Бабанюк Ю.Д., Войціцький В.М. Сучасні методи біохімічних досліджень — К.: Фітосоціоцентр, 2001. — 424 с.

18. Ламберт Д. Доисторический человек. Кембриджский путешеводитель. — Ленинград: Недра, 1991. — 256 с.
19. Ленинджер А. Основы биохимии. В 3-х томах — М.: Мир, 1985.
20. Людина. Навчальний атлас з анатомії та фізіології. / Гол. ред. Т. Сміт — Львів: БаК, 2000. — 240 с.
21. Мазурмович Б.М., Коваль В.П. Практикум з зоології безхребетних — К.: Вища школа, 1977. — 233 с.
22. Мак-Мюррей У. Обмен веществ у человека. — М.: Мир, 1980. — 368 с.
23. Мороз І.В., Гришко-Богменко Б.К. Ботаніка з основами екології. — К.: Вища школа, 1994. — 240 с.
24. Общий курс физиологии человека и животных. В 2-х кн./ Под ред. А.Д. Ноздрачева. — М.: Высш. шк., 1991.
25. Основы физиологии / Под ред. П.Стерки. — М.: Мир, 1984. — 556 с.
26. Рис Э., Стернберг М. От клеток к атомам. Иллюстрированное введение в молекулярную биологию. — М.: Мир, 1988. — 143 с.
27. Сассон А. Биотехнология: свершения и надежды. — М.: Мир, 1987. — 411 с.
28. Слюсарев А.А., Жукова С.В. Биология. - К.: Вища школа, 1987. — 415 с.
29. Смирнов А. В. Мир растений. — М.: Мол. гвардия, 1982. — 335 с.
30. Страйер Л. Биохимия. В 3-х томах. — М.: Мир, 1985.
31. Траппермен Дж., Траппермен Х. Физиология обмена веществ и эндокринной системы. — М.: Мир, 1989. — 656 с.
32. Українська сільськогосподарська енциклопедія. В 3-х томах — К.: Головна редакція Укр. Рад. Енциклопедії, 1972.
33. Хржановский В.Г., Пономаренко С.Ф. Ботаника. — М.: Агропромиздаат, 1988. — 383 с.
34. Чернобыльская катастрофа / Гол. ред. В.Г. Бар'яхтар. — К.: Наукова думка, 1996. — 575 с.

Деякі ілюстрації запозичені з наступних джерел:

1. Слюсарев А.А., Жукова С.В. Биология. - К.: Вища школа, 1987.
2. Хржановский В.Г., Пономаренко С.Ф. Ботаника. – М.: Агропромиздаат, 1988.
3. Людина. Навчальний атлас з анатомії і фізіології. – Львів: БаК, 2000.
4. Хаддорн Э., Вернер Р. Общая зоология. – М.: Мир, 1989.
5. В.Догель Зоология беспозвоночных. М.:Высшая школа, 1975.
6. Alberts B., Bray D., Lewis J., Raff M., Roberts K., James D., Watson D. Molecular Biology of the Cell. Third Edition. – New York&London: Garland Publishing, Inc., 1994.
7. Young B., Heath J. W. Functional Histology. Fourth Edition. – Churchill Livingstone, 2000.

Навчальне видання

**Шелест Зоя Михайлівна
Войціцький Володимир Михайлович
Гайченко Віталій Андрійович
Байрак Олена Миколаївна**

Біологія

Навчальний посібник

Редактор *Вдовиченко Валентина Миколаївна*
Коректор *Кліменчук Євгенія Василівна*
Комп'ютерна верстка *Полончук Микола Андрійович*
Дизайн обкладинки *Куліков Максим В'ячеславович*

Підписано до друку 10.11.2005 р.
Формат 60 × 84 1/16. Папір офсетний. Друк офсетний.
Гарнітура Newton. Умовно-друк. аркушів – 22,63
Облік.-вид. аркушів – 21,72
Наклад 1000 примірників.
Замовлення №

Видавництво “Кондор”
Свідоцтво ДК № 1157 від 17.12.2002
03057, м. Київ, пров. Польовий, 6
тел./факс (044) 456-60-82, 241-83-47