



9789669714749

9 БІОЛОГІЯ 2017

Р. ШАЛАМОВ
Г. НОСОВ
О. ЛИТОВЧЕНКО
М. КАЛІБЕРДА

БІОЛОГІЯ

Р. ШАЛАМОВ
Г. НОСОВ
О. ЛИТОВЧЕНКО
М. КАЛІБЕРДА



Р. В. Шаламов
Г. А. Носов
О. А. Литовченко
М. С. Каліберда

БІОЛОГІЯ



**Підручник для 9 класу
загальноосвітніх
навчальних закладів**

Рекомендовано Міністерством освіти і науки України



Харків
2017

УДК 57(075.3)
Б63

Авторський колектив:

Р. В. Шаламов, Г. А. Носов, О. А. Литовченко, М. С. Каліберда

*Рекомендовано Міністерством освіти і науки України
(наказ Міністерства освіти і науки України від 20.03.2017 №417)*

Видано за рахунок державних коштів. Продаж заборонено

Експерти, які здійснили експертизу підручника під час проведення конкурсного відбору проектів підручників для 9 класу загальноосвітніх навчальних закладів і зробили висновок про доцільність надання підручнику грифа «Рекомендовано Міністерством освіти і науки»:

І. В. Артем'єва,

учитель ліцею м. Славутич Київської області, учитель-методист,
заслужений учитель України;

Г. А. Опаренюк,

завідувач лабораторії біології і екології
КВНЗ «Вінницька академія неперервної освіти», учитель-методист;

О. П. Зінченко,

кандидат біологічних наук, доцент кафедри зоології
Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки.

Б63 **Біологія** : підручник для 9 класу загальноосвітніх навчальних закладів / Р. В. Шаламов, Г. А. Носов, О. А. Литовченко, М. С. Каліберда. — Харків : Соняшник, 2017. — 352 с. : іл.

ISBN 978-966-97147-4-9

Підручник написано відповідно до вимог Державного стандарту базової і повної загальної середньої освіти та чинної програми з біології для загальноосвітніх навчальних закладів. У книзі висвітлено основні досягнення сучасної загальної біології. Розглянуто біохімічні основи життєдіяльності організмів, особливості будови їхніх клітин і систем органів, закономірності успадкування ознак, пояснено принципи екологічних і еволюційних процесів. Підручник містить актуальні факти й результати відкриттів, описує досягнення в медицині й біології, зроблені нещодавно. Призначений для учнів 9 класу загальноосвітніх навчальних закладів, учителів біології та всіх, хто цікавиться природознавчою тематикою.

УДК 57(075.3)

© Шаламов Р. В., Носов Г. А.,
Литовченко О. А.,
Каліберда М. С., 2017

ISBN 978-966-97147-4-9

© ТО «Соняшник», 2017

ПЕРЕДНЄ СЛОВО

Дорогі читачі підручника! Ми звертаємося до дев'ятикласників, їхніх батьків і вчителів біології, оскільки сподіваємося, що саме ці три групи людей читатимуть наш підручник. Про що він? На обкладинці є слово «Біологія», а це означає, що він присвячений науці про життя. І це справді так. Він про життя, його різноманітність, особливості, закономірності й про все те, що ми про нього знаємо. Ми — це людство. Звичайно, усі знання людства про життя не умістилися на сторінках цієї книжки, і, правду кажучи, автори не володіють усіма ними. Проте ми прагнули, аби читання цієї книжки було цікавим, корисним і пробудило у вас бажання дізнатися про життя більше.

Ключове поняття біології — життя — дуже складне для визначення, проте всі люди світу розуміють, що більшої цінності, аніж життя, немає. Тут ми маємо на увазі не тільки людське життя, але й життя інших живих істот, природи загалом. І хоча людська діяльність тією чи іншою мірою буває пов'язана з відбиранням життя, це не спростовує попереднього твердження про його цінність. Біологія якраз і має на меті вивчити феномен життя в усьому його розмаїтті, складності й цінності.

На сторінках підручника ви побачите портрети людей, які зробили значний внесок у створення науки про життя. Це відомі вчені, які жили доволі давно чи які живуть і зараз. «Творення» знань є процесом безупинним, і тому між параграфами ви знайдете кілька доповнень, написаних молодими людьми. Саме ці молоді вчені сьогодні стоять в авангарді біологічної науки, хоча зовсім недавно вони навчалися в українських школах. Ми попросили їх долучитися до створення нашого підручника з двох міркувань: по-перше, щоб розповісти вам дуже цікаві і важливі факти про життя, що не увійшли до основних текстів, а по-друге, аби показати вам, що можна стати успішним, присвятивши себе науці.

Після кожного параграфа є доволі великий за обсягом розділ «Поміркуймо». Його перші дві частини («Знайдіть одну правильну відповідь» і «Сформулюйте відповідь кількома реченнями») містять нескладні завдання й призначені для всіх школярів, зокрема й для тих, хто не пов'яже свого життя з біологією, медициною, біотехнологіями чи іншими біологічними дисциплінами. Ми поважаємо цих людей, їхній вибір і звертаємося до них на «ви». Решта завдань призначена для тих із вас, хто вже визначився з майбутнім напрямом діяльності й вирішив, що займатиметься вивченням життя. Ми ставимося до вас як до колег і близьких друзів, тому і звертаємося на «ти» («Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи» і «Дізнайся самостійно та розкажи іншим»). Учителі можуть використовувати ці завдання як для самоосвіти школярів, так і для залучення знавців біології до пояснення навчального матеріалу. Останній розділ — «Проект для дружної компанії» створено для тих, хто любить не тільки читати й писати, а ще й програмувати та експериментувати: зсипати, зливати, вирощувати, відрізати, кип'ятити тощо. Це прості й цікаві роботи, виконання яких наблизить вас до розуміння таємниць життя.

Автори висловлюють щире подяку своїм учителям і учням! Думки про вас не полишали нас під час роботи над підручником. Ми мали чітку внутрішню настанову на те, щоб виправдати сподівання тих, хто вчив нас, і бути цікавими і корисними для тих, кого вчимо ми. Маємо надію, наша робота буде корисною для вас.

**Успіхів нам усім у пізнанні такого прекрасного
й унікального явища, яким є життя!**

§ 1. Біологія як наука

Біологія — комплекс наук про життя

Біологія — наука про життя, і це вам вже дуже добре відомо. Життя — явище доволі складне та багатогранне, і так само, як життя, складна й біологія. Біологи вивчають живих істот на найрізноманітніших рівнях, починаючи від тих проявів життя, які не видно навіть у найпотужніші електронні мікроскопи, закінчуючи глобальними, що охоплюють усі живі організми на планеті. Біолога можна уявити собі зі сачком чи гербарною текою в полі; з пробірками та піпеткою в лабораторії; за програмуванням алгоритмів аналізу спадкової інформації біля комп'ютера чи за вивченням структури молекул за допомогою найскладніших фізичних приладів.

Таке різноманіття біологічних фахів зумовлено тим, що біологія — це складна наука, яка об'єднує багато інших дисциплін (табл. 1.1).

Таблиця 1.1. Деякі біологічні дисципліни

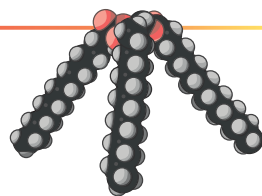
Ботаніка	наука про рослини
Зоологія	наука про тварин
Біохімія	наука про хімічний склад живих організмів і хімічні процеси в них
Біофізика	наука про фізичні процеси, що відбуваються в живих організмах
Молекулярна біологія	наука про механізми збереження і передачі спадкової інформації
Фізіологія	наука про функціонування живого організму
Біоінформатика	наука про інформаційні біополімери — білки та нуклеїнові кислоти, а також про створення молекул із заданими властивостями
Генетика	наука про спадковість і мінливість
Екологія	наука про взаємодію організмів між собою та з навколишнім середовищем

Водночас біологія тісно пов'язана з іншими науками. У біологічних дисциплінах широко застосовуються підходи багатьох галузей знання — фізики, хімії, математики, інформатики. На стику наук виникли біофізика, біохімія, молекулярна біологія, біоінформатика (рис. 1.1). Різноманітні біологічні дослідження створюють фундамент для медицини, фармакології, сільського господарства, біотехнологій.

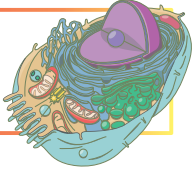
Вивчення рівнів організації живого дає змогу зрозуміти життя краще

Хоча життя за своєю суттю — явище неподільне (воно або є, або його немає), для вивчення дуже зручно розглядати все живе на різних рівнях його організації. Кожен рівень має свої унікальні властивості, і такий поділ, попри його умовність, дає змогу зрозуміти феномен життя повніше та краще.

Молекулярний рівень. Незважаючи на те, що на молекулярному рівні організації зазвичай життя не проявляється (молекула не може бути живою чи мертвою),



вивчення молекул, із яких складаються живі істоти, прояснює механізми функціонування. Молекулярний рівень організації живо-го є предметом вивчення біохімії, біофізики та молекулярної біології.



Клітинний рівень — пер-ший рівень, на якому виникає життя. Клітина — елементар-на одиниця всього живого, і її вивчення є, без перебільшен-ня, ключовим для розуміння сутності життя. Клітинна біологія — біологічна наука, що ви-вчає клітинний рівень.

Орґано-тканинний рівень. У багатоклітинному організмі клітини об'єднуються в тканини й органи. Ці об'єднання працюють як функціо-нальні одиниці живого організму. Принципи функціонування органів ви-вчає фізіологія, їх будову — анатомія, а типи тканин — гістологія.



Організмний рівень. Поряд із клітинним цей рівень є клю-човим для розуміння такого явища, як життя. Організм здатний функціонувати як цілісна незалежна одиниця, підтримувати своє існування та розмножуватися. Цей рівень організації життя є пред-метом вивчення багатьох наук, як-от: анатомія, фізіологія, генетика, біологія розвитку, ембріологія.

Популяційно-видовий рівень — перший надорґанізмний рівень. На цьому рівні організації проявляється безперервність життя: хоча три-валість життя окремих організмів обмежена, популяція потенційно без-смертна, як і біологічний вид загалом. Передусім цей рівень організації є цікавим для екології, популяційної генетики й еволюційної біології.



Екосистемний рівень — надорґанізмний рівень, на яко-му проявляються зв'язки організмів різних видів між собою та з довкіллям. Екосистемний рівень вивчає наука екологія.

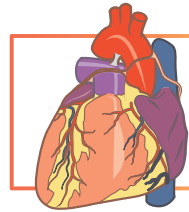
Біосферний рівень — глобальний рівень, що об'єд-нує всіх живих істот на планеті. Цей рівень є предметом вивчення екології та вчення про біосферу.

Методи біологічних досліджень використовують для вивчення життя

Кожен розділ біології використовує багато власних методів вивчення біологічних об'єктів. Водночас є низка загальних підходів, спільних для всіх біологічних наук.



Рис. 1.1. Перетини біології з іншими науками



Спостереження було основним методом на початковому етапі розвитку біології, але не втратило свого значення й сьогодні. Під час спостереження вчений констатує наявні факти, але не впливає на перебіг процесу.

Опис. Щоб спостереження мало сенс, його треба описати. Описи, хоч і відображають інтерпретацію спостереження дослідником, мають бути точні та об'єктивні, тоді стає можливим порівняння описів між собою.

Порівняння даних — це ще не експеримент, але перший крок до нього. Порівняння дає змогу встановлювати закономірності у природі.

Експеримент. Принципова відмінність експерименту від спостереження в тому, що експериментатор втручається в природний перебіг подій і впливає на об'єкти дослідження різними факторами. Нині цей метод є провідним у біології.

Математичні методи та моделювання. Статистичний аналіз отриманих даних — необхідний етап перевірки того, чи не є виявлені закономірності результатом звичайної випадковості. Іноді, накопичивши факти, можна побудувати математичну модель об'єкта чи явища, що дуже полегшує висунення та перевірку наукових гіпотез. На підставі наявних даних висувається **гіпотеза** — можливе пояснення причин спостережуваних явищ. Дуже важливо, щоб гіпотеза була перевірюваною, тобто щоб, спираючись на неї, можна було передбачити нові факти. Така багаторазово перевірена та підтверджена гіпотеза стає **науковою теорією**.

Для чого треба вивчати біологію?

Можливо, хтось думає, що «біологія ніколи не знадобиться нам у житті» і що можна було б витратити ці кілька годин на тиждень набагато корисніше? Ми вважаємо такий погляд цілком неправильним. По-перше, біологія — один із найбільш практично застосовуваних предметів шкільної програми. На уроках біології ви отримуєте знання про принципи впорядкування й функціонування людського організму, збереження здоров'я та початкові відомості з медицини. Уже лише цього було б достатньо, аби виправдати час, присвячений нашому предмету.

Біологія допомагає сформувати такий світогляд, що дає можливість зрозуміти чимало про саму людину та її місце в природі. Відсутність такого світосприйняття призводить до жахливих наслідків, іноді в глобальних масштабах. Наслідком нерозуміння законів популяційної генетики нацистами в Німеччині стало винищення мільйонів людей нібито з метою «покращення нації». Незнання законів екології урядом Китаю в 1950-ті роки спричинило масовий голод і загибель 15 мільйонів людей. Нехтування Микитою Хрущовим у СРСР у 1960-ті роки найпростішими ботанічними знаннями призвело до занепаду сільського господарства та необхідності закуповувати пшеницю за кордоном.

XXI століття називають століттям біології. Запаморочливі успіхи сучасної біотехнології, генної інженерії, біоінформатики та біомедицини відкривають перед людством нові обрії, але водночас порушують нові проблеми. Знання біології необхідне, аби розібратися в усьому різноманітті нових технологій, продуктів і медикаментів, адже саме на «біологічній» неграмотності роблять гроші нечесні ділки. Чи можна вживати в їжу генетично модифіковані продукти? Чи є етичним лікування спадкових захворювань людини методами генної терапії? А клонування людини? Хто такі «діти трьох батьків» та які захворювання можна відвернути за допомогою цієї технології? Кожна людина, яка вивчала біологію в школі, має відповісти на ці запитання.

Ми хотіли б навчити вас розуміти та любити життя в усіх його проявах. Ми намагатимемося показати, які чудові та цікаві всі живі істоти на всіх рівнях їхньої організації. Ба більше, людина — це ж теж жива істота, тому ми сподіваємося, що цей підручник допоможе вам також краще розібратися не лише в довіллі, а й у собі.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1** Який рівень організації живого вивчає біохімія?
A молекулярний **Б** клітинний **В** організмий
Г надорганізмий **Д** біосферний
- 2** Гіпотезу від наукової теорії відрізняє те, що
A теорія — це багаторазово підтверджена гіпотеза
Б гіпотеза — це багаторазово підтверджена теорія
В гіпотезу висувають на підставі експериментів, а теорію — на підставі спостережень
Г гіпотеза — результат досліджу, а теорія — математичного моделювання
Д гіпотеза стає теорією відразу після статистичного аналізу даних
- 3** На якому рівні організації феномен життя проявляється вперше?
A молекулярному **Б** тканинному **В** організмийому
Г клітинному **Д** біосферному
- 4** Статистичний аналіз даних потрібен для того, щоб
A відрізнити реальні закономірності від випадкових збігів
Б підганяти експериментальні результати під гіпотезу
В модифікувати гіпотезу під експериментальні дані
Г коригувати спостереження, проведені в різний час
Д моделювати біологічні процеси

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

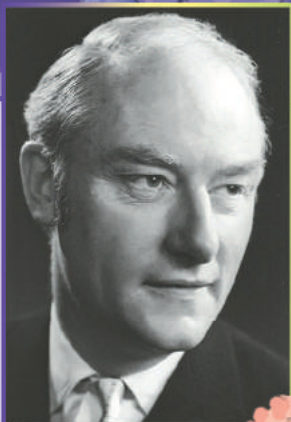
- 5** Для чого біологові можуть знадобитися глибокі знання математики? Для яких біологічних наук математика особливо важлива?
- 6** У чому відмінність між спостереженням та експериментом?
- 7** Біологія та медицина — дві взаємопов'язані науки. Що є спільним і в чому відмінності в їхніх галузях дослідження?
- 8** Як би ви спонукали молодшого брата або молодшу сестру вивчати біологію?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 9** Які типи моделей застосовують у біології? У яких випадках є потрібним створення моделей?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

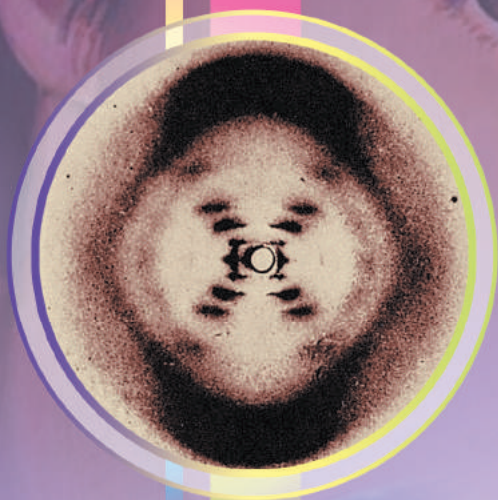
- 10** Біоінформатика — молода галузь біології, що стрімко розвивається. Які завдання вона вирішує? Як вона пов'язана з такими біологічними дисциплінами, як молекулярна біологія і генетика?
- 11** Живі істоти до сьогодні були виявлені лише на Землі. Що ж тоді вивчає космічна біологія?



Almost all aspects of life are engineered at the molecular level, and without understanding molecules we can only have a very sketchy understanding of life itself.

Francis Crick

Rosalind Franklin



РОЗДІЛ 1

Хімічний склад клітини та біологічні молекули

§ 2. Вода

Земне життя є надто обводненим

Безсумнівно, вода є однією з найважливіших речовин на Землі. Саме наявність значної кількості рідкої води на поверхні планети уможливила існування життя. Причини великого вмісту води на Землі порівняно з її вмістом на інших твердих планетах Сонячної системи досі залишаються не з'ясованими. Багато вчених вважають, що вода була занесена на Землю кометами на ранніх стадіях формування планети. Сьогодні вода вкриває 71 % земної поверхні та становить приблизно 0,05 % від маси Землі. У живих організмах вміст води коливається від 60 до 99 %.

Молекула води складається з атомів Оксигену й Гідрогену

Вода є бінарною неорганічною сполукою, молекули якої складаються з одного атома Оксигену та двох атомів Гідрогену (рис. 2.1). Незважаючи на те, що молекула води електронейтральна, заряд у ній розподілений нерівномірно: на атомі Оксигену накопичується надлишковий негативний заряд, а на атомах Гідрогену — надлишковий позитивний, тобто молекула води — це **диполь**. Саме завдяки полярній природі молекул вода є чудовим розчинником інших полярних сполук (наприклад, цукрів і спиртів), а також солей. Згідно з класичними уявленнями, солі під час розчинення розпадаються на заряджені частинки — **йони** (рис. 2.2). При цьому завдяки кулонівським силам протилежно заряджені йони притягуються один до одного, що перешкоджає розчиненню солей. Проте вода сильно послаблює сили притягання між йонами, формуючи навколо них **гідратні оболонки**.

Іншою особливістю води є наявність водневих зв'язків. Між атомом Гідрогену (із частковим позитивним зарядом) однієї молекули й атомом Оксигену (із частковим негативним зарядом) іншої молекули виникає електростатична взаємодія. Такі взаємодії назвали **водневими зв'язками** (рис. 2.3). Водневі зв'язки значно міцніші за звичайні міжмолекулярні взаємодії, хоча й поступаються міцністю ковалентним зв'язкам. Саме завдяки наявності водневих зв'язків вода має високу теплоємність, високі температури кипіння та плавлення, а також інші аномальні властивості.

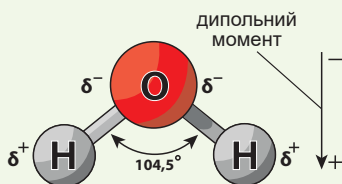
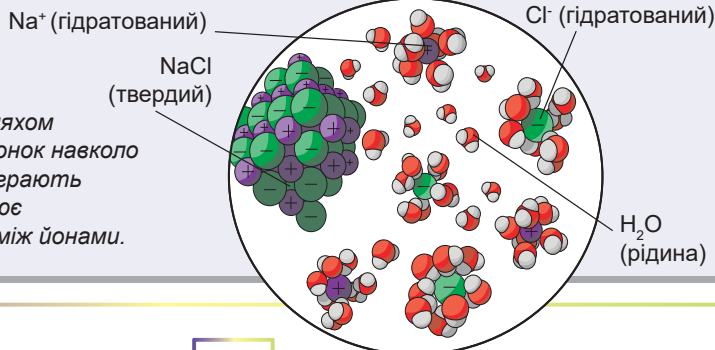


Рис. 2.1. Будова молекули води

Рис. 2.2. Розчинення кухонної солі у воді

Вода полегшує процес розчинення електролітів шляхом формування гідратних оболонок навколо йонів. Гідратні оболонки відіграють роль ізолятора, що послаблює електростатичні взаємодії між йонами.



Вода має багато аномальних властивостей

Завдяки наявності між молекулами водневих зв'язків вода має аномально високі температури плавлення (0 °С при тиску 1 атм) і кипіння (100 °С при тиску 1 атм). Тому за стандартних умов (температура 25 °С та тиск 1 атм) вода є рідиною. Для порівняння: близькі за структурою та масою сірководень, амоніак і метан — гази¹.

Вода має аномально високу теплоємність: щоб нагріти 1 кг води на 1 °С, треба витратити 4,2 кДж енергії. Тому навіть для незначної зміни температури води потрібні великі витрати енергії. Випаровування води також пов'язане зі значними витратами теплоти, що дає змогу живим організмам використовувати воду як терморегулятор.

Ще одна загальновідома аномалія: вода має максимальну густину при +4 °С, тому лід плаває в рідкій воді й не тоне. Для більшості інших сполук тверда фаза виявляється густішою за рідку. Секрет низької густини льоду також криється у водневих зв'язках: за низької температури хаотичний рух молекул зведений до мінімуму, тому всі молекули води впорядковані в кристалічну структуру, яка підтримується водневими зв'язками. За вищої температури відбувається розрив частини водневих зв'язків і перехід води в рідкий стан — менш упорядкований, але щільніший (рис. 2.4). Саме тому взимку водойми не промерзають до дна, а лише вкриваються шаром льоду, що дозволяє риbam виживати.

Організми використовують воду з різною метою

Унікальні властивості води визначають її ключову роль у живих організмах. Вода є головним розчинником у клітині, становлячи приблизно 70 % маси клітини. Лише у водному розчині великі біологічні молекули, із якими ви ознайомитеся найближчим часом, можуть набувати правильної просторової форми й нормально функціонувати.

Проте чи всі речовини однаково добре розчиняються у воді? Зрозуміло, що не всі. Є численні групи сполук, які взагалі у воді не розчиняються. Якби всі частини клітини розчинялись у воді, то клітина дуже швидко розпалася б (тобто розчинилася), а отже, і припинила б існувати як структурне ціле. Саме тому величезне значення має розчинність тієї чи іншої речовини у воді. За здатністю розчинитись у воді всі речовини можна поділити на дві групи — **гідрофільні** та **гідрофобні**². До першої групи належать полярні речовини,

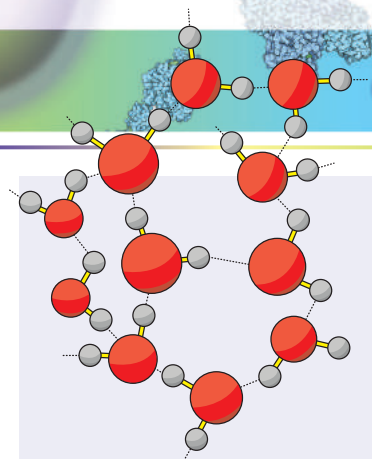


Рис. 2.3. Мережа водневих зв'язків у воді

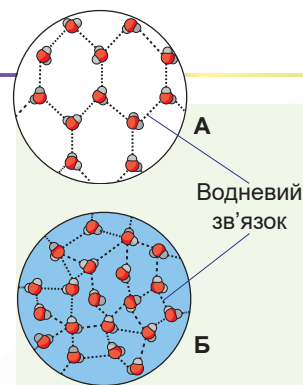


Рис. 2.4. Структура льоду (А) та рідкої води (Б)

1 Тут у читача може виникнути запитання, чому сірководень та амоніак не утворюють водневих зв'язків. Насправді вони їх утворюють, але міцність цих зв'язків значно нижча, ніж у води. Секрет міцності водневих зв'язків між молекулами води полягає в тому, що Оксиген є більш електронегативним атомом, ніж Сульфур чи Нітроген. Унаслідок цього він сильніше відтягує електрони з Гідрогену, що спричиняє утворення більших надлишкових зарядів на атомах. У результаті Гідроген та Оксиген різних молекул притягуються сильніше.

2 Від гр. *hydor* — вода, *philia* — любов, *phobos* — страх.

здатні добре розчиняються у воді. До другої — нерозчинні у воді речовини, такі як жири та подібні до них.

Завдяки різній розчинності гідрофобні речовини можуть розділяти ділянки всередині клітини чи цілі клітини. Як побачимо далі, усі біомембрани, що оточують клітини, складаються з гідрофобних речовин.

Як добрий розчинник для багатьох речовин, вода здатна транспортувати їх у живому організмі. Згадаймо хоча б рух речовин ксилемою та флоемою рослин чи транспортну функцію плазми крові.

Вода — майже нестискувана рідина, тому вона виконує опорну функцію. Більшу частину дозрілої рослинної клітини становить вакуоля, наповнена рідиною під тиском. Саме завдяки цьому тискові клітини й органи рослин зберігають свою форму. За втрати клітинами води ми спостерігаємо в'янення рослин, що напругу пов'язано зі зменшенням тиску у вакуолі (рис. 2.5).

Варто зауважити, що вода є не лише середовищем, у якому взаємодіють різні біологічні молекули, а й учасником хімічних реакцій. Так, у процесі фотосинтезу, який здійснюють рослини, вода є однією з речовин, із яких потім будуть побудовані молекули органічних сполук. Процес травлення також відбувається за безпосередньої участі молекул води: вона потрібна для розщеплення великих молекул на дрібніші.

Насамкінець зазначимо, що завдяки високій теплоємності води живі організми використовують її для терморегуляції. Організми миттєво не замерзають на морозі та не перегріваються в спеку саме тому, що містять велику кількість води. А такий процес, як випаровування поту, супроводжується втратою значної кількості теплоти та охолодженням організму.

Неорганічні речовини організмів здебільшого розчинені у воді

Уміст клітин — це водний розчин, у якому, крім молекул води, є багато різних органічних і неорганічних речовин. Значну частину внутрішньоклітинної та міжклітинної рідини становлять водні розчини неорганічних йонів. Серед неорганічних аніонів (негативно заряджених йонів) у клітині переважають хлорид- і фосфат-іони. Хлорид-аніон є як ззовні, так і всередині клітини, натомість фосфат-аніон переважає у внутрішньоклітинному середовищі. Серед катіонів (позитивно заряджених йонів) домінують йони лужних (Натрій, Калій) та лужноземельних (Кальцій і Магній) металів. При цьому спостерігається асиметрія розподілу йонів: у міжклітинній рідині більше йонів Натрію та Кальцію, а у внутрішньоклітинній — йонів Калію та Магнію¹. Йони лужних і лужноземельних металів відіграють найрізноманітніші ролі.

Саме вони залучені до утворення різниці електричних потенціалів на мембрані нервових клітин, що забезпечує передачу нервового імпульсу. Йони Магнію вкрай



Рис. 2.5. В'янення рослин — прямий наслідок втрати води клітинами

¹ Це твердження не завжди правильне: часто всередині клітини є обмежені мембраною ділянки, у яких концентрація йонів Кальцію може значно перевищувати концентрацію ззовні клітини. Утім ці ділянки відгороджені від звичайного внутрішньоклітинного середовища та є «коморами» йонів Кальцію всередині клітини.

потрібні для нормального функціонування багатьох великих біологічних молекул. Йони Кальцію залучені до таких процесів, як м'язове скорочення та передача сигналів усередині клітин.

Деякі неорганічні речовини міжклітинного середовища є нерозчинними

Окрім важливої ролі всередині клітини, неорганічні сполуки виконують значущу роль поза клітиною. Так, достатня кількість йонів Кальцію в плазмі крові потрібна для згортання крові та припинення кровотечі. Шлунковий сік містить до 5 % хлоридної кислоти, необхідної для процесів розщеплення білків і знищення бактерій, що потрапили в шлунок разом із їжею. Певна кислотність крові підтримується, насамперед, завдяки наявності в крові карбонат- і фосфат-іонів: вони підтримують постійну кислотність плазми крові, якщо виникає загроза її зміни. Багато речовин важливі для організмів і в нерозчиненому стані. Так, кальцій ортофосфат і кальцій карбонат становлять до 70 % маси сухої кісткової тканини людини¹, забезпечуючи високу міцність кісток і зубів. Солі Кальцію та Стронцію є основою скелета й в інших істот, входячи до складу мушель молюсків та одноклітинних, а також панцирів раків.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- Для перенесення теплоти по організму використовується
А залізо Б гемоглобін В кальцій Г вода Д кальцій фосфат
- Тіло людини масою 70 кг містить 65 % води. Щоб нагрітися на 1 градус, ураховуючи, що поглинає теплоту лише вода, тілу потрібно поглинути теплоти
А 191 кДж Б 294 кДж В 273 кДж Г 452 кДж Д 4,2 кДж
- У внутрішньоклітинному просторі більше, ніж у міжклітинному, йонів
А Na^+ та Cl^- Б PO_4^{3-} та Mg^{2+} В Cl^- та PO_4^{3-}
Г Ca^{2+} та Cl^- Д Na^+ та K^+
- Під час передачі нервового імпульсу позитивно та негативно заряджені боки мембрани міняються через перенесення йонів
А Na^+ та Cl^- Б PO_4^{3-} та Mg^{2+} В Cl^- та PO_4^{3-}
Г Ca^{2+} та Cl^- Д Na^+ та K^+
- Уміст якого елемента у висушеній кістці найбільший?
А К Б Са В Mg Г Sr Д Na

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- Як змінилися б властивості води, якби між її молекулами не виникали водневі зв'язки?

¹ Насправді до складу міжклітинного матриксу кісткової тканини частіше входять не наведені речовини, а кальцій гідроксиапатит складу $\text{Ca}_{10}(\text{OH})_2(\text{PO}_4)_6$.

- 7) До яких наслідків для організму призводить зменшення в ньому води в похилому віці?
- 8) Чому, на відміну від води, густина твердого аміаку більша за густину рідкого?
- 9) Собаки в спекотну погоду дихають відкритим ротом із висунутим вологим язиком. Які властивості води та як допомагають собакам боротися зі спекою в такий спосіб?
- 10) Схарактеризуйте порушення в роботі організму людини, що виникають у разі нестачі Кальцію.
- 11) Чому для створення кислого середовища в шлунку організм утворює хлоридну, а не якусь іншу кислоту?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 12) Оскільки внутрішній простір організмів заповнений водою, то нерозчинні в ній сполуки — жири та багато солей — не мали б транспортуватися, а мусили б накопичуватися в місці виникнення. У які способи організми вирішують цю проблему?
- 13) Чому основними катіонами організму є катіони лужних і лужноземельних металів, а не інші катіони?
- 14) Які хвороби та як призводять до зневоднення організму? Чи достатньо для боротьби зі зневодненням пити воду?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 15) У міжклітинній рідині підтримується певна концентрація неорганічних йонів. Що станеться з клітинами, якщо їх помістити в розчин, концентрація солей у якому в 10 разів більша або менша, ніж у клітині?
- 16) Клітини багатьох організмів здатні витримувати зниження температури нижче нуля без замерзання внутрішнього вмісту. Які стратегії захисту клітин від замерзання використовують такі організми?

Проект для дружньої компанії

- 17) Значення органічних і неорганічних речовин для міцності та гнучкості кістки.
 - 1) З'їжте курку, а очищені від м'яких тканин кістки промийте водою та просушіть. Обов'язково збережіть кілька кісток для порівняння.
 - 2) Помістіть кілька кісток у банку й залийте їх оцтом (розчин оцтової кислоти). Щоб оцет не тхнув, щільно закрийте банку кришкою. Через 3–5 днів зберігання дістаньте кістки, промийте водою та просушіть.
 - 3) Інші кістки прожарте на відкритому вогні впродовж різного часу. Пам'ятайте, що горіння органічних речовин зумовить появу різкого неприємного запаху, тому працюйте в добре провітрюваному приміщенні. Зачекайте, поки кістка не почорніє від органічних сполук, що обвуглилися. Обережно остудіть кістки.
 - 4) Принесіть і покажіть однокласникам, як змінилися міцність і гнучкість кісток у результаті дослідів. Поясніть зміни, що відбулися.

§ 3. Білки

Білки — найрізноманітніші органічні компоненти будь-якої клітини

Як ми вже з'ясували, масова частка води в живих організмах найбільша. Тобто органічних речовин менше, але вони більш різноманітні за будовою та біологічною роллю. Назви багатьох із них ви могли чути на уроках біології в попередніх класах. Це, наприклад, вуглеводи, білки, жири. Але й із-поміж цих речовин своїм структурним і функціональним різноманіттям вирізняються білки. Їхні молекули можуть бути будівельним матеріалом, моторами, брати участь у хімічних реакціях і захисті організму, сприймати сигнали, транспортувати інші молекули, а також виконувати безліч біологічних функцій. Про білки йтиметься в цьому параграфі. Білки настільки різноманітні, що лише в організмі людини є близько 60 000 їх видів. А загалом у живій природі їх може налічуватися понад мільярд. У чому ж причина такого різноманіття білків?

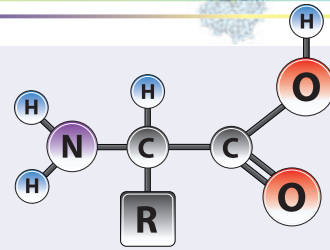


Рис. 3.1. Загальна формула амінокислоти

Амінокислоти відрізняються одна від одної своїми R-групами. До їх складу можуть входити гідрофільні та гідрофобні, кислотні й основні, заряджені та незаряджені групи атомів. Таким чином, набір амінокислот у білковій молекулі визначає її фізико-хімічні властивості. Із формулами окремих амінокислот можна ознайомитися в будь-якому підручнику з біохімії чи тут:



Білки — великі молекули зі складною будовою

Відповідь криється в будові білка. Білок є полімерною молекулою, що складається з мономерних ланок — залишків **амінокислот** (рис. 3.1), з'єднаних між собою в лінійний¹ ланцюжок. До складу таких ланцюжків може входити від 50 до кількох сотень амінокислотних залишків (рис. 3.2). Ці амінокислотні залишки в білкових молекулах різняться. У ході утворення тваринних і рослинних білків до складу їхніх молекул включається 21 різновид амінокислот.

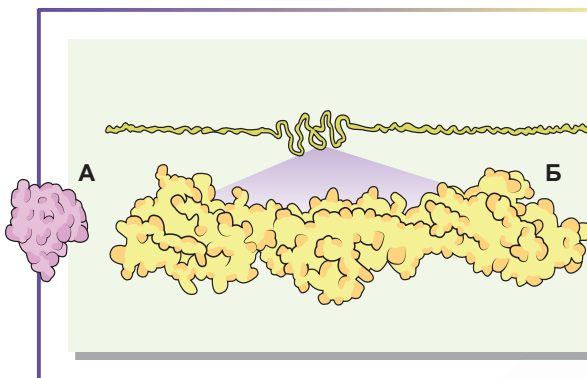


Рис. 3.2. Інсулін (А) та тітин (Б)

Білки різняться за формою й розмірами. На рисунку зображено гормон підшлункової залози інсулін — один із найменших білків, і тітин — один із найбільших білків. Докладніше з різноманіттям форм і розмірів білків та їхніх комплексів можна ознайомитися на сайті Міжнародного банку інформації про білки:



¹ Лінійний тут потрібно розуміти як нерозгалужений, тобто такий, що в ньому всі мономерні залишки з'єднані послідовно один за одним.

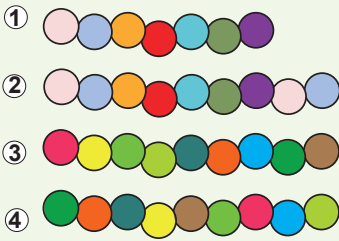


Рис. 3.3. Чотири амінокислотні ланцюжки, різні за довжиною, складом і послідовністю з'єднання

Ланцюжок 1 відрізняється від ланцюжків 2, 3 та 4 за довжиною. Ланцюжки 2, 3 та 4 мають однакову довжину, але ланцюжок 2 відрізняється від 3 та 4 за складом, а ланцюжки 3 та 4 — тільки послідовністю з'єднання.

Таким чином, білкові молекули відрізняються одна від одної розмірами (кількістю амінокислотних залишків), складом (набором амінокислотних залишків) і послідовністю їх з'єднання (рис. 3.3).

Білкові молекули складно організовані

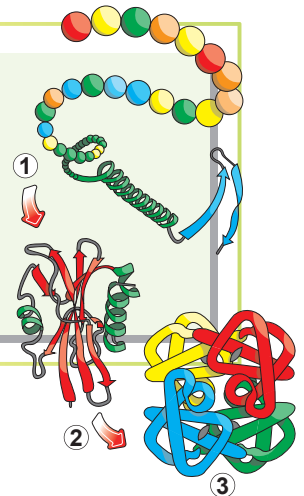
Отже, білкова молекула є лінійним полімером. Проте такі довгі молекули в організмах укладаються в структуру певної форми. Це досягається завдяки взаємодії різних ділянок білкової молекули одна з одною (рис. 3.4). Тільки набувши певної тривимірної структури, білкова молекула зможе виконувати свою біологічну функцію. Ця структура практично завжди визначається послідовністю амінокислот, але також перебуває під впливом низки факторів навколишнього середовища. Найважливіші з-поміж цих факторів — температура, кислотність і солоність.

Тривимірні структури білків дуже різноманітні, утім найпоширенішими є **глобулярні** та **фібрилярні**¹ білки. Глобулярні білки зазвичай є розчинними сферичними молекулами. Ці білки, як правило, працюють у розчинах (цитоплазмі, плазмі крові) і виконують транспортні, регуляторні, сигнальні й каталітичні функції. Так, наприклад, альбумін є глобулярним білком, він розчинений у плазмі крові і транспортує гідрофобні молекули по організму. Фібрилярні білки мають паличкоподібну структуру й здебільшого нерозчинні. Вони є структурним матеріалом для побудови внутрішньо- та позаклітинного каркасів. Наприклад, кератин — яскравий представник фібрилярних білків — створює основу епідермісу шкіри та його похідних: волосся, нігтів, кігтів, копит, рогів.

Тривимірна структура, побудована з одного амінокислотного ланцюжка, далеко не завжди функціонально активна. Для виконання своїх функцій таким ланцюжкам треба об'єднуватись у більші надмолекулярні комплекси. Усім відомий білок еритроцитів гемоглобін є саме таким комплексом: він складається із чотирьох глобулярних молекул (рис. 3.5).

Рис. 3.4. Рівні організації білкової молекули

Амінокислотний ланцюжок перетворюється на функціональний білок. 1. Шляхом взаємодії близько розташованих амінокислотних залишків формується локально впорядкована структура. 2. Віддалені ділянки амінокислотного ланцюжка взаємодіють одна з одною, формуючи тривимірну молекулу. 3. У деяких білків кілька амінокислотних ланцюжків об'єднуються, формуючи надмолекулярні комплекси. Етапи 1–3 можуть відбуватися як послідовно, так й одночасно.



¹ Від лат. *globulus* — кулька; *fibrilla* — волоконце, ниточка.

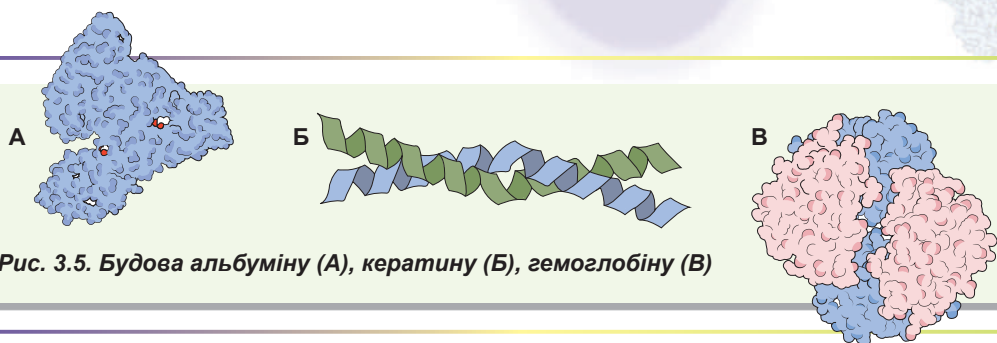


Рис. 3.5. Будова альбуміну (А), кератину (Б), гемоглобіну (В)

Біологічна роль білків

Описуючи будову білків, ми вже порушили питання про їхню біологічну роль. Отже, функції білків дуже різноманітні. Можна сказати, що білки беруть участь у здійсненні майже всіх процесів в організмі. У таблиці 3.1 наведено огляд біологічної ролі білків із прикладами.

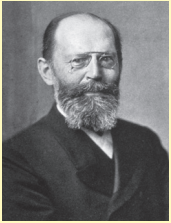
Таблиця 3.1. Біологічна роль білків

	Біологічна роль	Приклади	Опис
1	Структурна	Кератин	Формує основу епідермісу шкіри та його похідних
		Колаген	Формує основу міжклітинної речовини. На нього багаті хрящі, сухожилля, кістки
2	Транспортна	Гемоглобін	Білок еритроцитів. Транспортує кисень і вуглекислий газ
		Альбумін	Транспортує жирні кислоти, деякі вітаміни та лікарські засоби
3	Каталітична	Пепсин	Компонент шлункового соку, бере участь у травленні білків їжі
		Каталаза	Каталізує реакцію розкладання гідроген пероксиду на воду та кисень, чим захищає клітини від окиснення
4	Сигнальна	Родопсин	Світлочутливий білок сітківки ока
5	Захисна	Антитіла	Позаклітинні білки, що беруть участь в імунному захисті організму
6	Рухова	Міозин	Моторний білок м'язової тканини
7	Регуляторна	Інсулін	Гормон підшлункової залози, що регулює концентрацію глюкози в крові
8	Запасна	Овальбумін	Запасний білок пташиних яєць



Олександр Данилевський

Народився 1838 року в Харкові. Навчався в Другій харківській гімназії, потім закінчив медичний факультет Харківського університету. Працював у Харківському й Казанському університетах, Санкт-Петербурзькій імператорській військово-медичній академії, лабораторіях Німеччини, Австрії та Швейцарії. Запропонував теорію будови білкової молекули, довів, що шлунковий сік гідролізує білки, відкрив інгібітори травних ферментів анти-трипсин і антипепсин, які запобігають самоперетравленню стінок шлунково-кишкового тракту. Помер 1923 року в Петрограді (нині Санкт-Петербург).



Еміль Фішер

Народився 1852 року в німецькому місті Ойскірхен. Закінчив Страсбурзький університет. Працював у Мюнхенському, Ерлангенському, Вюрцбурзькому й Берлінському університетах. Фішер вивчав хімію білків і відкрив пептидний зв'язок, установивши, що саме з допомогою цього зв'язку амінокислотні залишки об'єднані в білкову молекулу. Ось що писав дослідник: «Оскільки білкові речовини тією чи іншою мірою беруть участь у всіх хімічних процесах, що відбуваються в організмі, з'ясування їхньої структури й перетворень має бути найважливішим для біологічної хімії». Водночас він вивчав хімію вуглеводів, дослідив будову молекул глюкози. Уперше синтезував глюкозу й фруктозу. У 1902 році стає лауреатом Нобелівської премії з хімії саме за дослідження хімії вуглеводів. Проте у своїй Нобелівській лекції Фішер сказав: «Поступово завіса, якою природа приховувала свої секрети, була привідхилена в питаннях, що стосуються вуглеводів. Попри це, хімічна загадка Життя не може бути розкрита доти, поки органічна хімія не вивчить інший, складніший предмет — білки». Помер 1919 року в Берліні.

Амінокислоти — замінні та незамінні компоненти організмів

Білки синтезуються з амінокислот, однак не всі амінокислоти, що потрібні для побудови білків, синтезуються в людському організмі. Такі амінокислоти мають назву **незамінні**¹. Вони мусять надходити до організму людини з їжею. Відомо вісім незамінних для людини амінокислот. Вони входять до складу тваринних і рослинних білків у різних співвідношеннях, тому в правильному раціоні повинні бути різноманітні білкові продукти (м'ясо, бобові, яйця, молочні продукти, риба).

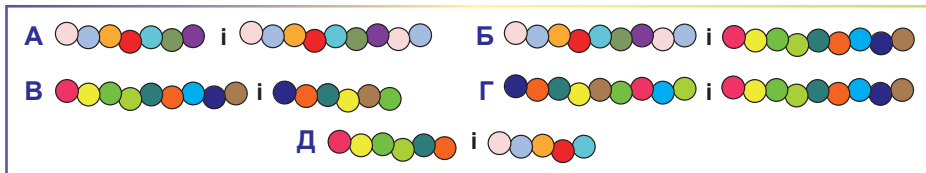
Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Якщо кружечками позначено залишки амінокислот, то що може бути фрагментом білка?



- 2 Які з двох фрагментів білків відрізняються тільки складом?



- 3 Який із білків складається з кількох амінокислотних ланцюжків?

А міоглобін Б гемоглобін В пепсин Г каталаза Д альбумін

1 На відміну від замінних, які організм здатен синтезувати сам з інших молекул.

- 4** Назва одного з білків походить від грецького слова *kolla* (клей), до якого додано суфікс *-gen* (той, що народжує). Цей білок утворює основу міжклітинної речовини сполучної тканини. На нього багаті хрящі, сухожилля, кістки. Про який білок ідеться?
- A** кератин **B** альбумін **B** гемоглобін **Г** колаген **Д** міозин
- 5** Якщо на свіжу ранку крапнути розчин гідроген пероксиду, можна спостерігати активне спінювання, спричинене розкладанням пероксиду. Із діяльністю якого білка пов'язане це явище?
- A** пепсину **B** трипсину **B** каталази **Г** міозину **Д** родопсину

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Чому білки називають найважливішим складником клітин будь-якого живого організму?
- 7** Схарактеризуйте біологічне значення білків. Що дає змогу білкам виконувати безліч найрізноманітніших функцій у живих організмах?
- 8** Білки практично ніколи не відкладаються про запас. Та все ж таки є запасні білки. Наведіть приклади запасних білків і вкажіть, у яких випадках запасним матеріалом є білки.
- 9** Наведіть кілька причин величезного різноманіття білків. Відповідь підтвердьте прикладами.
- 10** Як пов'язана роль конкретного білка з його тривимірною структурою? Чи можна за тривимірною структурою білка визначити його функцію в організмі? Наскільки точним може бути таке визначення?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Є хвороби людини, що пов'язані з порушенням структури тих чи інших білків. Наприклад, серпуватоклітинна анемія розвивається через заміну однієї амінокислоти на іншу в молекулі гемоглобіну. Багато хвороб спричинені зовсім незначними порушеннями в структурі ферментів (фенілкетонурія, таласемія, різні форми порфірій). Поясни, як такі незначні зміни в структурі білків призводять до суттєвих наслідків для організму.

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 12** Під час білкового голодування в дитячому віці розвивається квашіоркор — тяжка дистрофія, що супроводжується набряклістю. Набряклість також розвивається й у дорослих під час тривалого білкового голодування. Припусти механізм цього явища.
- 13** Чому білки — найполіфункціональніші молекули з усіх, що входять до складу нашого організму?
- 14** Сучасна наука про білковий набір клітини — протеоміка. Чому виникла ця наука та які її завдання?

Доповнення I



Артем Комісаров

Закінчив Харківську гімназію № 47 у 2009 році. Того ж року виборов бронзову медаль на Міжнародній біологічній олімпіаді в Японії. Закінчив університет у Гейдельберзі.

Зараз навчається в аспірантурі в Центрі геномної регуляції в Барселоні.

Малі органічні молекули. Мономери й полімери

Як ви вже знаєте, усе живе, зокрема й людина, складається з чотирьох основних класів органічних молекул: білків, жирів, вуглеводів і нуклеїнових кислот. Кожен із цих класів представлений тисячами й десятками тисяч молекул, іноді неймовірного рівня складності, але всі вони побудовані лише з декількох десятків типів базових, простих компонентів. Як таке можливо? Насправді еволюція пішла шляхом LEGO: маючи набір із деталей п'яти-шести типів і фантазії, можна побудувати потенційно нескінченну кількість конструкцій, що виконуватимуть будь-яку уявну функцію (рис. 1.1). Органічна хімія працює так само! Елементарні молекули називають **мономерами** (від грец. *monos* — один і *meros* — частина). Вони утворюють більш складні молекули, що називають **олігомерами** (*oligos* — декілька) та **полімерами** (*polys* — багато). Розглянемо зараз цей принцип на прикладі.

Наші клітини здатні синтезувати десятки тисяч видів білкових молекул, що виконують найрізноманітніші функції в клітині, і все це розмаїття побудовано лише з 21 типу мономерів — амінокислот. Усі амінокислоти мають одну спільну властивість — можливість утворення лінійних білкових полімерів. Водночас кожна амінокислота має свої унікальні властивості, як, наприклад, розмір, просторова структура, наявність позитивного чи негативного заряду, розчинність у воді, деякі специфічні хімічні властивості. Важливо пам'ятати, що молекулярний світ теж є тривимірним, тож, щоб краще зрозуміти, що таке протеїни, ми маємо мислити у тривимірному просторі.

Білки, або протеїни

Наші клітини здатні синтезувати десятки тисяч видів білкових молекул, що виконують найрізноманітніші функції в клітині, і все це розмаїття побудовано лише з 21 типу мономерів — амінокислот. Усі амінокислоти мають одну спільну властивість — можливість утворення лінійних білкових полімерів. Водночас кожна амінокислота має свої унікальні властивості, як, наприклад, розмір, просторова структура, наявність позитивного чи негативного заряду, розчинність у воді, деякі специфічні хімічні властивості. Важливо пам'ятати, що молекулярний світ теж є тривимірним, тож, щоб краще зрозуміти, що таке протеїни, ми маємо мислити у тривимірному просторі.

Уявіть собі послідовне згортання японського оригамі зі стрічки паперу. Так і ланцюжок із певної послідовності амінокислот визначає дуже специфічне згортання білкового полімеру в 3D-просторі (рис. 1.2).

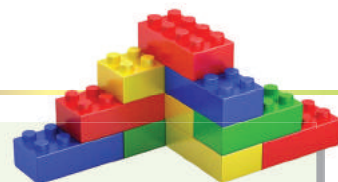


Рис. 1.1.

Біоорганічна хімія працює за принципом LEGO: з невеликої кількості простих елементарних частинок можна побудувати безліч різноманітних складних структур із будь-якими функціями.

Рис. 1.2.

Модель людського цитохрому С, надрукована на 3D-принтері. Ця модель є відображенням реальної структури білка, отриманої за допомогою сучасної кристалографії. Амінокислотний ланцюжок з'єднаний з іншою молекулою — гемом (на моделі сірий). Цитохром С бере участь у процесі дихання.



§ 4. Вуглеводи

Багато що в довкільлі складається переважно з вуглеводів

У попередньому параграфі ми зазначили, що найбільша різноманітність біологічних молекул властива білкам. Проте вони не є єдиними органічними речовинами, що входять до складу живих організмів. Якщо білки і є найрізноманітнішими біомолекулами, то найпоширеніші в біосфері представники іншого класу сполук — вуглеводи. З вуглеводами ви стикаєтеся щодня. Папір, на якому надрукований цей текст, майже повністю складається з вуглеводу **целюлози**. Цукор, який отримують із цукрової тростини чи цукрового буряка, є кристалами іншого вуглеводу — **сахарози**. Панцир рака значною мірою складається з вуглеводу **хітину**. Коли ви читаєте цей текст, фотони, відбиті від паперу, фокусуються кришталіком вашого ока на сітківці, але перед цим вони проходять крізь склисте тіло ока, що складається в основному з обводненої **гіалуронової кислоти**, теж вуглеводу. Вуглеводи становлять найбільшу частку сухої маси організму рослин, також і в організмі тварин виконують життєво важливі функції. Перетворення вуглеводів є основою хімічного й енергетичного обміну всіх живих організмів.

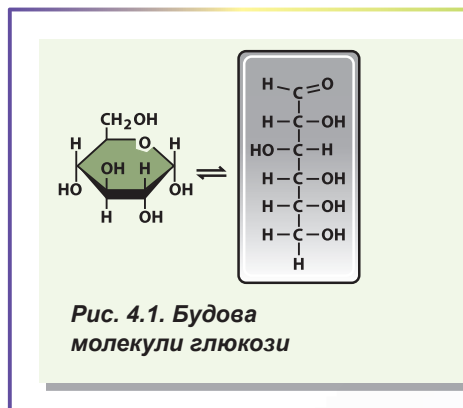
Склад молекул вуглеводів визначив їхню назву

Розгляньмо будову молекул вуглеводів на прикладі молекули **глюкози**. Це невелика (з погляду біохімії) молекула, побудована з атомів Карбону, Гідрогену та Оксигену. Формула глюкози може бути записана як $C_6H_{12}O_6$. Таке поєднання атомів і дало назву вуглеводам — до складу молекул входять вуглець та вода¹. На рисунку 4.1 зображено дві структурні формули глюкози: лінійна і циклічна. Розглядаючи лінійну формулу глюкози, ви можете звернути увагу на те, що: **1)** атоми Карбону з'єднані в лінійний ланцюжок; **2)** у молекулі міститься багато гідроксильних груп (-OH); **3)** молекулу увінчує група -CHO².

Ця група надто реакційноздатна та реагує з однією з гідроксильних груп, утворюючи в результаті циклічну структуру (схожу на змію, що кусає власний хвіст). У розчині є обидва варіанти структур. Ці структури можуть перетворюватися одна в одну, проте рівновага значно зміщена в бік циклічної (на одну молекулу лінійної глюкози припадає приблизно 5000 молекул циклічної глюкози).

Моно- та полісахариди — поширені в живій природі сполуки

Молекула глюкози є невеликою розчинною молекулою. Проте такі молекули можуть об'єднуватися одна з одною, утворюючи полімерні молекули. Якщо з'єднати молекули глюкози послідовно в лінійний ланцюжок, то вийде молекула **целюлози** — основного компонента клітинних стінок рослин і найпоширенішого органічного полімеру в біосфері. Таку молекулу називають **полісахаридом**, а поодинокую



1 У багатьох джерелах вуглеводи визначають як сполуки з формулою $C_nH_{2n}O_n$. Це визначення некоректне, оскільки йому не відповідають полісахариди (див. далі), а також вуглеводи, що містять Нітроген, Сульфур і Фосфор.

2 Ця група має назву карбонільна.

молекулу — **моносахаридом**. На відміну від білків, до складу амінокислотних ланцюжків яких входять різноманітні амінокислотні залишки, значна кількість вуглеводів (як, наприклад, уже згадувана целюлоза) побудовані з мономерних ланок одного типу.

Особливу роль у живих організмах відіграють також вуглеводи, молекули яких утворені з двох моносахаридних ланок, — **дисахариди**. Нижче наведено приклади деяких вуглеводів, що трапляються в живих організмах.

Глюкоза — моносахарид, дуже поширений у природі. Є основою для побудови більшості ди- та полісахаридів. У хребетних тварин транспортується кров'ю і є основним джерелом енергії для клітин мозку.

Фруктоза — моносахарид, що має ту саму загальну формулу, що й глюкоза, але іншу послідовність з'єднання атомів. Входить до складу деяких ди- та полісахаридів.

Сахароза — дисахарид, що складається із залишків глюкози та фруктози, з'єднаних між собою. Транспортується у флоемному соці рослин. Цукор є кристалічною формою сахарози.

Лактоза — дисахарид, що надає солодкого смаку молоку.

Целюлоза — лінійний полімер глюкози (рис. 4.2, А). Основний компонент клітинних стінок рослин і найпоширеніший органічний полімер у біосфері. Тварини не можуть розщеплювати целюлозу самостійно, проте травоядні містять мікроорганізми-симбіонти, які здатні її розщеплювати.

Крохмаль — полімер глюкози, що містить як лінійну (амілоза), так і розгалужену (амілопектин) фракції (рис. 4.2, Б). Крохмаль є основним запасним вуглеводом у рослин. Він відкладається в хлоропластах або в безбарвних видозмінених хлоропластах — амілопластах у вигляді крохмальних зерен. Найбагатші на крохмаль зерна злаків і бульби картоплі.

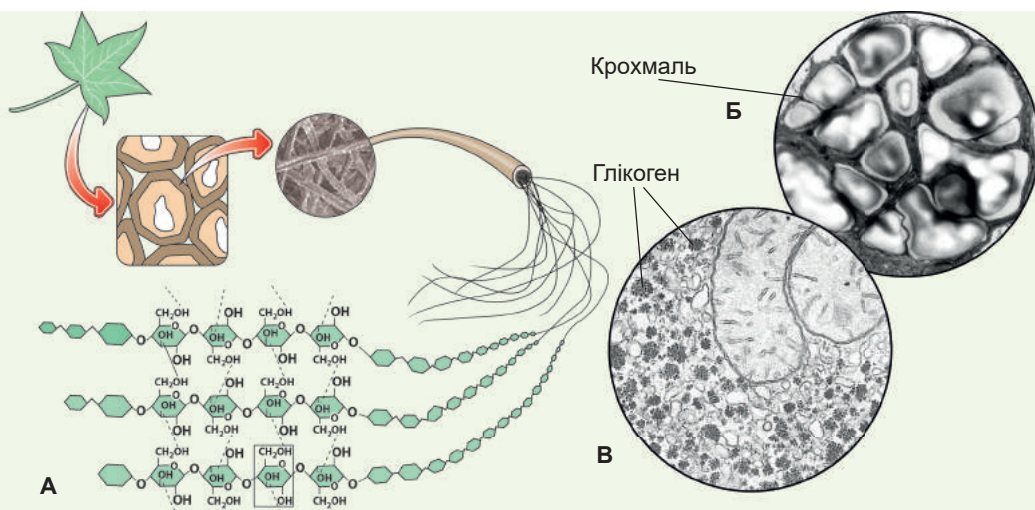


Рис. 4.2. Полісахариди

А. Целюлоза в клітинних стінках рослинних клітин. **Б.** Крохмаль у бульбах картоплі.

В. Гранули глікогену в клітинах печінки.

Глікоген — дуже розгалужений полімер глюкози (рис. 4.2, В). Є основним запасним полісахаридом у тварин. Найбагатші на глікоген печінка та м'язи, у цитоплазмі яких він відкладається у вигляді гранул. Під дією таких гормонів, як адреналін і глюкагон, клітини печінки розщеплюють глікоген до глюкози та виділяють її в кров. Натомість інсулін — стимулює поглинання глюкози клітинами печінки та її перетворення на глікоген.

Хітин — полісахарид, що входить до складу кутикули членистоногих, а також клітинної стінки грибів. На відміну від вуглеводів, описаних вище, хітин, крім Карбону, Гідрогену та Оксигену, містить Нітроген.

Гіалуронова кислота — лінійний полісахарид, що є основою міжклітинної речовини тварин. Це величезна молекула, що складається в середньому з 50 000 моносахаридних ланок. Найбагатші на гіалуронову кислоту хрящі, склисте тіло ока та дерма шкіри.

Біологічна роль вуглеводів не обмежується запасанням енергії

Стисло перелічимо основні функції вуглеводів.

Енергетична. Обмін вуглеводів — основа енергетичного обміну клітини. Саме вуглеводи утворюються під час фотосинтезу у зелених рослин і потім слугують основою для побудови інших органічних молекул. Окиснення вуглеводів у процесі дихання чи бродіння супроводжується виділенням енергії, яку потім може використати організм.

Структурна. Багато полісахаридів формують міцні каркаси: наприклад, целюлоза є основою клітинних стінок рослин, а з хітину побудовані клітинні стінки багатьох грибів і кутикули членистоногих.

Транспортна та запасна функція вуглеводів. Вуглеводи разносяться по багатоклітинному організму в транспортних формах. У хребетних тварин транспортною формою є глюкоза, у вищих рослин — сахароза. Запасні вуглеводи — це полісахариди, що накопичуються в клітинах¹ і можуть бути розщеплені пізніше з утворенням моносахаридів. У тварин типовим запасним вуглеводом є глікоген, а в рослин — крохмаль.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1) Запасним полісахаридом є
А колаген Б глікоген В целюлоза Г пепсин Д хітин
- 2) Клітинні стінки печериці утворені
А целюлозою Б крохмалем В глікогеном Г хітином Д муреїном
- 3) Розгалуженим полісахаридом є
А амілоза Б амілопектин В целюлоза Г хітин Д гіалуронова кислота
- 4) Найпоширеніший полісахарид у природі — це
А колаген Б глікоген В целюлоза Г пепсин Д хітин
- 5) У разі непереносимості лактози в їжу не можна вживати
А овочі Б фрукти В цукор Г молочні продукти Д рибу

¹ Зрідка — поза клітинами, як, наприклад, геміцелюлоза у клітинних стінках ендосперма хурми.

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6 Опишіть біологічну роль полісахаридів. Назвіть структурні полісахариди. Які з-поміж них найпоширеніші в природі?
- 7 Які властивості мусить мати речовина, щоб живі організми могли використовувати її як структурний матеріал?
- 8 Які полісахариди використовуються як запасний матеріал? Поясніть зв'язок будови молекул запасних полісахаридів з їхньою роллю.
- 9 Як пов'язані будова молекул глікогену та регуляція рівня цукру в крові?
- 10 У чому принципова відмінність транспортних і запасних вуглеводів? Чому ті самі речовини, як правило, не можуть бути водночас і транспортними, і запасними?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11 Целюлоза — найпоширеніший біополімер на планеті. Спробуй відповісти на запитання: чому в організмах тварин немає ферментів, потрібних для розщеплення целюлози, тобто чому вона не може слугувати для нас їжею?
- 12 Чому в печінці та м'язах тварин утворюються запаси вуглеводів у вигляді глікогену, незважаючи на те, що тваринний організм зберігає більшу частину енергії у вигляді запасів жирів?
- 13 Зазвичай рослини роблять запаси вуглеводів у вигляді полімерних речовин (крохмаль, інулін¹), проте деякі рослини запасують низькомолекулярні сполуки (сахарозу). Оціни переваги та недоліки таких різних стратегій запасання вуглеводів. Як ти гадаєш, чим зумовлене запасання тих чи інших форм вуглеводів?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 14 Чому тварини та рослини використовують різні речовини як запас вуглеводів? У чому принципова відмінність тваринних і рослинних запасних вуглеводів і чим вона зумовлена?
- 15 Які ще вуглеводи, окрім запасних, мають розгалужену будову? Поясни біологічний сенс цієї розгалуженості.

Доповнення II



Олександр Онікієнко

Закінчив Харківський фізико-математичний ліцей № 27 у 2004 році. Переможець всеукраїнських олімпіад і турнірів із хімії. Навчався в Харківському національному медичному університеті. Зараз працює кардіологом у Харківській обласній дитячій лікарні.

Про лактазну недостатність

Новонароджені отримують корисні речовини з материнського молока, тому що через незрілість системи травлення дитина не здатна перетравлювати продукти, які вживають дорослі. Поступово раціон дитини повинен розширюватися: так стимулюється продукування біологічно активних речовин, які допомагають травленню (ферментів). Коли їжа стає все

1 Подібно до крохмалю, інулін слугує запасним вуглеводом, є у багатьох рослинах, переважно родини Складноцвіті (топінамбур, цикорій, артишок, кульбаба). Складається із залишків фруктози.

більш різноманітною, можна сказати, що дитина переходить на «дорослий» тип харчування, а отже, материнське молоко вже не є таким необхідним. Сигналом про такий перехід є зниження здатності засвоювати молоко.

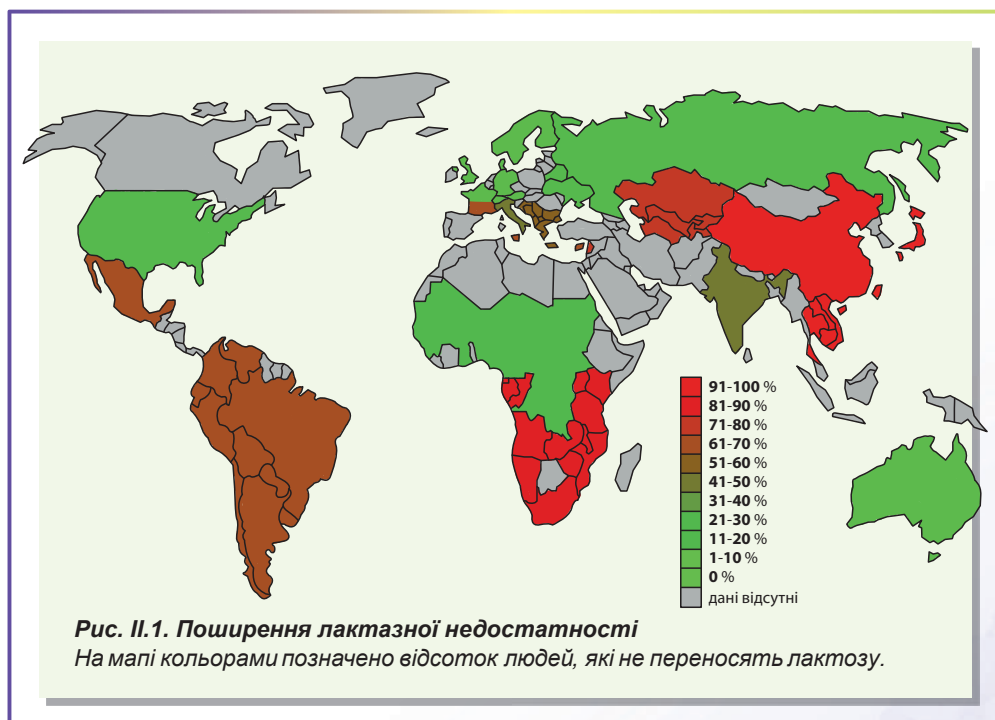
При цьому зменшується вироблення спеціального ферменту — лактази, який допомагає під час засвоєння лактози — дисахариду, що міститься в молоці. У такий спосіб мати могла зрозуміти, що вже може вигодовувати наступну дитину. Неможливість засвоювати лактозу називають лактозною непереносимістю, або лактазною недостатністю.

Вважається, що до льодовикового періоду всі дорослі мали лактозну непереносимість, а отже, не вживали молока. А близько 5 тисяч років до нашої ери з'явилися кочівники-скотарі, у яких у ході еволюційного розвитку відбулася мутація гена, що дало їм можливість засвоювати молоко. Добра переносимість лактози дала носіям цього гена переваги в боротьбі за виживання й можливість розширити території проживання. Адже молоко лише однієї корови дає змогу пережити зиму цілій родині. Більш трудомістка й ризикована альтернатива — утримувати ціле стадо заради м'яса.

Окрім того, молоко містить вітамін D, який ми отримуємо з деякими немолочними продуктами. Наявність його в молоці дозволила популяції мігрувати на північ Європи, на той час у зовсім пустельну місцевість, не боячись захворіти на рахіт.

Протягом приблизно тисячі років більшість жителів Європи поступово отримала цю мутацію (рис. II.1). Сьогодні ця мутація — один із найкращих тестів на «європейськість», тобто належність до корінних жителів континенту, які мешкають тут не менше шести тисяч років. Іншими словами, що нижча в нації кількість людей, які не переносять молоко, то більш «корінним» є цей народ у Європі.

Неможливість засвоювати лактозу дала поштовх до широкого використання таких кисломолочних продуктів, як йогурт, кефір, сир тощо, у яких лактозу замість людини розщеплюють мікроорганізми. А отже, любителі молочних продуктів можуть бути спокійні: ці продукти залишаться «в моді»!



§ 5. Ліпіди

Спільна властивість ліпідів — їхня гідрофобність

Ми вже звертали увагу на те, що біомолекули вирізняються величезним різноманіттям. У попередніх параграфах ми розглянули білки, що є полімерами амінокислот, і вуглеводи, молекули яких містять по кілька гідроксильних та по одній карбонільній групі, а також їхні похідні. У цьому параграфі ми зосередимося на групі біомолекул, які об'єднані не стільки за хімічною структурою, скільки за фізико-хімічними властивостями. Вуглеводи, амінокислоти та більшість білків (як мінімум частково) існують у водному оточенні. Молекули цих сполук мають полярні та заряджені групи, що чудово взаємодіють із полярними розчинниками. Проте в живих організмах є й інший клас різноманітних переважно неполярних сполук. Це **ліпіди**. Незважаючи на доволі широкий спектр хімічних структур ліпідів, їхньою спільною властивістю є **гідрофобність**: ліпіди нерозчинні у воді, але добре розчинні в неполярних розчинниках (бензен, хлороформ, петролейний етер).

Нейтральні жири — похідні гліцеролу й жирних кислот

Основою для багатьох ліпідів живих організмів є **жирні кислоти**. Жирні кислоти — це сполуки, що містять карбоксильну групу (-COOH) та довгий вуглеводневий хвіст (табл. 5.1). Вуглеводневий хвіст забезпечує неполярні властивості жирних кислот, натомість карбоксильна група може вступити в контакт із водним оточенням. Жирні кислоти є типовими **амфіфільними молекулами**¹ — сполуками, що містять полярну та неполярну частини. Така молекула може контактувати однією частиною з полярним, а другою — з неполярним оточенням. Солі жирних кислот — усім відомі мила. Їхню здатність оточувати неполярні фрагменти бруду, а потім переходити разом із ними у воду ми використовуємо в повсякденному житті.

Температура плавлення жирної кислоти залежить прямо пропорційно від кількості атомів Карбону в молекулі, й обернено пропорційно — від ступеня насиченості (кількості подвійних зв'язків).

Таблиця 5.1. Деякі природні жирні кислоти

Карбоновий скелет ²	Формула	Тривіальна назва (походження)	Температура плавлення (°C)
16:0	C ₁₅ H ₃₁ COOH	Пальмітинова кислота (від лат. <i>palma</i> — пальма)	63
18:0	C ₁₇ H ₃₅ COOH	Стеаринова кислота (від грец. <i>stear</i> — твердий жир)	70
18:1	C ₁₇ H ₃₃ COOH	Олеїнова кислота (від лат. <i>oleum</i> — олія)	13
18:2	C ₁₇ H ₃₁ COOH	Лінолева кислота (від грец. <i>linon</i> — льон)	-5
20:4	C ₁₉ H ₃₀ COOH	Арахідонова кислота (від лат. <i>arachis</i> — арахіс)	-50

1 Молекули, що мають у своєму складі гідрофільні та гідрофобні групи атомів, називають **амфіфільними** (від грец. *amphi* — подвійний і *philia* — любов). Водночас речовини з подібними властивостями однаково погано розчиняються як у воді, так і в неполярних сполуках.

2 Перше число вказує кількість атомів Карбону в молекулі жирної кислоти, а друге — кількість подвійних зв'язків.

Зазвичай жирні кислоти об'єднуються зі спиртами за допомогою карбоксильної групи. Одним зі спиртів, похідні якого надзвичайно поширені в живих організмах, є **гліцерол**. Молекула гліцеролу має три гідроксильні групи¹, які можна об'єднати з трьома молекулами жирних кислот. У такий спосіб буде отримано молекулу **нейтрального жиру** (рис. 5.1).

Довгі неполярні залишки жирних кислот — жирнокислотні хвости — забезпечують неполярність молекули жиру. На відміну від жирних кислот молекула жиру не має полярних ділянок, доступних розчинникові. У водному оточенні молекули жирів будуть об'єднуватися одна з одною, мінімізуючи поверхню взаємодії з водою. Так формуватимуться жирові краплі.

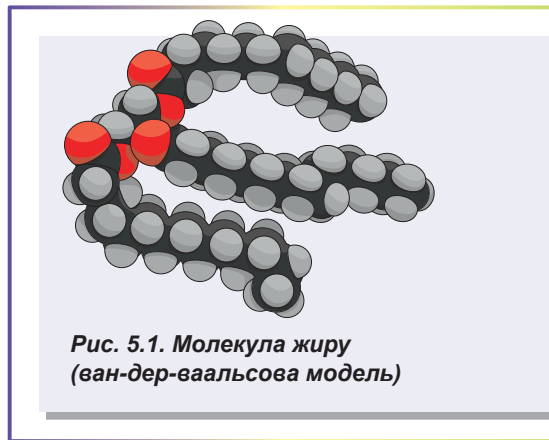
Із жирами ви стикаєтесь щодня. До них належать як тваринні (свинячий, баранячий, молочний), так і рослинні жири (соняшникова, оливкова, пальмова олії, какао-олія). Організми використовують жири насамперед для запасання енергії. Докладніше функції жирів ми розглянемо наприкінці цього параграфа.

Ліпіди мембран амфіфільні й містять Фосфор

Вище ми розглянули молекули жирів, побудовані з гліцеролу та трьох залишків жирних кислот. Коли ж приєднати до гліцеролу тільки два залишки жирних кислот, то в гліцеролу залишиться ще одна гідроксильна група, не залучена до формування хімічних зв'язків. До неї можна приєднати якусь полярну молекулу чи заряджену групу атомів. Тоді утвориться амфіфільна молекула, що містить два неполярні жирнокислотні хвости та велику полярну чи заряджену голівку. Українською цікавою є поведінка таких молекул у водному оточенні.

Вони також об'єднуватимуться одна з одною, ховаючи хвости від контакту з водою, проте полярні й заряджені голівки будуть спрямовані до води. Є кілька типів надмолекулярних структур, що утворюються амфіфільними молекулами у воді, головні серед яких — **міцела** та **двошарова мембрана** (рис. 5.2, А, Б, В). Міцела є сферичною структурою, у якій неполярні хвости спрямовані до центру, а полярні голівки — назовні. Набагато цікавішою та важливішою щодо біологічної функції є двошарова мембрана. Вона являє собою плоский лист, побудований із двох шарів ліпідів.

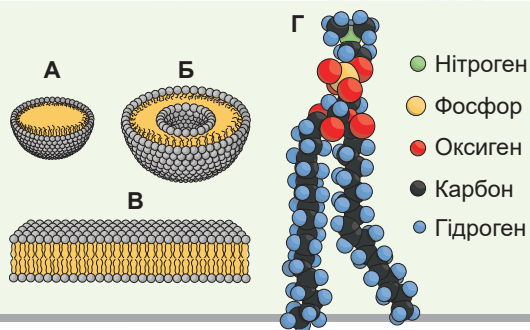
У кожному шарі молекули розташовані так, що неполярні хвости дивляться всередину листа (назустріч один одному), а голівки спрямовані назовні — контактують із розчинником. Саме така двошарова мембрана, побудована з амфіфільних молекул, і є основою всіх мембран клітин живих організмів. Прикладом такої молекули може бути **лецитин**, що у великих кількостях міститься в клітинах тварин (рис. 5.2, Г). Не вдаючись у подробиці опису тонкої хімічної структури цієї молекули, треба зазначити, що до складу голівки входить залишок ортофосфатної кислоти.



¹ Такі спирти називають трьохатомними. Атомність спирту визначається кількістю гідроксильних груп у його молекулі.

Рис. 5.2. Фосфоліпіди та утворені з них структури

- А.** Одношарова міцела.
- Б.** Ліпосома (двошаровий фосфоліпідний пухирець).
- В.** Подвійний фосфоліпідний шар — основа біомембран.
- Г.** Ван-дер-ваальсова модель молекули лецитину.



Такі ліпіди називають **фосфоліпідами**. Варто зауважити, що до складу біологічних мембран входять не тільки фосфоліпіди, хоча вони утворюють основу мембран тварин.

Стероїди — і цеглинки, і регулятори

Основою жирів і мембранных ліпідів бактерій та еукаріотів є жирні кислоти. Проте серед ліпідів є сполуки, що значно відрізняються від жирних кислот. Одна з таких — **холестерол** — життєво важливий ліпід. Холестерол надає мембрані жорсткості, тому найбагатша на нього плазматична мембрана тваринних клітин, що позбавлені клітинної стінки (рис. 5.3).

Холестерол не тільки важливий як незамінний компонент біологічних мембран, він також є основою класу надзвичайно різноманітних сполук — **стероїдів**. Стероїди різняться за структурою та функціями, але всі є похідними холестеролу¹. Ось лише деякі з них.

Жовчні кислоти — похідні холестеролу, що містять велику кількість полярних і заряджених груп. Вони є амфифільними молекулами та беруть участь в емульгуванні жирів у тонкому кишківнику. Синтезуються в печінці.

Стероїдні гормони. Багато гормонів є похідними холестеролу. У людини до них належать гормони статевих залоз, гормони кори наднирників.

Вітамін D також є похідним холестеролу. До організму людини він зазвичай потрапляє у вигляді провітаміну, а потім вже перетворюється на вітамін у шкірі під дією ультрафіолетового випромінювання Сонця.

Біологічна роль ліпідів несподівано багатоманітна

Говорячи про ліпіди, треба згадати, що вони виконують найрізноманітніші біологічні функції. Найважливішою з-поміж них є **структурна**: з амфифільних молекул ліпідів побудовані біологічні мембрани — незамінний компонент усіх живих клітин. Також варто сказати, що молекули ліпідів обов'язково мають велику вуглеводневу частину. Спалювання такої молекули супроводжується виділенням як **великої кількості енергії**, так

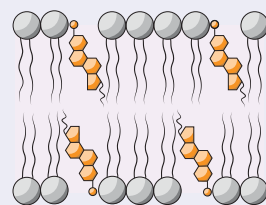


Рис. 5.3. Холестерол між фосфоліпідами у мембрані

¹ Тут ідеться про тваринні організми. У рослинних організмах усі стероїди походять від ланостеролу. Хоча треба розуміти, що всі молекули тваринних організмів походять, урешті-решт, від рослинних.

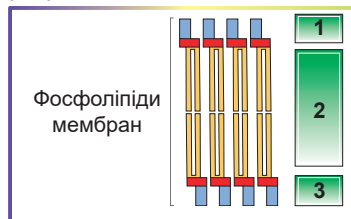
і великої кількості **метаболічної води**. Це робить ліпіди (особливо жири) дуже зручними запасними речовинами. Так, жири накопичуються тваринами, які впадають у сплячку (бурий ведмідь), багатьма пустельними тваринами (верблюд, товстохвостий сцинк), відкладаються в насінні рослин (соняшник). Жири дуже погано проводять тепло, тому слугують чудовими **теплоізоляторами**. Важливою також є опорна роль жирів у жировій тканині: багато органів нашого тіла оточено жировою тканиною, що забезпечує **зовнішній каркас** (характерним прикладом є нирка: якщо жирова тканина, що її оточує, виснажується, може статися опущення нирки). Густина жирів нижча за густину води, тому морські тварини використовують їх для **підтримання плавучості**. Шар ліпідів є водонепроникним, тому ним вкриті поверхня листя та епідерміс шкіри для **захисту від висихання**. З тієї ж причини більшість водоплавних птахів змащує своє пір'я жировим секретом куприкової залози для **захисту від намокання**. Ми вже згадали, що багато похідних холестеролу є **гормонами**, що виконують **регуляторну** функцію, та **вітамінами**. Жовчні кислоти беруть участь в **емульгуванні** жирів у тонкому кишківнику для забезпечення їх перетравлювання. Насамкінець додамо, що багато ліпідів, про які не йшлося в цьому параграфі, надають світові запахів: більшість квіткових ароматів зумовлені **естерними оліями**, у яких містяться леткі гідрофобні сполуки.

Поміркуймо

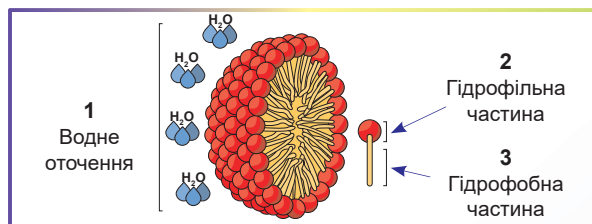
Знайдіть одну правильну відповідь

- 1) Спільною властивістю всіх ліпідів є
А гідрофільність **Б** полярність **В** гідрофобність
Г розчинність у воді **Д** змочуваність водою

- 2) На рисунку цифрами 1–3 позначено групи
А 1, 2 — полярні; 3 — неполярні
Б 1, 2 — гідрофобні; 3 — гідрофільні
В 1, 3 — гідрофільні; 2 — гідрофобні
Г 1, 3 — неполярні; 2 — полярні
Д 1 — полярні; 2, 3 — гідрофільні



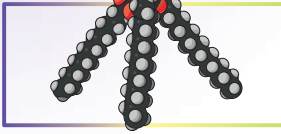
- 3) Які з наведених на рисунку об'єктів названі правильно?



- А** всі назви неправильні
Б 1, 2 — правильні; 3 — неправильна
В 1 — правильна; 2, 3 — неправильні
Г 1, 3 — правильні; 2 — неправильна
Д усі назви правильні

- 4) Похідними холестеролу є
А нейтральні жири **Б** фосфоліпіди **В** мила
Г жовчні кислоти **Д** рослинні олії

5 Молекула, що зображена на рисунку, утворена



- А гліцеролом і трьома жирними кислотами
- Б холестеролом і жирною кислотою
- В гліцеролом і фосфоліпідом
- Г фосфоліпідом і жирною кислотою
- Д холестеролом і гліцеролом

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6 Припустіть, як поводитимуться амфіфільні молекули в неполярній речовині, наприклад, у рослинній олії. Намалюйте розміщення молекул в описаній системі.
- 7 Яка хімічна природа нейтральних жирів? Що це за речовини з погляду хімії? Як пов'язані будова молекул та біологічна роль нейтральних жирів?
- 8 У клітинах холоднокровних тварин кількість ненасичених жирних кислот більша, ніж у теплокровних. Чим це можна пояснити?
- 9 За якою ознакою хімічно різнорідні речовини об'єднують в одну групу ліпідів? Чи не можна, на вашу думку, так само об'єднати в одну групу всі гідрофільні речовини? Обґрунтуйте свої міркування.
- 10 Опишіть біологічну роль фосфоліпідів. Які властивості цих молекул уміло використовують живі організми під час побудови біологічних мембран?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11 Які стероїди трапляються в живих організмах? Яка роль стероїдів? Опиши, як стероїди беруть участь у гуморальній регуляції функцій.
- 12 Відомо, що температура плавлення жирних кислот залежить від ступеня їхньої насиченості, а саме: що більше насичена жирна кислота, то вища її тугоплавкість. Відомо також, що всі біомембрани мають рідиннокристалічну (напіврозплавлену) структуру. Спираючись на ці два факти, визнач, яких жирних кислот (насичених чи ненасичених) більше у складі ліпідів у тварин-мешканців північних широт.

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13 Чому запас ліпідів концентрується в певних місцях організму, а не рівномірно розподілений по всьому організму?
- 14 Чому є проблема транспорту ліпідів в організмі та як вона вирішується?



Владислав Панов

Закінчив Харківський фізико-математичний лицей № 27 у 2004 році. Переможець всеукраїнських олімпіад і турнірів з біології. Навчався в Московському державному університеті. Зараз готує учнів до біологічних олімпіад і турнірів.

Доповнення III

Проблема транспортування ліпідів в організмі

Мабуть, усім нам із особистого досвіду добре відомо, чим закінчуються спроби змішати воду з рослинною олією в одній посудині. За якийсь час обидві рідини розділяються та чітко відмежовуються одна від одної і поведуться як незмішувані рідини. Секрет цьо-

го явища простий: виявляється, що здатність двох рідких речовин змішуватися, а не «розбігатися» в різні боки, визначається важливою фізико-хімічною властивістю — полярністю молекул.

Один із найважливіших класів біомолекул — ліпіди — саме і є тією групою гідрофобних неполярних речовин. Цю властивість ліпідів організми вдало використовують під час побудови біологічних мембран, основним компонентом яких є саме ліпіди. Проте в організмі не всі органи мають однакову здатність синтезувати ліпіди. Кажучи простіше, для різних тканин та органів характерна різна інтенсивність обміну речовин, багато тканин просто не в змозі синтезувати собі стільки ліпідів, скільки потрібно для їхньої діяльності, зокрема й для побудови мембран. Основним органом, що синтезує ліпіди для організму, є печінка — біохімічна лабораторія організму. І ось тут постає проблема: як ліпіди — гідрофобні сполуки, утворені в печінці, можна транспортувати до всіх органів? Адже основний компонент транспортної системи організму — плазма крові — гідрофільне середовище: у такому середовищі ліпіди неможливо розчинити, а отже, і транспортувати. Важливість цієї проблеми зростає, якщо згадати, що в складі їжі, яку ми споживаємо щодня, є жири (група молекул ліпідної природи), а їх теж треба адресно доставляти до різних органів.

Добре відомо, що, крім побудови мембран, організм використовує ліпіди і як запасний енергетичний матеріал. Запасні ліпіди розподілені по організму нерівномірно й зосереджені в чітко визначених місцях — жирових депо. Якщо якісь тканини потребують енергії, то постає та сама проблема транспортування ліпідів із місць зберігання до ділянок організму, які потребують енергії. Тож як живі організми розв'язують цю проблему? У цьому випадку ми маємо справу з геніальним винаходом природи: гідрофобні ліпіди запаковуються в капсули з гідрофільних білків, формуючи ліпопротеїни, і саме в такому вигляді циркулюють у кров'яному руслі.

Ліпопротеїни крові дуже різноманітні та відрізняються один від одного за розмірами й густиною частинок, що формуються. Основним параметром, за яким класифікують групи ліпопротеїнів, є густина (*рис. III.1*). Найбільші за розмірами ліпопротеїни з мінімальною густиною називають хіломікронами. Вони утворюються в клітинах тонкого кишківника та переносять ліпіди, які надходять в організм у складі їжі (в основному це нейтральні жири). Далі вони потрапляють до лімфатичних судин, а з них уже надходять у кров і прямують до жирових депо. Там відбувається збирання нових частинок — ліпопротеїнів дуже низької густини (ЛДНГ). Ці ліпопротеїни, на відміну від хіломікронів, транспортують нейтральні жири внутрішнього організмового походження, які не були щойно отримані ззовні в складі їжі. Саме ЛДНГ відповідають за доставлення молекул, які забезпечують потребу органів в енергетичному матеріалі.

Транспортування інших ліпідних молекул, таких як холестерол і фосфоліпіди, забезпечується ліпопротеїнами низької густини (ЛНГ) та ліпопротеїнами високої густини (ЛВГ) відповідно. Ці ліпопротеїни транспортують ліпіди від місця їх синтезу — печінки — до місця їх використання, тобто до органів і тканин. У фізіологічному сенсі ЛНГ називають атерогенними ліпопротеїнами: велика кількість їх указує на підвищений уміст холестеролу в крові й можливе його відкладення на стінках судин, що може призвести до ризику виникнення атеросклерозу. А ЛВГ, навпаки, називають антиатерогенними ліпопротеїнами: вони знижують ризик захворювання на атеросклероз. Можливо, один із механізмів розвитку цього поширеного захворювання пов'язаний із порушенням балансу між ЛНГ та ЛВГ.

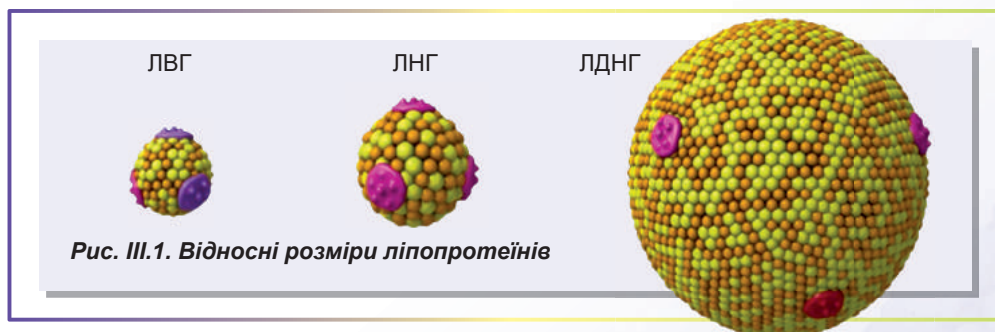
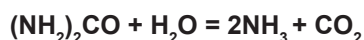


Рис. III.1. Відносні розміри ліпопротеїнів

§ 6. Ферменти

У клітинах відбуваються реакції, неможливі без каталізаторів

Як ми вже знаємо з попередніх параграфів, у клітинах живих організмів є надзвичайно багато різноманітних молекул. Ці молекули не тільки становлять основу клітин і тканин, із яких побудовані організми, а й вступають у хімічні реакції одна з одною. В організмі відбуваються найрізноманітніші процеси хімічних перетворень молекул: розщеплення полімерів їжі до мономерів, дихання, фотосинтез, синтез нових білків з амінокислот тощо. Багато із цих реакцій супроводжуються виділенням енергії, яку може використовувати організм, а інші, навпаки, вимагають додаткового джерела енергії. Розглянемо просту реакцію розкладання карбаміду (інша назва цієї речовини — сечовина) у воді:



Така реакція не потребує додаткового джерела енергії, оскільки речовини, що реагують, мають більшу енергію, ніж продукти реакції. Ця реакція відбувається довільно. На рисунку 6.1 зображено зміну енергії реагентів у ході реакції. Такий графік має назву **енергетичний профіль реакції**. Помістимо невелику кількість карбаміду в пробірку з водою й спостерігатимемо за процесом ви-

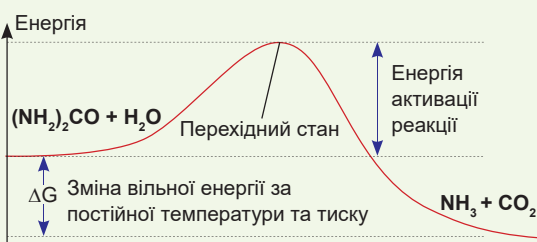


Рис 6.1. Енергетичний профіль реакції розкладу карбаміду у воді

ділення амоніаку та вуглекислого газу. Енергетичний розрахунок показує, що карбамід має повністю розкластися. Проте швидкість такої реакції дуже мала. Для того, щоб ця реакція відбулася повністю, нам доведеться чекати мільярд років! У чому ж причина такої малої швидкості?

Якщо ми ще раз уважно розглянемо рисунок 6.1, то помітимо, що на енергетичному профілі між реагентами й продуктами є «пагорб» — стан із високою енергією, яка перевищує енергію реагуючих речовин на енергію активації. Якщо подолати цей «пагорб», реакція відбуватиметься дуже швидко, але «видертися» на нього та «переступити» його дуже непросто. Саме це й обмежує швидкість реакції. Але деякі речовини здатні знижувати висоту цього «пагорба», тобто знижувати енергію активації. Такі речовини називають **каталізаторами**.

Ферменти — біологічні каталізатори

Реакція розкладання карбаміду у воді відбувається дуже повільно. Проте якщо ви додасте до цього розчину перетерте насіння кавуна та піднесете вологий лакмусовий папірець, то відразу помітите, як він почне синішати: це амоніак, що виділяється, створює лужне середовище. Можна припустити, що в кавуновому насінні є каталізатор цієї реакції. Це справді так: цим каталізатором є білок уреаза. Уреаза — лише один із величезного різноманіття каталізаторів білкової природи, які називають **ферментами**. Ферменти становлять абсолютну більшість каталізаторів у живих

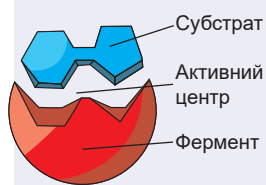


Рис. 6.2. Фермент і його субстрат

організмах. Як і всі білки, ферменти є дуже великими молекулами. На рисунку 6.2 зображено фермент і субстрат реакції (реагент). Взаємодіє із субстратом не вся поверхня ферменту, а лише невеличка її частина, що має назву **активний центр**. Інша частина формує структурну основу, на якій активний центр фіксується та набуває структури, необхідної для каталізу. Активний центр зазвичай зовсім невеличкий, проте до його складу часто входять віддалені ділянки амінокислотної послідовності. У процесі згортання молекули ферменту ці ділянки опиняються поруч одна з одною.

Принцип роботи ферментів — взаємодія із субстратом

Активний центр — це каталітична ділянка молекули ферменту. Там відбувається зв'язування субстратів реакції та акт каталізу. Субстрати заходять до активного центру та взаємодіють з амінокислотними залишками, спричиняючи зміни в тривимірній структурі ферменту. Формується **фермент-субстратний комплекс** (рис. 6.3). Часто ці зміни зовсім незначні, але іноді вони глобально перебудовують структуру молекули. Це стосується, зокрема, білків-моторів, що виконують механічну роботу. Поспостерігати за тим, як працює білок-мотор, **ви можете за посиланням**.



Активний центр формує відповідне оточення для здійснення реакції з меншим енергетичним бар'єром, ніж у розчині. Саме це прискорює реакцію в мільйони й навіть сотні мільярдів разів.

У кожній клітині є тисячі різних ферментів, що здійснюють різноманітні реакції. При цьому можна говорити про **специфічність** ферментативних реакцій: кожен фермент може здійснювати каталіз тільки обмеженої кількості реакцій. Так, фермент амілаза, що міститься в слині, може розщеплювати крохмаль, але не здатний розщепити целюлозу. Специфічність визначається тим, що активний центр має певну форму, доступну для взаємодії з одними субстратами та не доступну для взаємодії з іншими. Деякі ферменти прискорюють лише одну реакцію, натомість інші — багато.

На ферментативну активність впливають чинники середовища

Ферментативний каталіз неможливий без правильного розташування залишків в активному центрі. А розташування амінокислотних залишків в активному центрі визначається правильним згортанням молекули ферменту. У § 3 ми вже з'ясували, що на згортання молекули

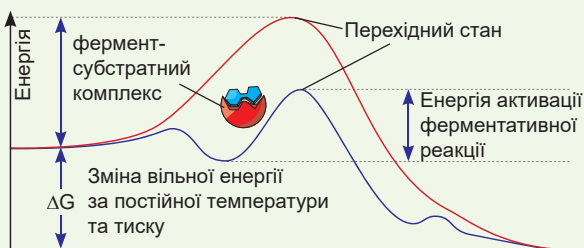


Рис. 6.3. Енергетичний профіль реакції, каталізованої ферментом

Червона лінія — реакція без ферменту, фіолетова лінія — реакція з ферментом.

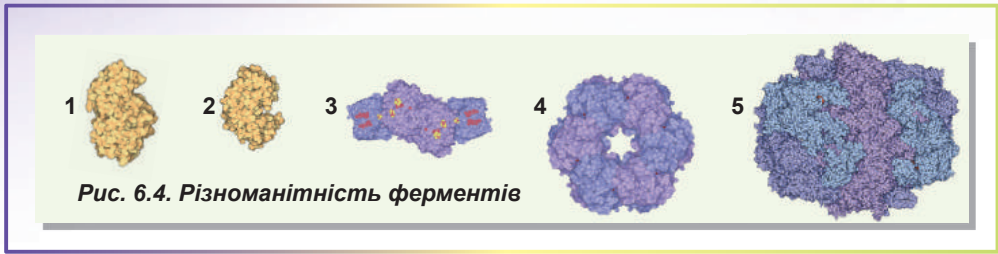


Рис. 6.4. Різноманітність ферментів

білка впливають різноманітні фактори зовнішнього середовища: температура, кислотність, солоність. Молекули ферментів, як і молекули інших білків, чутливі до варіацій цих факторів: якщо ці параметри не відповідають оптимальним, порушується тривимірна структура ферментів і вони втрачають свою активність. Так, **пепсин**, що є компонентом шлункового соку людини, активний у кислому середовищі шлунка, проте втрачає свою активність у слабколужному середовищі кишківника. Більшість ферментів дуже чутливі до змін температури. Під час нагрівання вище за 60 °С вони припиняють працювати. Але ферменти бактерій, що живуть у гарячих джерелах, часто оптимально працюють за температури 70–80 °С.

Ферменти надзвичайно різноманітні

Ми вже згадали на початку параграфа, що в живих організмах відбувається величезна кількість різноманітних біохімічних реакцій, що каталізуються ферментами. Ферменти класифікують за каталізованими реакціями, будовою і клітинною локалізацією. На рисунку 6.4 зображено деякі ферменти, що є в живих організмах.

- 1. Амілаза** — позаклітинний фермент, що здійснює розщеплення крохмалю. У людини він міститься в слині та секреті підшлункової залози. У момент проростання зернин злаків активно синтезується зародком і здійснює розклад крохмалю, накопиченого в ендоспермі (пояснить, для чого).
- 2. Пепсин** — фермент, що міститься в шлунковому соці. Здійснює розщеплення білків. Активний у кислому середовищі.
- 3. Нітрогеназа** — фермент, що синтезується азотфіксуючими бактеріями. Здійснює перетворення атмосферного азоту в амоніак, відіграє ключову роль у колообігу Нітрогену в природі. Містить атоми Молібдену і Феруму.
- 4. Глутамінсинтетаза** — фермент, відповідальний за включення Нітрогену до складу амінокислот. Є в клітинах усіх живих організмів.
- 5. Синтаза жирних кислот** — великий цитоплазматичний фермент, що здійснює синтез жирних кислот — компонентів жирів. У бактерій це мультиферментний комплекс, а в людини — димер, що містить багато різних активних центрів.

Поміркуймо

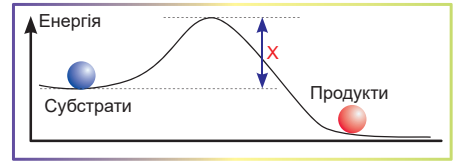
Знайдіть одну правильну відповідь

- 1** На рисунку до завдання № 4 цифрою 5 позначено
- | | |
|---------------------------------------|--------------------------|
| А активний центр ферменту | Б субстрат |
| В фермент-субстратний комплекс | Г продукт реакції |
| Д фермент-продуктний комплекс | |

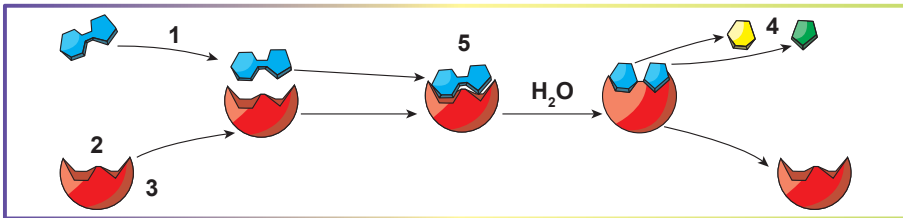
- 2** Енергією тваринні організми забезпечує процес
А біосинтезу білка **Б** синтезу ліпідів **В** перетравлювання їжі
Г фотосинтезу **Д** дихання

- 3** На графіку, що зображує зміну енергії в ході хімічної реакції, літерою **X** позначено

- А** енергію субстратів
Б енергію продуктів
В енергію ферменту
Г енергію активації
Д різницю енергії продуктів і субстратів



- 4** Цифрою 2 на рисунку позначено
А активний центр ферменту **Б** субстрат
В фермент-субстратний комплекс **Г** продукт реакції
Д фермент-продуктний комплекс



Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 5** Як активність ферментів залежить від факторів довкілля?
6 Чи витрачається фермент під час ферментативної реакції? Чому?
7 Яка з ділянок молекули ферменту безпосередньо відповідає за каталіз?
8 Що таке специфічність ферменту? Чому вона важлива для живої природи?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 9** Термофільні організми мешкають у місцях із високою температурою довкілля (наприклад, у гарячих джерелах). Які особливості повинні мати ферменти, що є в цих організмах? Зроби припущення, як можуть бути використані ці ферменти на практиці?
10 Зазвичай швидкість хімічної реакції збільшується з підвищенням температури (у середньому в 2–4 рази на кожні 10 градусів). Чи завжди це твердження справедливе для реакцій, які каталізуються ферментами?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 11** Які властивості повинні мати біологічні молекули, щоб виконувати роль каталізаторів? Чому білки якнайліпше підходять для цієї функції?
12 Як, для чого та які ферменти використовують у промисловості?

Проект для дружної компанії

- 13** Використовуючи різноманітні матеріали (папір, картон, нитки, гудзики, пластилін тощо), зробіть модель ферментативної реакції. Покажіть модель у класі та поясніть, що вона демонструє. Якщо зі справжніми матеріалами працювати ліньки, створіть подібну віртуальну модель на комп'ютері й покажіть її в класі.

§ 7. Нуклеїнові кислоти

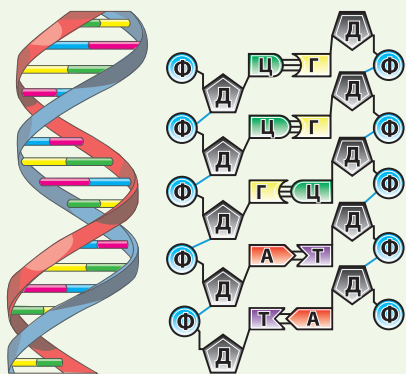


Рис. 7.1. Модель дволанцюгової молекули ДНК

Ф — ортофосфат,
Д — дезоксирибоза,
А, Т, Г, Ц — нітрогенові основи.

ДНК — носій інформації

Властивість усіх живих організмів — відтворювана складність. Живі організми вирізняються не тільки складною мікро- та макроскопічною структурою, а й тим, що ця структура має подібності в різних організмів, а отже, є результатом не лише випадкових, а й закономірних процесів. Можна припустити, що організм тварини чи рослини розвивається за певною прописаною програмою. Отже, має існувати носій відповідної інформації. Зручно було б записати цю інформацію у вигляді якогось тексту. Цей текст містив би обмежений набір «літер», із них склалися б окремі «слова» та «речення». Понад те, цей «текст» зміг би зберігатися та передаватися нащадкам (саме в цьому й полягає принцип спадковості). І такий «текст» у живих організмах є. Його роль відіграє молекула ДНК — **дезоксирибонуклеїнової кислоти**.

ДНК — довга лінійна молекула

Молекула ДНК має надзвичайно характерну й упізнавану структуру¹. Це довга лінійна молекула, що складається з двох переплетених ланцюгів (рис. 7.1). Зазвичай кожен із ланцюгів є окремою молекулою, яка не пов'язана ковалентними зв'язками з протилежною. Обидва ланцюги переплітаються один з одним, формуючи **спіральну дволанцюгову структуру**.

Нуклеотиди — «літери» в молекулі ДНК

ДНК є полімерною молекулою, побудованою з мономерних ланок — **нуклеотидних залишків**. На рисунку 7.2 зображено будову одного нуклеотиду. У будові нуклеотиду можна виокремити три структурні ланки. По-перше, це **нітрогеновісна основа**, що є нітрогеновмісною циклічною структурою. Треба зазначити, що нітрогеновісна основа плоска, а на своїй периферії містить групи, здатні утворювати водневі зв'язки. По-друге, це залишок вуглеводу, у випадку ДНК —

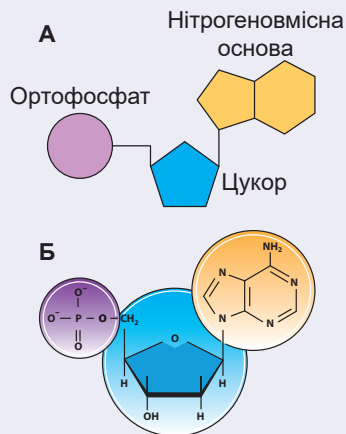


Рис. 7.2.
Будова нуклеотиду
А. Схема. Б. Формула.

¹ Відразу зазначимо, що в цьому параграфі описується лише «канонічна» дволанцюгова ДНК. Про інші форми ДНК можна дізнатися зі спеціальної літератури.

дезоксирибози (саме дезоксирибоза дала назву ДНК — дезоксирибонуклеїновій кислоті). І, нарешті, залишок **ортофосфатної кислоти**. Нуклеотиди в ДНК з'єднуються між собою так, що залишок ортофосфатної кислоти одного нуклеотиду виявляється пов'язаним із залишком дезоксирибози іншого нуклеотиду. Таким чином, можна уявити, що один ланцюжок ДНК — це почергова послідовність залишків ортофосфатної кислоти та дезоксирибози (так званий цукрофосфатний остов), на якій закріплені нітрогеновмісні основи. Нуклеотиди ДНК відрізняються між собою лише нітрогеновмісними основами. Загалом їх чотири: **аденін (А)**, **гуанін (Г або G)**, **тимін (Т)** і **цитозин (Ц або С)**. Саме нуклеотиди є «літерами» тексту, яким записано інформацію в ДНК. Довжина цього тексту може бути дуже різною. Найкоротші геноми бактерій містять мільйони нуклеотидів, найдовші геноми рослин — сотні мільярдів. У геномі людини понад три мільярди нуклеотидів¹.



Рис. 7.3. Принцип комплементарності

Принцип комплементарності — основа будови ДНК

Як ми вже згадали, класична ДНК — це спіральна дволанцюгова молекула, що складається з двох полінуклеотидних ланцюгів, переплетених один із одним. При цьому обидва ланцюги повернуті один до другого нітрогеновмісними основами: навпроти нітрогеновмісної основи одного полінуклеотидного ланцюга розташована нітрогеновмісна основа іншого. Треба зазначити, що це не випадкова, а закономірна відповідність. Так, навпроти аденіну (А) одного ланцюга розташовується тимін (Т) другого, тоді як навпроти цитозину (Ц) розташований гуанін (Г) — і навпаки (рис. 7.3). Така однозначна відповідність має назву **принципу комплементарності** (від лат. *complementum* — доповнення). Таким чином, обидва ланцюги ДНК, що формують дволанцюгову структуру, комплементарні один одному. Знаючи послідовність нуклеотидів в одному ланцюгу ДНК, легко визначити послідовність їх у другому ланцюгу, що утворює молекулу.

Розалінд Франклін

Народилася 1920 року в Лондоні. Навчалася в школі Святого Павла та коледжі Ньюгем Кембриджського університету. Основні наукові праці пов'язані з рентгеноструктурним аналізом будови ДНК. Двоспіральна модель будови ДНК, запропонована Вотсоном і Кріком, базувалася на даних, отриманих Франклін. На жаль, Розалінд мала онкологічне захворювання й померла 1958 року у віці 37 років. Згідно із заповітом Нобеля, премії його імені не вручаються посмертно. Саме із цієї причини Франклін не була висунута на здобуття Нобелівської премії 1962 року, яку вручили за відкриття структури та з'ясування значення ДНК. Утім внесок дослідниці в з'ясування структури ДНК був оцінений багатьма науковими установами світу, і навіть проект 2012 року з онлайн-освіти в галузі біоінформатики, програмування й молекулярної біології був названий Rosalind на честь Розалінд Франклін.



¹ Коли генів багато, інформацію записано на кількох молекулах ДНК.

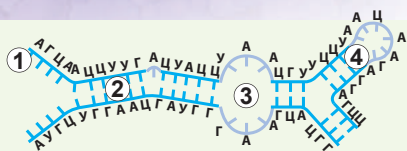


Рис. 7.4. Варіанти вторинних структур у РНК

1. Одноланцюгова ділянка.
2. Дволанцюгова ділянка.
3. Петля. 4. Шпилька.

Отже, у кожного організму кількість аденилових нуклеотидів дорівнює кількості тимідилових, а кількість гуанілових — кількості цитидилових. Як ми з'ясуємо з вами в наступних параграфах, принцип комплементарності вкрай важливий для прочитання та реалізації спадкової інформації, записаної в ДНК.

РНК — інший вид нуклеїнових кислот

ДНК — не єдиний полінуклеотид, що міститься в клітині. Інший тип полінуклеотидів, який завжди є в клітинах і виконує життєво важливі функції, — **РНК (рибонуклеїнова кислота)**. Молекули РНК побудовані за тією самою схемою, що й молекули ДНК: це ланцюг послідовно з'єднаних нуклеотидів. Ключова відмінність полягає в тому, що в нуклеотидах РНК замість дезоксирибози є **рибоза**. Також у РНК, на відміну від ДНК, замість тиміну є близький до нього за хімічною структурою урацил¹. Тривимірні структури, яких набувають молекули РНК, більш різноманітні, ніж структури ДНК. Хоча спіральна дволанцюгова структура в РНК доволі поширена, обидва ланцюги в ній зазвичай є ділянками однієї полінуклеотидної послідовності. Таким чином, молекули РНК формують петлі, шпильки, псевдовузли та інші незвичні структури (рис. 7.4). Варто зазначити, що принцип комплементарності, такий суворий для ДНК, нерідко порушується у дволанцюгових ділянках РНК.

Роль РНК у клітині — реалізація спадкової інформації

Як ми вже знаємо, молекули РНК вирізняються великим різноманіттям структур (рис. 7.5), що дає змогу їм виконувати багато функцій у клітині. Більшість молекул РНК так чи інакше залучена до реалізації генетичної інформації: прочитання інформації, закодованої в послідовності ДНК, синтез молекул білка, забезпечення синтезу інших молекул РНК. Є РНК, що бере участь у захисті клітинної ДНК від вірусів, а також у регуляції роботи ДНК. Деякі РНК задіяні у перенесенні білків крізь мембрани, а також у хімічному каталізі. Останній тип РНК має назву **рибозими** (за аналогією з ферментами — іншою назвою ферментів). Деякі віруси, як-от вірус грипу, риновіруси (спричиняють застуду) та вірус імунодефіциту людини, використовують не ДНК, а РНК для збереження своєї спадкової інформації.



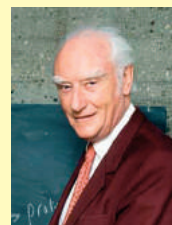
Рис. 7.5. Приклад згортання молекули РНК — РНК із рибосом термофільної бактерії

Зверніть увагу на велику кількість дволанцюгових структур, а також на те, що молекула становить одну полінуклеотидну послідовність.

¹ РНК вирізняється більшою різноманітністю нітрогеновмісних основ, що входять до її складу, проте основними є чотири: аденін, гуанін, урацил і цитозин.

Френсіс Крік

Народився 1916 року в англійському місті Норгемптон. Його дід був біологом і мав кілька спільних наукових праць із Чарльзом Дарвіном. Освіту здобув у школі Мілл-Гілл, а потім в Університетському коледжі в Лондоні. Головні дослідження вченого стосувалися структури молекули ДНК. Завдяки зусиллям Кріка й багатьох його колег у 1953 році вдалося запропонувати модель будови ДНК у вигляді подвійної спіралі. Учений сформулював властивості генетичного коду, центральну догму молекулярної біології, ключові особливості біосинтезу білка. У 1962 році він разом із Джеймсом Вотсоном і Морисом Вілкінсом був удостоєний Нобелівської премії з фізіології або медицини «за відкриття, що стосуються структури нуклеїнових кислот і їхнього значення для передачі інформації в живих системах». До кінця своїх днів Крік залишався дослідником, гуманістом і атеїстом. Помер науковець 2004 року в Сан-Дієго, США.



Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Функцію зберігання спадкової інформації в організмах виконують
А білки Б нуклеїнові кислоти В ліпіди Г вуглеводи Д амінокислоти
- 2 Мономерами нуклеїнових кислот є
А амінокислоти Б нуклеотиди В нітрогеновмісні основи
Г ортофосфат-іони Д жирні кислоти
- 3 У складі ДНК зазвичай не буває нітрогеновмісної основи
А тиміну Б аденіну В урацилу Г гуаніну Д цитозину
- 4 З указаних пар нуклеотидів НЕ є комплементарною пара
А А–Т Б Г–Ц В У–Т Г А–У Д Ц–Г
- 5 На місці, позначеному X, у подвійній спіралі ДНК має стояти нуклеотид
1-й ланцюг: Т Г Ц Ц Т А Т Г А Ц
2-й ланцюг: А Ц Г Г А X А Ц Т Г
А А Б Г В Т Г У Д Ц

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6 Напишіть послідовність ДНК, що комплементарна такій: АТГЦГЦТТАТТ-ЦГАЦ. Напишіть послідовність РНК, комплементарну цьому ланцюгу ДНК.
- 7 Назвіть відмінності в хімічній природі та будові ДНК і РНК.
- 8 Що означає поняття «комплементарність ланцюгів ДНК»? Якою мірою ця властивість притаманна молекулам РНК?
- 9 При підвищенні температури відбувається так зване плавлення ДНК, за якого вона розплітається та стає одноланцюговою. З урахуванням того, що енергія взаємодії Г–Ц дещо вища за енергію взаємодії А–Т, припустіть, який із двох фрагментів ДНК (наведено тільки по одному ланцюгу!) матиме вищу температуру плавлення: ГЦАААГТТААТТЦАТАТ чи ТАГЦГЦТГТЦЦГ-ТЦЦГГ?

- 10** Сечовина може бути використана для порушення тривимірної структури білків, оскільки сприяє розриву водневих зв'язків. Чи може сечовина бути використана для руйнування дволанцюгової структури ДНК?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Одинарний набір ДНК у ядрах клітин людини містить приблизно 3 мільярди пар нуклеотидів. У ДНК на кожен основу припадає близько 0,34 нм спіралі. Використовуючи ці дані, обчисли, якою була б сумарна довжина молекул ДНК у кожній клітині людського організму, якби вся ДНК була повністю розгорнута та перебувала у формі дволанцюгової спіралі (врахуй, що в клітині зазвичай є по дві копії кожної молекули ДНК!).
- 12** Видатний біофізик Макс Дельбрюк за значенням для науки порівняв відкриття структури ДНК з відкриттям Резерфордом атомного ядра. Поміркуй, як праці з визначення структури ДНК вплинули на подальший розвиток біологічної науки та в чому їхня важливість.

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Відомо, що одноланцюгова ДНК поглинає ультрафіолетове світло приблизно на 40 % ефективніше, ніж дволанцюгова. Спробуй спрогнозувати, як зміниться поглинання світла ДНК при підвищенні температури від 25 до 98 °С. А що станеться, якщо температуру знову повільно знизити з 98 до 25 °С?

Доповнення IV



Анастасія Бондарєва

Закінчила Харківську гімназію № 47 у 2008 році. Того ж року виборола бронзову медаль на Міжнародній біологічній олімпіаді в Індії. Закінчила Київський національний університет імені Тараса Шевченка. Зараз навчається в аспірантурі медичного факультету Технічного університету Дрездена.

«Божевільний» пошук подвійної спіралі¹

У 1869 році Фрідріх Мішер, працюючи над вивченням лейкоцитів, виділив «нуклеїн» із їхніх ядер, згодом перейменованих на нуклеїнову кислоту. Пізніше, у 20-х роках ХХ століття, американський хімік Фібус Левін з'ясував, що ДНК містить чотири типи нуклеотидів (з аденіном (А), гуаніном (Г), цитозином (Ц) і тиміном (Т), що складаються з вуглеводу дезоксирибози, залишку

офтофосфатної кислоти та відповідної нітрогеновмісної основи), та описав зв'язки, що утворюються між ними. Проте більш відомий Левін своєю помилковою теорією структури ДНК: він уважав, що одна молекула ДНК містить тільки по одному нуклеотиду кожного типу (тетрануклеотидна теорія). У 1934 році цю теорію спростувало відкриття того, що ДНК є полімером багатьох нуклеотидів, з'єднаних у ланцюг.

Понад півстоліття ДНК цікавила здебільшого хіміків: на той час у біології панувала думка, що носіями спадковості є білки. Але у 1928 році Фредерік Гріффіт отримав несподіваний результат експерименту, у якому вбиті нагріванням бактерії (зазвичай білки втрачають свою просторову структуру за високих температур і стають нефункціональними) були здатні передавати свою патогенність іншим, непатогенним, бактеріям. Це вказувало на наявність іншого, ніж білок, носія спадковості. Вирішальні експерименти, що не залишили сумнівів

¹ Перегук із назвами книг Френсіса Кріка та Джеймса Вотсона: Francis Crick «What Mad Pursuit: A Personal View of Scientific Discovery», 1988; James Watson «The Double Helix», 1968.

щодо природи гена, були опубліковані групою Освальда Евері у 1944 році після 10 років роботи: ці експерименти показали, що спадковість у бактерій утрачається тільки в разі, коли вчені руйнували ДНК, а не РНК чи білки. Це довело, що саме ДНК є носієм спадковості, та об'єднало зусилля генетиків і біохіміків у пошуку «секрету життя».

Наступні 10 років тривали перегони за першість у розшифруванні структури ДНК. В Америці цим питанням зацікавився Лайнус Полінг, один із найавторитетніших тогочасних хіміків, який описав природу хімічного зв'язку, лауреат Нобелівської премії з хімії 1954 року. Водночас у Королівському коледжі в Лондоні Моріс Вілкінс та Розалінд Франклін зі своїм студентом Реймондом Гослінгом працювали над рентгеноструктурним аналізом ДНК. А в Кавендіській лабораторії Кембриджського університету біолог Джеймс Вотсон і фізик Френсіс Крік зацікавилися проблемою структури ДНК з іншого боку: натхненні успіхом Полінга у використанні моделювання молекул для розшифрування структури білка (α -спіраль, запропонована 1951 року), вони вирішили моделювати структуру ДНК. Однак, як пише Вотсон у своїй книзі «Подвійна спіраль», вони швидко зрозуміли, що для компонентів ДНК є набагато більше варіантів взаєморозташування, ніж для амінокислот у білку. Перші рентгенограми ДНК, отримані Франклін і Вілкінсом, указували на те, що ДНК має спіральну структуру, хоча Франклін відмовлялася робити такі висновки без додаткових експериментів. Проте це не спинило Вотсона і Кріка: одна з перших моделей, побудованих ними, мала вигляд спіралі із трьох ланцюгів із нітрогеновмісними основами ззовні та цукрофосфатами всередині молекули. Побачивши цю модель, Франклін зауважила, що її дані вказують на те, що у випадку спіральності ДНК цукрофосфати мають бути ззовні молекули. Ускладнювало моделювання ще й нещодавнє відкриття Ервіна Чаргаффа (що народився в Чернівцях): кількість аденінів і гуанінів разом та кількість тимінів і цитозинів разом у ДНК завжди однакова. Якою б не була модель ДНК, вона мала б пояснювати цей феномен або принаймні не суперечити йому.

Приблизно через рік після невдалої спроби Вотсона та Кріка побудувати триланцюгову модель ДНК Лайнус Полінг опублікував статтю зі своєю моделлю, що була дуже подібна до їхньої. Ця модель містила кілька суттєвих хімічних помилок і ніяк не пояснювала правила Чаргаффа, тому Вотсон і Крік продовжили свій «божевільний» пошук робочої моделі ДНК. Вирішальним поштовхом до розшифрування структури стала, мабуть, найвідоміша світлина в історії біології — так зване фото 51 (рис. IV.1), яке отримав Реймонд Гослінг — студент Розалінд Франклін. Це була рентгенограма натрієвої солі ДНК, з якої Вотсон і Крік зрозуміли, що ДНК складається з двох ланцюгів, закручених у спіраль. Моріс Вілкінс і його група отримали схожі рентгенограми в той самий час. Поекспериментувавши з різними варіантами подвійної спіралі, Вотсон і Крік прийшли до елегантною моделі (рис. IV.2) з комплементарними нуклеотидами (А–Т та Г–Ц), що не тільки пояснювала правила Чаргаффа, не суперечила хімічним характеристикам компонентів, а ще й пропонувала простий механізм передачі генетичної інформації, в якому ДНК подвоюється завдяки синтезу нових ланцюгів на матриці наявної ДНК. У 1953 році у журналі Nature вийшло дві статті, присвячені структурі ДНК: стаття Вілкінса та Франклін із рентгеноструктурним аналізом ДНК та стаття Вотсона і Кріка з описом запропонованої структури подвійної спіралі та принципу комплементарності нуклеотидів, за що 1962 року Джеймс Вотсон, Френсіс Крік і Моріс Вілкінс отримали Нобелівську премію з фізіології або медицини. Розалінд Франклін, на жаль, померла 1958 року й не могла отримати премію разом із ними.

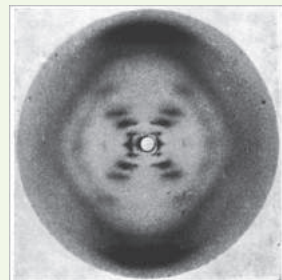


Рис IV.1. Рентгенограма натрієвої солі ДНК

Рис IV.2. Схематичне зображення подвійної спіралі ДНК, намальоване дружиною Френсіса Кріка



Практична робота № 1

Розв'язування елементарних вправ зі структури білків і нуклеїнових кислот

Мета: навчитися застосовувати знання про будову білків і нуклеїнових кислот для розв'язування вправ.

Довідкова інформація: лінійна довжина одного амінокислотного залишку: $l(\text{ак}) = 0,35$ нм; середня відносна молекулярна маса одного амінокислотного залишку: $M_r(\text{ак}) = 110$; лінійна довжина одного нуклеотида: $l(\text{нк}) = 0,34$ нм; середня відносна молекулярна маса одного нуклеотида: $M_r(\text{нк}) = 345$.

Хід роботи

Вправи та задачі про структуру білка

- 1 Відносна молекулярна маса білка м'язів міозину близько 500 000. Скільки амінокислотних залишків входить до складу його ланцюга?
- 2 Білок пепсин містить 340 амінокислотних залишків. Визначте масу й довжину білкового ланцюга цього ферменту.
- 3 Напишіть усі можливі послідовності амінокислотних ланцюгів довжиною у два залишки, що складаються з різних або однакових амінокислот «А» і «Б», та підрахуйте їх кількість. Зробіть те саме з набором амінокислот «А», «Б» і «В». Виведіть загальну формулу для визначення кількості варіантів амінокислотних ланцюгів залежно від їхньої довжини (кількості залишків) та різноманітності амінокислот у їхньому складі.
- 4 Гормон росту соматотропін містить 9 залишків амінокислоти лізину з відносною молекулярною масою 146. Яку відносну молекулярну масу має весь білок, якщо лізин становить всього 5,29 % від його маси?
- 5 Яка кількість пептидних зв'язків у молекулі білка, що складається зі 191 амінокислотного залишку?

Вправи та задачі про будову ДНК

- 6 Фрагмент молекули ДНК має довжину 10,2 нм. Скільки нуклеотидів він містить і яка його маса?
- 7 ДНК однієї клітини людини містить 3,1 млрд пар нуклеотидів. Визначте масу й довжину ДНК в одній клітині.
- 8 Один із ланцюгів ДНК має послідовність АГАЦТТГАТЦТГА. Запишіть послідовність другого ланцюга ДНК та визначте довжину цього фрагмента.
- 9 Фрагмент молекули ДНК містить 120 аденілових нуклеотидів, що становить 30 % від їх загальної кількості. Скільки інших нуклеотидів міститься в цьому фрагменті?
- 10 Послідовність одного з ланцюгів ДНК така: ГЦЦТААТЦАГГТ. Який уміст від загальної кількості кожного з нуклеотидів у цій ділянці ДНК?
- 11 Скільки залишків дезоксирибози міститься в молекулі ДНК, якщо в її складі 27 % гуанілових нуклеотидів, а тимідилових нуклеотидів — 432?

*Дізнайтеся, від чого залежить будова РНК і як на неї впливає заміна одного нуклеотида на інший, розв'язуючи го-
ловомолки й створюючи моделі молекул РНК **на сайті**.....*



§ 8. АТФ

Життя енергозалежне

Життя — це рух. Цей вислів повністю підтверджують повсякденні спостереження. Птахи летять, здійснюючи махові рухи крилами, відштовхуючись від повітряних мас. Муха створює рухами своїх крил завихрення повітря, формуючи над собою розріджений простір, куди її затягує. Ваше серце в стані спокою б'ється з частотою 60–80 ударів на хвилину, перекачуючи кров по організму. Рослини менш рухомі, проте й вони обертають листки та квітки залежно від положення Сонця.

Усередині клітина сповнена руху. Щосекунди сотні крихітних пухирців переміщуються цитоплазмою, зливаються та розділяються, транспортуються на далекі відстані від місць утворення до місць роботи. Для здійснення всього цього різноманіття рухів необхідне джерело енергії, як паливо необхідне для руху автомобіля.

Енергія потрібна також для здійснення хімічних реакцій. Якщо взяти воду, що містить крохмаль, і додати до цієї суміші фермент амілазу, то крохмаль почне розщеплюватися. Розповідаючи про ферменти, ми вже зазначали, що такі реакції, як розпад біополімеру, відбуваються мимовільно, оскільки продукти реакції мають меншу енергію, ніж субстрати. Проте живі організми здійснюють і зворотні реакції — синтез полімерів із мономерних ланок. Такі реакції для свого здійснення потребують додаткового надходження енергії.

Джерела енергії для живих організмів можуть бути різними

Живі організми можуть поглинати енергію з навколишнього середовища в різні способи. Тварини отримують енергію шляхом окиснення («спалювання») молекул речовин, що містяться в їжі. Так, окиснення глюкози до вуглекислого газу та води супроводжується виділенням енергії, яка може бути використана організмом. У випадку горіння ця енергія виділяється у вигляді тепла та світла, проте живі організми здатні «повільно спалювати» глюкозу, а енергію, що виділяється, використовувати на власні потреби (докладніше про те, як вони це роблять, ітиметься в § 17). Таким чином, тварини використовують хімічну енергію, накопичену в молекулах поживних речовин. Живі організми, що отримують енергію з молекул «їжі», називають **хемотрофами** (від грец. *hemo* — хімія та *tropho* — їжа). До них належать тварини, гриби, багато бактерій і найпростіших. Ще одним способом отримання енергії є уловлювання енергії сонячного світла. Живі організми, що отримують енергію у такий спосіб, називають **фототрофами** (від грец. *photos* — світло). Фототрофи мають спеціальні «молекулярні антени» для вловлювання енергії світла, яка потім буде перетворена на енергію хімічних зв'язків (докладніше про це — у § 18).

АТФ — енергетична валюта

Як ми вже згадали, реакції синтезу біомолекул пов'язані зі споживанням енергії. Джерелом цієї енергії можуть бути хімічні реакції розпаду молекул, отриманих під час живлення. Таким чином, в організмі одночасно відбуваються як реакції, що споживають енергію, так і реакції, що виділяють енергію. Щоб забезпечити якусь реакцію біосинтезу енергією, її можна пов'язати з якоюсь мимовільною реакцією, що відбувається з виділенням достатньої кількості енергії.

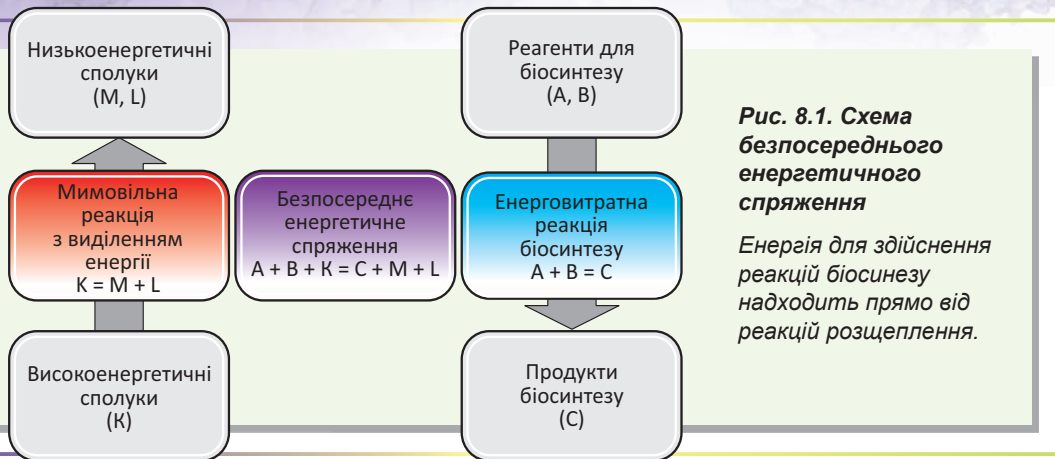


Рис. 8.1. Схема безпосереднього енергетичного sprzęження

Енергія для здійснення реакцій біосинтезу надходить прямо від реакцій розщеплення.

Такий зв'язок називають **енергетичним sprzęженням**. Отримати енергетичне sprzęження легко. Уявімо, що в нас є реакція біосинтезу:



а також певна реакція, що відбувається мимовільно з виділенням великої кількості енергії:



Реакція (1) не відбуватиметься, якщо не надійде енергія ззовні. Проте ми можемо додати до системи, що містить речовини *A*, *B* та *K*, якийсь фермент, що здійснюватиме реакцію:

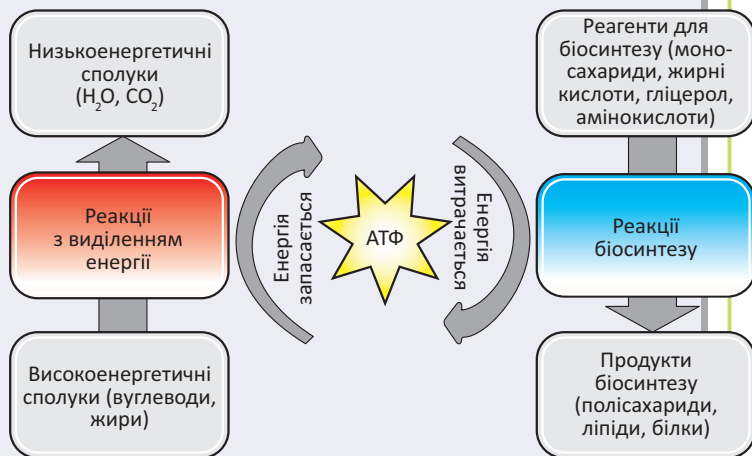


Фактично відтепер обидві реакції каталізуються одним ферментом, і енергія, отримана під час реакції (2), використовується для здійснення реакції (1).

Застосовуючи таку стратегію, можна кожній реакції біосинтезу дібрати відповідну реакцію з виділенням енергії. Вийде схема, зображена на рисунку 8.1. Проте така система матиме низку недоліків: за відсутності певних енергетичних

Рис. 8.2. Схема енергетичного sprzęження в живих організмах з універсальним посередником — молекулою АТФ

Під час окиснення речовин, отриманих із їжі, виділяється енергія, яка запасастється в хімічних зв'язках молекули АТФ. Надалі ця енергія витрачається в процесах синтезу біологічних молекул, потрібних для роботи клітини.



субстратів деякі реакції стануть неможливими. Також реакції мають співвідноситися так, щоб енергія, що вивільняється, була не меншою за енергію, потрібну для синтезу. Набагато зручнішою була б система, коли під час реакцій розщеплення молекул, що надійшли з їжею, утворювався б універсальний посередник («енергетична валюта»), який міг би використовуватися як джерело енергії в реакціях біосинтезу.

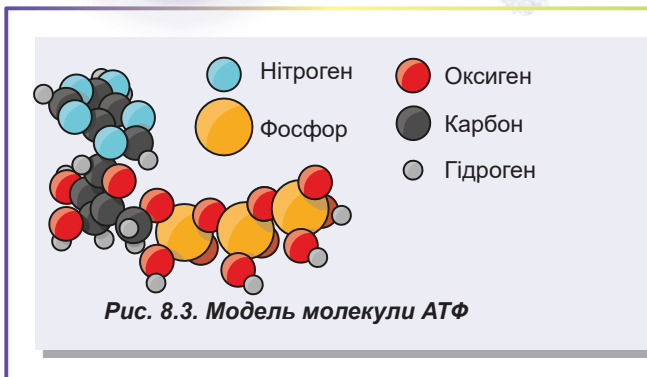
Такий посередник мусить мати певні властивості: це повинна бути невелика молекула, стабільна (аби не розпадалася спонтанно), а енергія її розпаду має бути малою (інакше кажучи, «енергетична валюта» мусить бути в «дрібних монетах»). Саме таку схему, як на рисунку 8.2, використовують живі організми, а найважливіша з-поміж молекул енергетичних посередників — це **АТФ**.

За будовою молекула АТФ є звичайним нуклеотидом

На рисунку 8.3 зображено модель будови молекули АТФ (аденозинтрифосфатної кислоти). Вона є нуклеотидом (рибонуклеотидом — містить вуглевод рибозу), схожим на ті, із яких формуються нуклеїнові кислоти. Молекула АТФ містить нітрогеновмісну основу аденін, прикріплену до рибози, і три залишки ортофосфатної кислоти, що з'єднані між собою. Під дією води за наявності ферменту молекула АТФ може розщепитися на АДФ та ортофосфатну кислоту. Ця реакція супроводжується виділенням енергії¹. Саме трифосфат — та частина молекули АТФ, у якій акумулюється енергія, що використовується для здійснення біосинтезу. Інша ж частина молекули слугує для взаємодії з ферментом.

АТФ використовується клітинами не лише для забезпечення реакцій біосинтезу енергією. Вона також використовується для здійснення руху та перенесення речовин крізь мембрану. Моторні білки забезпечують переміщення молекул та органел клітини, биття війок і джгутиків, а також інші життєво важливі процеси, пов'язані зі спрямованим рухом. Вони є ферментами, що розщеплюють АТФ та використовують енергію, що виділяється, для здійснення механічної роботи. Із деякими з них ви вже ознайомилися в § 6. Це, наприклад, згадуваний міозин. Живі клітини багаті на рух, що створюється молекулярними моторами. За допомогою мікроскопа можна спостерігати переміщення органел у живій клітині². Деякі спеціалізовані клітини здатні здійснювати глобальніші рухові процеси. Такими є клітини м'язової тканини. Вони містять моторний білок міозин, зібраний у складні структури. Численні молекули міозину розщеплюють АТФ, і завдяки їхній скоординованій роботі здійснюється м'язове скорочення. Вивчити цей процес ви можете, **переглянувши відео за посиланням**.

- 1 Є й інший спосіб розщеплення АТФ: спочатку вона розщеплюється на АМФ та пірофосфатну кислоту (молекулу, що складається з двох залишків фосфатної кислоти), а потім пірофосфатна кислота розщеплюється на дві молекули ортофосфатної кислоти. Під час такого розщеплення АТФ виділяється майже вдвічі більше енергії, ніж під час розщеплення до АДФ та ортофосфатної кислоти.
- 2 Ви можете подивитися переміщення хлоропластів у листку водної рослини елодеї **на відео за посиланням**.



- 4** Молекула АТФ містить залишки
А аденіну, дезоксирибози, трьох ортофосфатів
Б тиміну, рибози, двох ортофосфатів
В аденіну, рибози, трьох ортофосфатів
Г гуаніну, дезоксирибози, одного ортофосфату
Д аскорбінової кислоти, трьох ортофосфатів

5 Рівняння реакції розщеплення АТФ — це

- А** $\text{АТФ} + \text{H}_2\text{O} = \text{АДФ} + \text{H}_3\text{PO}_4$
Б $\text{АТФ} + \text{H}_2\text{O} = \text{АДФ} + \text{H}_4\text{P}_2\text{O}_7$
В $\text{АТФ} + \text{H}_2\text{O} = \text{АМФ} + \text{P}_3\text{PO}_4$
Г $\text{АТФ} + \text{H}_2\text{O} = \text{АДФ} + \text{P}_3\text{PO}_4$
Д $\text{АТФ} + \text{H}_2\text{O} = \text{АМФ} + \text{P}_3\text{PO}_4$

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Чому, на вашу думку, життя є енерговитратним процесом?
- 7** Які джерела енергії використовують організми? На які групи можна розподілити організми за цією ознакою? До якої групи належимо ми, люди?
- 8** Що таке енергетичне спряження? Як воно виникає в живій природі?
- 9** Чому АТФ називають «розмінною монетою» енергетичного обміну?
- 10** Як АТФ у живій природі виконує функцію посередника між реакціями з виділенням енергії та реакціями з витратою енергії?
- 11** Як працює натрій-калієвий насос? Чому для його роботи потрібна енергія АТФ?
- 12** Схарактеризуйте клітинні процеси, що потребують енергії АТФ.

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 13** Чому майже всі живі організми використовують однакову речовину як переносник та акумулятор енергії? Про що це свідчить?
- 14** Більшість енергозалежних процесів у природі відбувається завдяки енергії АТФ. Чому ж тоді рослини і тварини накопичують вуглеводи та жири, а не АТФ?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 15** Які ще речовини є переносниками й акумуляторами енергії в живій природі? Де вони використовуються організмами й чому?
- 16** Крім АТФ, носіями енергії є гуанозинтрифосфатна кислота (ГТФ), тимідинтрифосфатна кислота (ТТФ) та цитидинтрифосфатна кислота (ЦТФ). Які причини домінування АТФ над іншими трифосфатами?
- 17** Хемотрофи й фототрофи бувають гетеротрофами й автотрофами. У чому відмінність між цими чотирма поняттями та чому їх часто плутають?
- 18** Чому в живих організмах як реакції з виділенням енергії найчастіше використовують реакції окиснення?



Nature deserves praise and admiration for making machines so small.

Marcello Malpighi

Omnis cellula e cellula

Rudolf Virchow

РОЗДІЛ 2

Структура клітини

§ 9. Структура еукаріотичної клітини



Рис. 9.1. Функціональні частини клітини

Клітина — елементарна універсальна одиниця життя

Живі організми надзвичайно різноманітні. Вони відрізняються один від одного за будовою, способами отримання енергії та поживних речовин, типами розмноження. Проте всі живі організми мають універсальну властивість: кожен із них складається з клітин. Фактично клітина є генетичним матеріалом, що відокремлений від навколишнього середовища білково-ліпідною мембраною, а також має повноцінний апарат синтезу білка та метаболізм (рис. 9.1). Можна сказати, що клітина — це найменша універсальна одиниця живого — найдрібніша структура, що має властивості живої системи: саморегуляцію й самовідтво-

рення. Деякі клітини багатоклітинних організмів, щоправда, утрачають частину цих властивостей. Але не існує такої структури, меншої за клітину, що здатна самопідтримуватися та самовідтворюватися поза іншими клітинами. Так, віруси виявляють низку властивостей живих організмів, але тільки перебуваючи всередині клітини-хазяїна. Поза клітиною вірус — усього-навсього макромолекулярний комплекс.

Тваринна клітина має складну внутрішню будову

Як приклад розглянемо будову тваринної клітини (рис. 9.2). Типова клітина багатоклітинної тварини має лінійні розміри 20–100 мкм. Вона оточена **плазматичною мембраною** й не має щільної полісахаридної клітинної стінки. Під плазматичною мембраною розташовані **цитоплазма** та **ядро**. Ядро відповідає за збереження генетичного матеріалу та початкові стадії синтезу білка. Цитоплазма оточує ядро з усіх боків. Її можна розділити на **цитозоль** — рідку фракцію, та **органели** — оформлені структури, спеціалізовані на виконанні тієї чи іншої функції. Найпомітнішими є органели, що оточені власною мембраною. До них належать **ендоплазматичний ретикулум** — безперервна сітка трубочок і цистерн, що пронизують цитоплазму та беруть участь в утворенні мембран (синтезі ліпідів і мембранних білків), секреції та дезактивації токсинів, **апарат Гольджі** — станція сортування й модифікації мембранних і секретованих білків клітини, **лізосоми** — травні органели, а також **транспортні везикули** (пухирці). **Мітохондрії** є енергетичними станціями

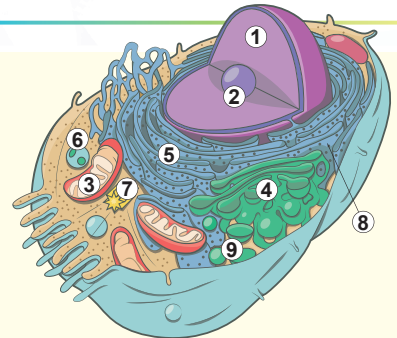


Рис. 9.2. Будова тваринної клітини

1. Ядро. 2. Ядерце. 3. Мітохондрія.
4. Апарат Гольджі. 5. Ендоплазматичний ретикулум. 6. Лізосома.
7. Клітинний центр. 8. Рибосома.
9. Транспортна везикула.

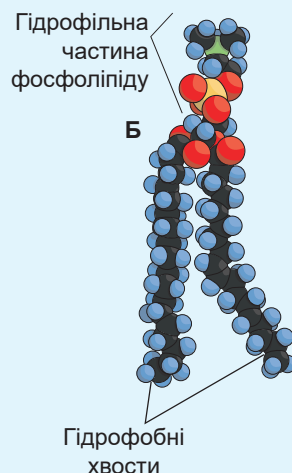
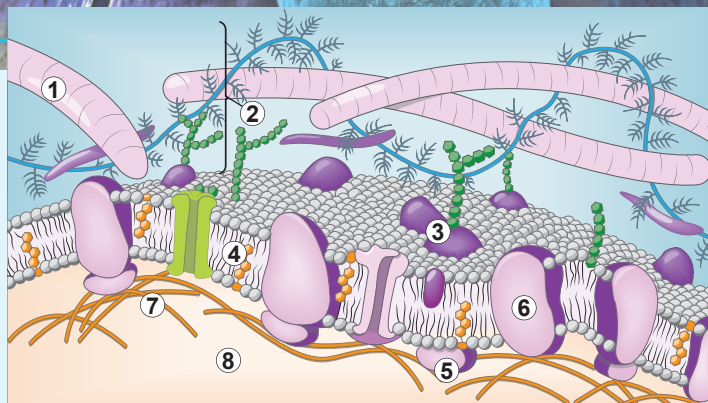


Рис. 9.3. Структура плазматичної мембрани

А. Ділянка плазматичної мембрани. 1. Фібрили міжклітинного матриксу. 2. Глікокалікс. 3. Глікопротеїн. 4. Холестерол. 5. Периферійний білок. 6. Інтегральний білок. 7. Елементи цитоскелету. 8. Цитозоль. **Б.** Модель мембранного фосфоліпиду.

клітини та оточені двома мембранами. Також вони мають власний генетичний апарат і здатні розмножуватися всередині клітини. Деякі внутрішньоклітинні структури не оточені мембраною. До них належить, наприклад, **цитоскелет** — мережа білкових ниток, що виконують опорну й рухову функції, **рибосоми** — макромолекулярні комплекси, побудовані з білка та РНК, що синтезують білкові молекули, а також **клітинний центр** — органела, що бере участь у формуванні цитоскелету.

Клітинна мембрана складається з подвійного шару ліпідів

Невіддільною частиною клітини є **мембрана**. Саме завдяки плазматичній мембрані вміст клітини відмежований від довкілля. Окрім того, у багатьох органел, як ми вже з'ясували, є власні мембрани. Їх основою є амфіфільні ліпіди. Вони формують подвійний шар, у якому полярні та заряджені голівки повернуті до водного оточення, а неполярні хвости уникають контакту з водою та спрямовані всередину подвійного шару (рис. 9.3).

Крім того, до складу клітинних мембран входять білки. Співвідношення між ліпідами та білками може значно відрізнятись в різних мембранах. У плазматичній



Роберт Гук

Народився 1635 року в англійському графстві, що на острові Вайт. Роберт Гук — справжній енциклопедист. Саме він увів у науковий обіг термін «клітина». Гук за допомогою ним же сконструйованого мікроскопа спостерігав тонку організацію корка деревної рослини й кожну комірку його сітчастої будови назвав клітиною. Результати своїх спостережень дослідник ретельно замальовував і, врешті, 1665 року опублікував книгу «Мікрографія», до якої увійшли ці зображення.

Погортати книжку Роберта Гука **ви можете за посиланням**.

Помер учений 1703 року в Лондоні.





Рудольф Вірхов

Народився в місті Шифельбейні в Померанії (нині місто Свідвин у Польщі) у 1821 році. Освіту здобув у Берліні в медичному інституті. Вірхов став основоположником клітинної патології, обґрунтувавши тезу про те, що будь-який патологічний процес зводиться до змін у життєдіяльності клітин організму. Учений сформулював положення «*omnis cellula e cellula*» (кожна клітина походить від клітини), чим поклав край уявленню багатьох своїх сучасників про те, що клітини можуть утворюватись із міжклітинної речовини. Це твердження увійшло до клітинної теорії як одне з її положень. Помер дослідник 1902 року в Берліні.

мембрані шваннівської клітини, що формує ізоляцію відростків нервових клітин, співвідношення 1:3 на користь ліпідів. Натомість у внутрішній мембрані мітохондрії співвідношення — 3:1 на користь білків. Білки мембрани можна розподілити на три типи: **інтегральні**, або **трансмембранні**, зі значною гідрофобною поверхнею, зануреною в неполярний шар мембрани; **периферійні**, що контактують лише з голівками ліпідів; та **заякорені**, до яких ковалентно прикріплений ліпідний компонент, занурений у мембрану. Ліпіди мембран вирізняються значним різноманіттям голівок. Більшість із них — це заряджені групи, що несуть або негативний, або сумарний нульовий заряд (якщо в голівці одночасно є і позитивно, і негативно заряджені групи). Таким чином, поверхня мембран за фізіологічних умов має негативний заряд, який запобігає спонтанному злиттю різноманітних мембранних органел одна з одною завдяки наявності електростатичного відштовхування. Деякі ліпіди та білки мембран мають вуглеводний компонент, прикріплений до їхніх молекул. Такі «химерні» молекули називають гліколіпідами та глікопротеїнами відповідно. У плазматичній мембрані вуглеводні компоненти завжди розташовані із зовнішнього (зверненого до зовнішнього середовища) боку¹.

Властивості клітинної мембрани: напівпроникність, текучість, рідкокристалічність

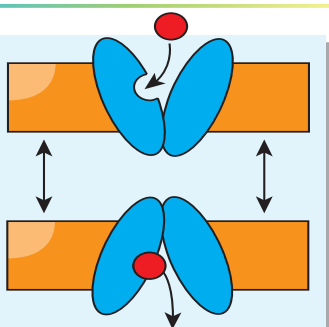


Рис. 9.4.
Транспортування
глюкози крізь
мембрану

Варто окреслити низку властивостей, які характеризують біологічну мембрану й які безпосередньо впливають з її структури.

По-перше, у всіх мембран є неполярний шар, сформований ліпідними хвостами. Як відомо, полярні та заряджені молекули дуже погано розчиняються в неполярному розчиннику. Таким чином, ліпідна мембрана виявляється непроникною для заряджених і великих полярних молекул (дрібні полярні молекули, як-от вода й амоніак, проникають крізь ліпідну мембрану відносно легко). Проте мембрану можна зробити проникною для таких молекул, і цю роль виконують білки. Вони можуть утворювати наскрізні канали, які виявляють вибірковість щодо тієї чи іншої речовини. Так, калієві канали плазматичної мембрани пропускають йони Калію, але є непроникними для йонів Натрію. Або ж це можуть бути склад-

¹ Це правило порушується, наприклад, у рослин, у яких є гліколіпіди з вуглеводним компонентом, що «дивиться» всередину клітини. Такі незвичайні гліколіпіди залучені до синтезу целюлози.

ніше влаштовані переносники, наприклад, переносник глюкози. Цей білок не має наскрізного каналу, але може «проштовхувати» крізь себе молекулу глюкози (рис. 9.4).

На відміну від перенесення речовин крізь ліпідний бішар (проста дифузія), перенесення речовин за посередництва білків (полегшена дифузія) можна контролювати. Такий транспорт не потребує витрат енергії та має назву **пасивний**. Деякі білки, споживаючи енергію, здатні переносити речовини проти градієнта концентрації, тобто із менш насиченого розчину в більш насичений. Такий тип перенесення називають **активним транспортом**. Він відіграє важливу роль у життєдіяльності клітини.

Іншою властивістю мембрани є те, що ліпіди в ній здатні переміщуватися (рис. 9.5). І, нарешті, є ще одна надзвичайно цікава властивість мембран. Незважаючи на те, що ліпіди постійно переміщуються в межах свого шару, загальна структура мембрани не змінюється: це плоский двошаровий ансамбль орієнтованих ліпідних молекул. Такі системи, у яких компоненти постійно переміщуються, але при цьому їхня впорядкована структура не порушується, називають **рідкими кристалами**. Усі біологічні мембрани є рідкими кристалами.

Функції мембрани ґрунтуються на перелічених властивостях. Саме ці властивості зумовлюють **бар'єрну** функцію й функцію **вибіркового транспорту**, що забезпечують відмінність складу внутрішнього вмісту клітини від середовища, яке її оточує. Також мембрани утворюють більшість клітинних органел, приймають і передають сигнали, беруть участь в енергетичному обміні. У цьому полягають їхні **структурна, сигнальна й енергетична** функції відповідно.

Зовні тваринна клітина вкрита вуглеводною «шубою» — глікокаліксом

Плазматична мембрана є основою оболонки будь-якої клітини. Проте зазвичай клітини мають додаткові поверхневі структури. Розгляньмо будову оболонки типової клітини багатоклітинної тварини. Ми вже зазначили, що на зовнішній поверхні плазматичної мембрани наявні гліколіпіди та глікопротеїни.

Сукупність їхніх вуглеводних компонентів формує довкола клітини «шубу» — **глікокалікс**. Глікокалікс забезпечує взаємодію клітини та міжклітинної речовини. Зсередини мембрана додатково укріплена примембранним цитоскелетом, що надає клітині форму та забезпечує її рухливість (рис. 9.6).

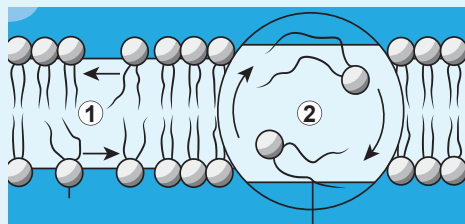


Рис. 9.5. Рухи ліпідів у мембрані

1. Переміщення ліпідів у межах одного моношару. 2. Переміщення між моношарами — фліп-флоп-перехід.

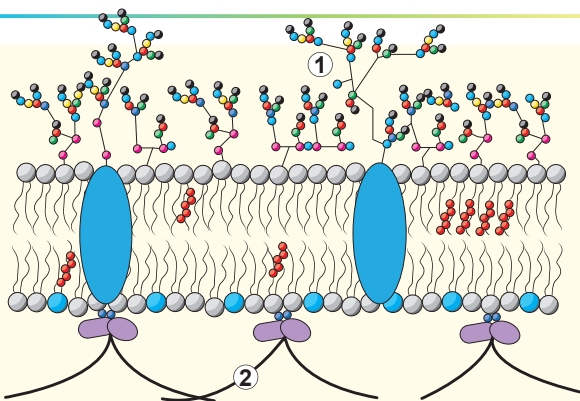
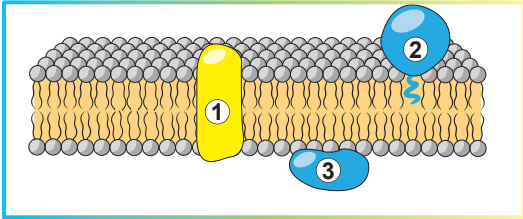
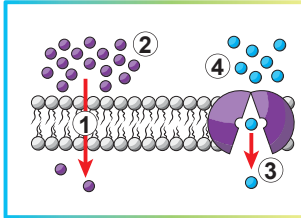


Рис. 9.6. Глікокалікс (1) і примембранні елементи цитоскелету (2)

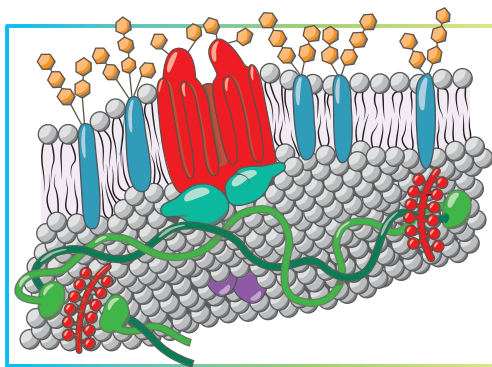
Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1** Жива клітина ззовні оточена мембраною, яка складається з (1) речовин, які своїми (2) частинами спрямовані всередину мембрани, а (3) — назовні.
- А** 1 — гідрофобних, 2 — амфіфільними, 3 — гідрофільними
Б 1 — амфіфільних, 2 — гідрофобними, 3 — гідрофільними
В 1 — гідрофільних, 2 — гідрофобними, 3 — амфіфільними
Г 1 — амфіфільних, 2 — гідрофільними, 3 — гідрофобними
Д 1 — гідрофобних, 2 — гідрофільними, 3 — амфіфільними
- 2** Деякі клітинні структури мають власний генетичний апарат, здатні до синтезу білка та розмноження всередині клітини. У тваринній клітині до них належать
- А** цистерни апарату Гольджі **Б** рибосоми **В** мітохондрії
Г ядра **Д** лізосоми
- 3** Утворення мембран у тваринній клітині (синтез фосфоліпідів і збирання подвійних шарів) відбувається в
- А** мітохондріях **Б** апараті Гольджі **В** ендоплазматичному ретикулумі
Г лізосомах **Д** ядрі
- 4** На рисунку зображено ділянку мембрани. Укажіть, які об'єкти позначено цифрами 1–3.
- А** 1 — інтегральний білок, 2 — периферійний білок, 3 — заякорений білок
Б 1 — периферійний білок, 2 — інтегральний білок, 3 — заякорений білок
В 1 — інтегральний білок, 2 — заякорений білок, 3 — периферійний білок
Г 1 — периферійний білок, 2 — заякорений білок, 3 — інтегральний білок
Д 1 — заякорений білок, 2 — периферійний білок, 3 — інтегральний білок
- 
- 5** На рисунку зображено два види мембранного транспорту. Зображення ліворуч ілюструє (1), у такий спосіб крізь мембрану може проникати (2). На зображенні праворуч приклад (3), завдяки чому відбувається транспорт (4).
- А** 1 — пасивний транспорт, 2 — Оксиген, 3 — активного транспорту, 4 — катіону Калію
Б 1 — активний транспорт, 2 — катіон Натрію, 3 — простої дифузії, 4 — води
В 1 — просту дифузію, 2 — вуглекислий газ, 3 — полегшеної дифузії, 4 — глюкози
Г 1 — активний транспорт, 2 — катіон Натрію, 3 — пасивного транспорту, 4 — води
Д 1 — полегшену дифузію, 2 — вода, 3 — простої дифузії, 4 — глюкози
- 

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6 Поясніть поняття, що використані у твердженні: «Клітина є найменшою універсальною одиницею живого — найдрібнішою структурою, що має властивості живої системи: самопідтримання й самовідтворення».
- 7 На рисунку 9.2 зображено узагальнену будову тваринної клітини. Як видно, у ній багато структурно-функціональних частин. Спробуйте їх згрупувати та вкажіть принцип, на основі якого частини клітини було об'єднано в кожную з груп.
- 8 Проаналізуйте особливості функціонування клітин, приклади яких наведені в параграфі, і поясніть, як змінюється та від чого залежить співвідношення білків і ліпідів у біологічних мембранах.
- 9 Як і чому переміщуються молекули фосфоліпідів у мембрані? Зробіть рисунки, на яких покажіть можливі переміщення ліпідів. Зробіть припущення щодо біологічної ролі таких переміщень та їхньої хімічної основи.
- 10 Оболонка еритроцита містить багато компонентів. Укажіть, де на рисунку зображено зовнішній бік мембрани. Обговоріть можливі функції намальованих на рисунку компонентів.



Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11 Схарактеризуй різноманіття фосфоліпідів, що формують мембрани тваринних клітин. Спробуй скласти перелік таких фосфоліпідів і зазнач особливості їхньої будови та біологічної ролі. Де людина використовує фосфоліпиди?
- 12 У мембрані не можна зробити дірку. Укажи, у яких ситуаціях це корисно, а в яких — не дуже. Така «стійкість» зумовлена деякими властивостями мембрани та компонентів, що входять до її складу. Назви ці властивості.

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13 Вторинні посередники (чи месенджери) передають різноманітні сигнали всередині клітини. опиши роботу фосфатидилінозитольного сигнального каскаду та його значення в регуляції функцій організму.
- 14 Дуже важливим видається розуміння процесів збирання мембран, їх функціонування та розбирання. Спробуй скласти схему чи план «життя» будь-якої біологічної мембрани.

Проект для дружної компанії

- 15 **Послухайте пісню про клітину** та спробуйте створити щось подібне українською мовою. Запишіть ролик, викладіть його в *YouTube* і заспівайте однокласникам на уроці біології.



§ 10. Цитоплазма та органели

Цитозоль пронизаний елементами цитоскелету

У попередньому параграфі ми докладно розглянули будову плазматичної мембрани. Тепер час зануритися всередину клітини та розглянути структури й процеси, що відбуваються під клітинною оболонкою.

Безпосередньо під плазматичною мембраною розташований уміст клітини — цитоплазма. Історично склалося так, що під цитоплазмою розуміють увесь уміст клітини, крім ядра. У цитоплазмі можна виділити як рідку частину — **цитозоль**, так й оформлені органели. У цитозолі відбуваються різноманітні біохімічні процеси, з якими ви ознайомитеся докладно в § 15-16. Усередині клітини пронизані опорними філаментами¹ — **цитоскелетом**. Саме цитоскелет забезпечує підтримання форми клітини, а також більшість її рухів. Джгутики та війки, що забезпечують переміщення одноклітинних організмів, сперматозоїдів, а також рух секретів слизовими оболонками, усередині містять стрижень із філаментів особливого роду — **мікротрубочок**, здатних переміщуватися одна відносно одної — саме це переміщення й забезпечує їхній рух (рис. 10.1). М'язи скорочуються завдяки тому, що нитки, побудовані з білка актину, переміщуються відносно ниток, побудованих з білка міозину. Поверхня епітеліальних клітин, що вистилають тонкий кишківник, у багато разів збільшена завдяки наявності мікроворсинок на їхній поверхні. Ці мікроворсинки підтримуються зсередини нитками з білка актину.

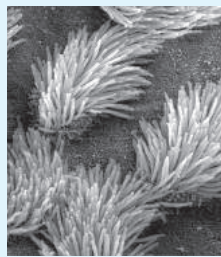
Важлива особливість білків цитоскелету (актину й тубуліну) полягає в тому, що вони можуть міститися як у складі ниток (філаментів) цитоскелету (рис. 10.2, А), так і в розчинній формі.



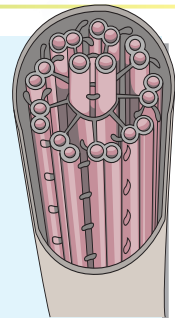
А



Б



В



Г

Рис. 10.1. Джгутики та війки

А. Клітина хламідомонади має два джгутики, завдяки синхронним рухам яких вона пересувається у воді. **Б.** Сперматозоїд на поверхні епітелію маткової труби. Сперматозоїд має єдиний довгий джгутик, завдяки якому він переміщується до яйцеклітини. Клітини епітелію маткових труб також містять рухові структури — війки, по кілька на клітину. Їхні синхронні биття допомагають яйцеклітині рухатися назустріч сперматозоїду. **В.** Війки трахеї людини, що допомагають виводити слиз та дрібні частинки з дихальних шляхів. **Г.** Схема будови джгутика.



¹ Філамент (від англ. *filament* — нитка) — внутрішньоклітинне ниткоподібне утворення.

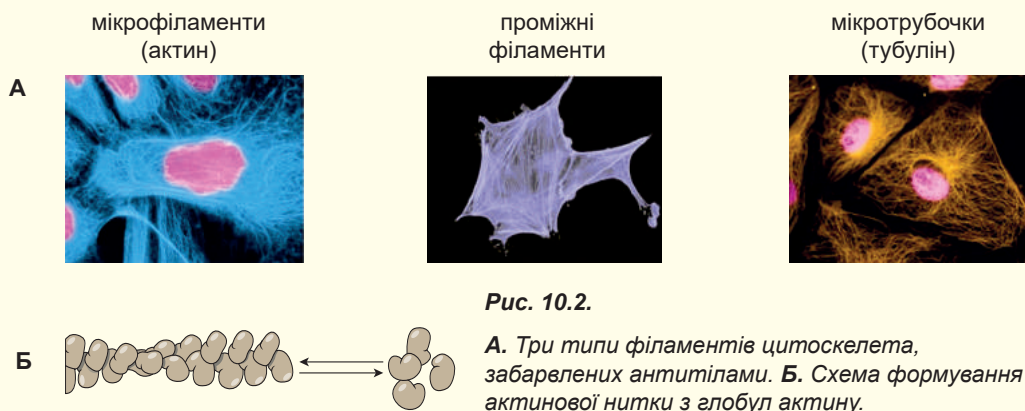
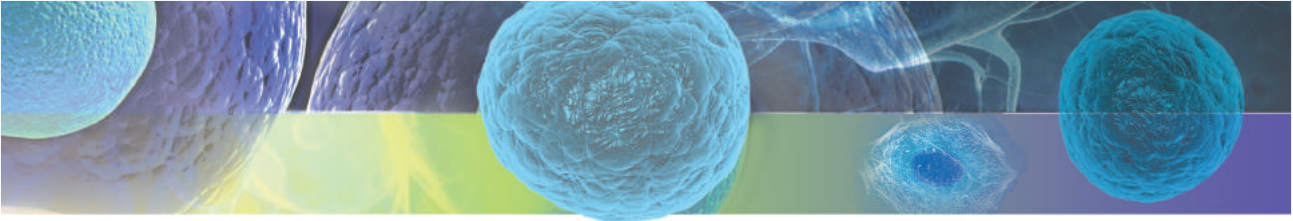


Рис. 10.2.

А. Три типи філаментів цитоскелета, забарвлених антитілами. **Б.** Схема формування актинової нитки з глобул актину.

Наприклад, актин — типовий глобулярний білок, розчинний у цитоплазмі. Проте він може полімеризуватися¹, формуючи довгі нитки актинового цитоскелета (рис. 10.2, Б). Цей перехід оборотний, і клітина може контролювати як утворення, так і розпад філаментів.

Вакуом — сукупність одномембранних органел клітини

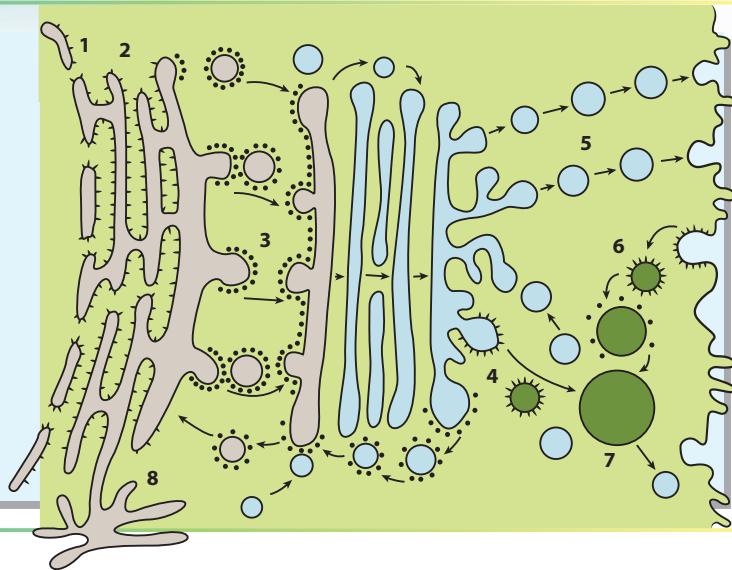
Серед внутрішньоклітинних структур тваринної клітини найбільше виділяються органели, оточені власною мембраною. Сукупність органел, оточених однією мембраною, утворює **вакуом** клітини. Органели, що їх містить вакуом, — це пухирці, трубочки, диски та сітчасті структури. Центральним у вакуомі є **ендоплазматичний ретикулум (ЕПР)** — безперервна мережа трубочок і цистерн, що займає значну частину клітини. ЕПР розмежований на два відділи. Перший — це **шорсткий ендоплазматичний ретикулум**, що залучений до біосинтезу білка й називаний так тому, що його мембрана вкрита рибосомами. Інший — **гладкий ендоплазматичний ретикулум**, позбавлений рибосом. Гладкий ЕПР залучений до синтезу ліпідів, а також слугує місцем скупчення йонів Кальцію. ЕПР дає початок іншим компонентам вакуому, утворюючи везикули (мембранні пухирці), які згодом зливаються з іншою структурою вакуому — **апаратом Гольджі** (рис. 10.3).

Апарат Гольджі тваринної клітини має характерну будову: він складається з мембранних дисків, розширених із боків і зібраних у стоси. В апараті Гольджі відбуваються процеси дозрівання мембранних та секреторних білків, синтезованих в ЕПР, а також їх сортування. Під час сортування клітина вирішує, чи білок залишиться «працювати» всередині клітини, чи буде виділений назовні. Білки, що спрямовуються назовні, потрапляють до складу транспортних везикул. Потім вони зливаються з плазматичною мембраною клітини, при цьому вміст везикули переходить до зовнішнього середовища, а мембранні ліпіди та білки переходять до складу плазматичної мембрани.

¹ Під терміном «полімеризація» мається на увазі формування макромолекулярних комплексів із багатьох субодиниць без утворення ковалентних зв'язків.

Рис. 10.3.
Одномембранні
органели: схема
взаємоперетворень

1. Ядерна оболонка.
2. Шорсткий ЕПР.
3. Рух везикул від ЕПР до апарату Гольджі.
4. Утворення первинних лізосом.
5. Виведення речовин.
6. Поглинання речовин.
7. Травна вакуоля (вторинна лізосома).
8. Гладкий ЕПР.



Ще один тип везикул, що виробляються апаратом Гольджі, — це **лізосоми**. Лізосоми — це травні органели, що містять травні ферменти. Вони перетравлюють часточки їжі або цілі органели та клітини.

Мітохондріюм — сукупність мітохондрій клітини

В особливу групу треба виокремити цитоплазматичні органели, оточені двома мембранами. У тварин такими органелами є **мітохондрії**. Будова «класичної» мітохондрії зображена на рисунку 10.4. Мітохондрія має оболонку з двох мембран. **Зовнішня мембрана мітохондрії** гладка й оточує мітохондрію, наче панчоха, натомість **внутрішня мембрана** нерівна, містить численні складки — **кристи**, що збільшують її поверхню в багато разів. У різних організмів вони можуть мати вигляд пластинок, трубочок, пухирців. Під внутрішньою мембраною розташований **мітохондріальний матрикс** — рідкий уміст мітохондрії. Важливо зазначити, що мітохондрії мають власну **ДНК**, а також апарат синтезу білка. ДНК розташована в матриксі й не оточена якимись додатковими мембранними структурами.

Мітохондрії є енергетичними станціями клітини. Саме в них здійснюються процеси останніх етапів клітинного дихання тварин: окиснення органічних сполук киснем до вуглекислого газу та води з виділенням енергії. Більшість етапів клітинного дихання відбувається на внутрішній мембрані мітохондрії, саме тому її площа збільшена в багато разів завдяки наявності складок.

Дуже часто мітохондрії значно відрізняються за своєю формою від зображеної на рисунку 10.4. Наприклад, мітохондрії м'язових волокон зливаються між собою, утворюючи єдину мережу, що пронизує всю цитоплазму, — **мітохондріальний ретикулум** (рис. 10.5, А).

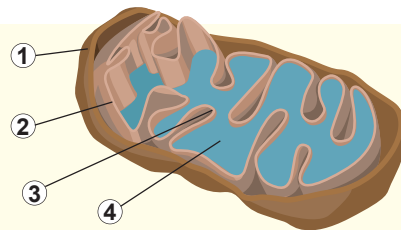


Рис. 10.4. Будова мітохондрії

1. Зовнішня мембрана.
2. Внутрішня мембрана.
3. Криста.
4. Матрикс.

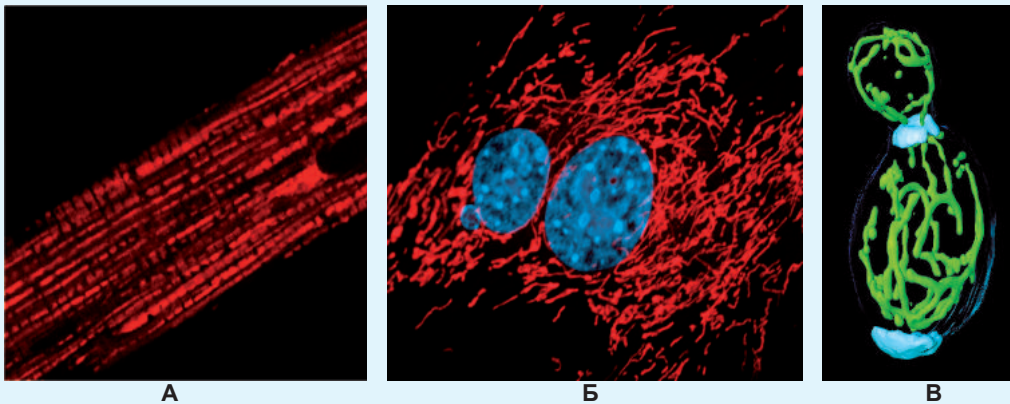


Рис. 10.5. Приклади мітохондрій у різних типах клітин

А. Мітохондрії м'язової клітини (забарвлені в червоний колір). **Б.** Клітина сполучної тканини людини (мітохондрії забарвлені в червоний колір, ядро — у блакитний). **В.** Дріжджі (мітохондрії забарвлені в зелений колір).

Така структура ефективніше постачає енергію скоротливим структурам м'язового волокна. В інших клітинах іноді буває до кількох тисяч мітохондрій, а в багатьох найпростіших у клітині є лише одна велика мітохондрія (рис. 10.5, Б, В).

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

1 Мікрроворсинки клітин кишківника зсередини підтримуються нитками (1). Епітелій кишківника завдяки наявності мікрроворсинок (2). Ззовні мікрроворсинки оточені (3).

А 1 — міозину, 2 — захищений від травних соків, 3 — колагеном

Б 1 — актину, 2 — збільшує свою поверхню, 3 — глікокаліксом

В 1 — тубуліну, 2 — забезпечує рух яйцеклітини, 3 — целюлозою

Г 1 — актину, 2 — здатний регенерувати, 3 — слизом

Д 1 — тубуліну, 2 — здатний до руху, 3 — ліпідною оболонкою

2 До полімеризації й утворення фібрилярних структур здатні глобулярні білки

А колаген, кератин

Б гемоглобін, міоглобін

В тубулін, актин

Г міозин, колаген

Д гемоглобін, кератин

3 До складу вакуому клітини входять

А немембранні органели

Б мітохондрії та хлоропласти

В органели руху

Г лізосоми та апарат Гольджі

Д ядро та цитоплазма

- 4** Оберіть правильні характеристики мітохондрій з наведеного переліку:
- 1) містять власну ДНК;
 - 2) здатні ділитися всередині клітини;
 - 3) мають власний білоксинтезувальний апарат;
 - 4) містять власний ендоплазматичний ретикулум;
 - 5) належать до вакуому клітини;
 - 6) належать до органел руху.
- А** 1, 2, 3 **Б** 2, 3, 4 **В** 3, 4, 5 **Г** 4, 5, 6 **Д** 1, 5, 6

- 5** Мітохондрії називають енергетичними станціями клітини, оскільки вони
- А** мають двомембранну будову
Б окиснюють органічні речовини
В заповнені матриксом
Г мають складчасту внутрішню мембрану
Д містять власну ДНК

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Що таке цитозоль? Спробуйте схарактеризувати склад цитозолю. Укажіть основні функції цитозолю.
- 7** Нитки цитоскелета часто складаються з полімерних глобулярних білків, а не з довгих фібрилярних молекул. На вашу думку, чому?
- 8** Є кілька різних органел руху. Зробіть порівняльну характеристику цих органел у вигляді таблиці. У цій таблиці вкажіть поширення та будову кожної з наведених вами органел.
- 9** Терміном «вакуом» позначають усі одномембранні органели клітини, підкреслюючи тим, що всі вони взаємопов'язані. Опишіть цей взаємозв'язок з погляду функцій і структури.
- 10** Опишіть будову мітохондрії та вкажіть її основні структури. З'ясуйте структурно-функціональні зв'язки та поясніть їхнє значення.

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Деякі одноклітинні паразити позбавлені мітохондрій, хоча і є типовими еукаріотами. Як вони можуть жити без енергетичних станцій?
- 12** Цитоскелет є не тільки в еукаріотичних клітинах, а й у клітинах прокаріотів. Які білки беруть участь у його формуванні у бактерій?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Цитоскелет та органели руху пов'язані між собою. Як здійснюється цей зв'язок? Яку роль відіграє в цьому зв'язку клітинний центр?
- 14** Переміщення речовин у мембранних везикулах у межах однієї клітини здійснюється за допомогою «крокуючих» білків динеїну та кінезину. Знайди про них інформацію, відео та розкажи в класі, як працюють ці дивовижні білки.

§ 11. Ядро

Ядро — характерна риса еукаріотичної клітини

Ми з вами побіжно розглянули різноманітні клітинні органели, які містяться в цитоплазмі. Настав час зазирнути у «святеє святих» клітини — **клітинне ядро**.

Уперше ядра помітив Левенгук у клітинах крові лосося як великі «гранули» всередині клітин. Потім шотландський ботанік Роберт Броун (саме на його честь назвали невпорядкований рух частинок речовин — броунівський) виявив подібні структури в пилку орхідей. З'ясувалося, що наявність ядра — універсальна властивість тваринних і рослинних клітин, а також клітин грибів і найпростіших. Ядро є і в білих кров'яних тільцях людини, і в клітинах листя соняшника, у клітинах печериці, у клітині амеби протеза та інфузорії-туфельки.

У бактерій ядра немає, але про це ми поговоримо вже у наступному параграфі.

Усі клітини тварин містять щонайменше одне ядро (рис. 11.1). Деякі «клітини» позбавлені ядер — як, наприклад, еритроцити (червоні кров'яні тільця) ссавців, нейрони найдрібніших комах, клітини рогових лусочок епідермісу. Проте в цих випадках коректніше називати їх не клітинами, а постклітинними структурами, що сформувалися зі звичайних клітин, які в той чи інший спосіб утратили ядро.

Ядро виконує в живій клітині найважливішу роль: воно є сховищем генетичної інформації, записаної в молекулах ДНК¹. Також ядро виконує функцію захисту клітинної ДНК від нуклеїнових кислот цитоплазми та більшості вірусів². Саме в ядрі відбувається утворення молекул РНК та проходять початкові етапи синтезу білка. У ядрі відбувається збирання рибосом — молекулярних машин, відповідальних за пізні етапи синтезу білка. Важливо також згадати, що в ядрі молекули ДНК упаковані дуже компактно й акуратно. Так, якщо витягти всю ядерну ДНК людини лише з однієї клітини, то вийде нитка приблизно 204 см завдовжки. Але в клітині людини вона упакована в ядрі, діаметр якого становить приблизно 5 мкм.

Компоненти будови ядра — оболонка, пори, хроматин, ядерце

Ядро має складну будову. Зовні воно вкрите **ядерною оболонкою**, яка відокремлює ядро від цитоплазми (рис. 11.2). Ядерна оболонка двошарова і є безпосереднім продовженням ендоплазматичної сітки. Вона пронизана **ядерними порами** — ділянками, де зовнішня та внутрішня мембрани ядра переходять одна в одну. Проте ядерні пори — це не просто отвори в ядерній оболонці. Вони містять багато білків, організованих у **комплекси ядерних пор** — брами, що контролюють те, які молекули можуть входити у ядро й виходити з нього, а які — не можуть. Так, звичайні цитоплазматичні білки й РНК не можуть пройти крізь ядерну пору.

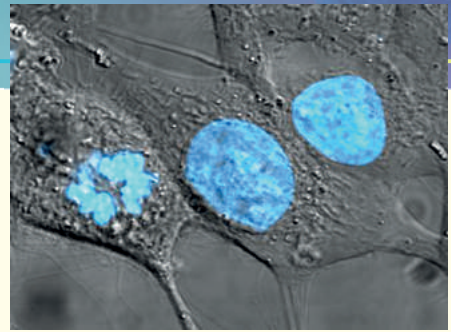


Рис. 11.1. Ядра в живих клітинах ссавців (ДНК забарвлена)

Клітина, що ліворуч, ділиться.

- 1 Як ви пам'ятаєте, не вся ДНК тваринної клітини розташована в ядрі: мітохондрії також містять власну ДНК, проте кількість ДНК у ядрі у багато разів більша, ніж у мітохондріях.
- 2 Деякі віруси, наприклад, вірус грипу та вірус імунодефіциту людини (ВІЛ), здатні діставатися ядра для здійснення свого життєвого циклу.

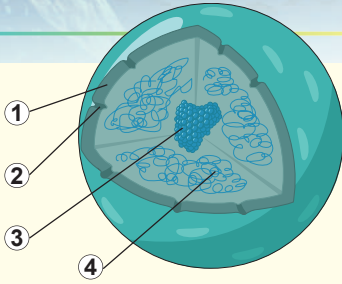


Рис. 11.2. Будова ядра

1. Ядерна оболонка.
2. Ядерна пора. 3. Ядерце.
4. Хроматин.

Проте якщо білок містить спеціальну сигнальну послідовність амінокислотних залишків — своєрідний «квіток» до ядра, то він може бути перенесений усередину крізь ядерну пору¹.

Більша частина ядра заповнена **хроматином** — складним комплексом із ДНК і білків (у співвідношенні за масою приблизно 2:3). ДНК зберігається та функціонує в клітині саме в складі хроматину. Білки хроматину обслуговують потреби ДНК — упаковують її, захищають від ушкоджень, розривів, виправляють помилки, забезпечують її копіювання й утворення молекул РНК. Можна виокремити дві фракції хроматину: **еухроматин** і **гетерохроматин**. Гетерохроматин є «неактивним» хроматином, у якому процеси утворення РНК майже не відбуваються. Ділянками ж активного синтезу РНК є еухроматин — більш пухка частина

хроматину. Співвідношення гетеро- та еухроматину варіюється від клітини до клітини. Так, якщо в клітині триває активний синтез РНК та білка, то її ядро багате на еухроматин, а коли клітина перебуває в неактивному стані, то її ядро ледь не повністю заповнено гетерохроматином.

У більшості ядер тваринних клітин можна виявити одну чи кілька щільних кулястих структур — **ядерець**. **Ядерце** — це особливий внутрішньоядерний комплекс, не обмежений мембраною. У ядерці відбувається важливий процес — формування рибосом. У ньому утворюється спеціальна рибосомальна РНК (яка там-таки вкривається рибосомальними білками) і відбувається збирання рибосом. Після цього готові рибосомні частинки залишають ядро крізь ядерні пори та готові стати до роботи й виконати своє безпосереднє завдання — синтезувати білок.

Хромосоми — органи, що містять ДНК

Ми з вами вже згадували, що ДНК у ядрі перебуває в складі хроматину — міцного комплексу з білком. У такій формі вона досить щільно спакована (рис. 11.3). Якщо розглянути будову хроматину на мікроскопічному рівні, то ви побачите, що він перебуває у вигляді нитки ДНК, намотаної на намистини білків. Такий ланцюжок із «намистин» перед клітинним поділом (докладніше в § 28) складається в більш хитромудру структуру з розеток і петель. Урешті-решт, уся молекула ДНК виявляється спакованою до великого, але компактного комплексу з білком —

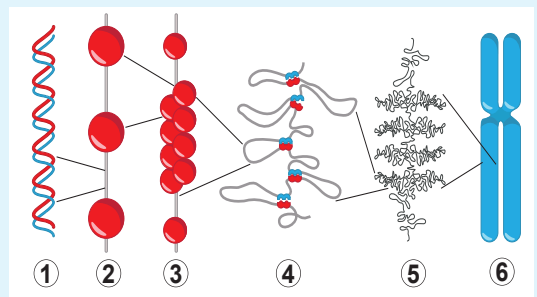


Рис. 11.3. Упакування ДНК

1. Подвійна спіраль ДНК. 2. Нуклеосомна нитка.
3. Фібрила 30 нм. 4. Петлі. 5. Хроматида.
6. Хромосома.

¹ Маленькі білки, як правило, можуть потрапляти до ядра і без спеціальної послідовності амінокислотних залишків.

хромосоми (рис. 11.4). Хромосоми мають паличкоподібну структуру. Класична хромосома ссавців має таку будову: це паличка, на кінцях якої розташовані **теломери** — ділянки хроматину, відповідальні за підтримку довжини хромосоми. Посередині є перетяжка — **центромера**, що забезпечує правильний розподіл хромосом у процесі поділу клітини. Перетяжка розділяє хромосому на два плеча. **Плечі** бувають різної довжини, цим хромосоми відрізняються одна від одної. Іноді ви можете бачити іншу схему хромосоми — у вигляді літери X. Така хромосома є здвоєною: вона складається з двох ідентичних хромосом, об'єднаних у ділянці центромери. У цьому випадку хромосоми-копії називають **хроматидами**. Саме в такій X-подібній формі хромосоми перебувають на початку клітинного поділу.

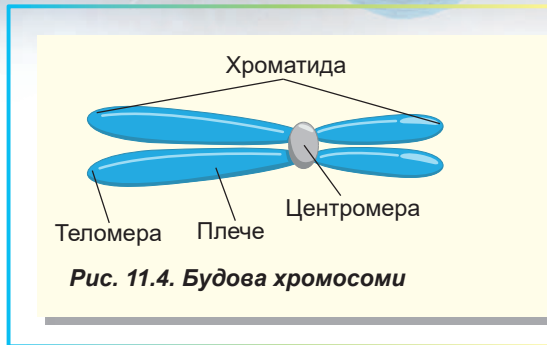


Рис. 11.4. Будова хромосоми

Каріотип — сукупність хромосом

Кількість хромосом у ядрі може варіюватися (рис. 11.5). Так, у ядрах клітин чорного мурахи-бульдога лише по дві хромосоми, тоді як у річкового рака — 176. Рекордсменом за кількістю хромосом серед багатоклітинних організмів є папороть вужачка — у її клітинах міститься 1440 хромосом. Порівняно з цими організмами кількість хромосом у людини невелика: у ядрі наших клітин міститься 46 хромосом. Кількість хромосом ніяк не пов'язана зі складністю організму чи його систематичним положенням. Навіть у близькоспоріднених організмів вона може відрізнятися: у карликового оленя китайського мунтжака їх 46, а у спорідненого з ним індійського мунтжака — лише 6¹.

Сукупність усіх хромосом ядра називають **каріотипом** (від грец. *karion* — ядро). Хромосоми, що містяться в ядрі, відрізняються одна від одної. Якщо вони всі різні, то такий набір хромосом називають **гаплоїдним** (від грец. *haploos* — поодинокий): у ньому кожна хромосома унікальна, представлена тільки один раз. У клітинах дорослих тварин зазвичай кожна хромосома наявна у вигляді двох копій: такий набір хромосом називають **диплоїдним** (від грец. *diploos* — подвійний).



Папороть вужачка (1440)



Чорний мураха-бульдог (2)



Річковий рак широкопалий (176)



Мунтжак індійський (6)



Мунтжак китайський (46)



Людина розумна (46)

Рис. 11.5. Кількість хромосом у різних організмів

1 Це в самиці індійського мунтжака, у самця є одна додаткова хромосома, тобто разом їх у нього 7.

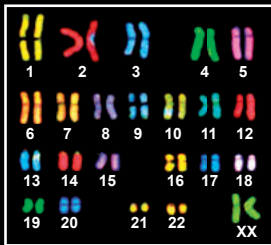


Рис. 11.6. Каріотип людини

Фарбування здійснено методом флуоресцентної гібридизації (докладніше про метод у § 39).

Диплоїдний набір хромосом людини становить 46 хромосом, гаплоїдний, відповідно, — 23. На рисунку 11.6 наведено диплоїдний каріотип людини: хромосоми відрізняються своїми розмірами та будовою. Особливу увагу треба звернути на останню, 23-тю пару хромосом — **статеві хромосоми**. У жінок є дві так звані Х-хромосоми (як на рисунку), а в чоловіків — одна Х-хромосома та одна маленька Y-хромосома. Решту — нестатеві хромосоми — називають **аутосоми**.

Деякі живі організми мають три або більше повних наборів хромосом. Такий набір хромосом називається **поліплоїдним**. Поліплоїдні ядра доволі поширені серед рослин, а також серед риб та амфібій¹. Каріотип є видоспецифічною ознакою². Зміна кількості хромосом у каріотипі може бути причиною спадкових генетичних захворювань. Так, наявність трьох хромосом 21-ї пари в каріотипі людини призводить до розвитку синдрому Дауна (докладніше в § 37).

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Ядра немає у

А клітинах плодового тіла білого гриба	Б еритроцитах жаби
В клітинах плодів огірка	Г клітинах збудника малярії
Д клітинах збудника туберкульозу	

- 2 В організмі людини ядер немає в таких структурах, як

А білі кров'яні клітини
Б клітини печінки
В клітини серцевого м'яза
Г кров'яні пластинки (тромбоцити)
Д світлосприймальні клітини сітківки (колбочки та палички)

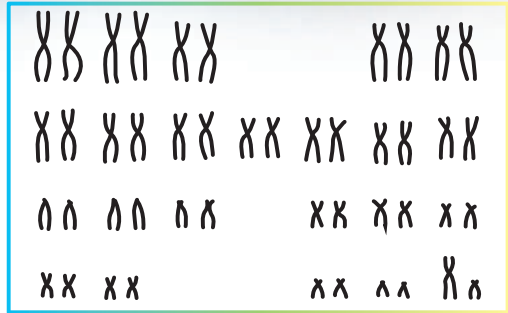
- 3 Ядерне походження має

А рибосома	Б мітохондрія
В комплекс Гольджі	Г лізосома
Д хлоропласт	

1 Іноді навіть різні тканини одного організму містять різну кількість гаплоїдних наборів хромосом. Так, у ядрах клітин печінки та серця дорослої людини є чотири гаплоїдні набори хромосом.

2 Хоча з цього правила є винятки. Найяскравіший приклад — чорний пацюк, різні підвиди якого мають 38, 40 та 42 хромосоми в диплоїдному наборі.

- 4** На рисунку зображено каріотип
А людини — жінки
Б людини — чоловіка
В індійського мунтжака — самиці
Г індійського мунтжака — самця
Д річкового рака



- 5** Каріотип чоловіка від каріотипу жінки відрізняється
А однією хромосомою
Б двома хромосомами
В двадцятьма двома парами хромосом
Г двадцятьма трьома парами хромосом
Д кількістю хромосом

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Схарактеризуйте будову ядерної оболонки. Які функції вона виконує? Як реалізуються ядерно-цитоплазматичні відносини і в чому їхня біологічна роль?
- 7** Ендоплазматичний ретикулум переходить у зовнішню мембрану ядра в багатьох місцях. Таким чином, простір між внутрішньою та зовнішньою ядерними мембранами виявляється пов'язаним із цистернами ЕПР. Чи можна цей простір віднести до вакууму клітини? Припустіть, що спільного та що відмінного в складі та функціях цього простору та простору ЕПР.
- 8** Ядерні порові комплекси — брами, що контролюють, які молекули можуть входити в ядро та виходити з нього, а які — ні. Поміркуйте, які молекули та навіщо повинні проникати в ядро, а які — не повинні.
- 9** Більша частина ядра заповнена хроматином. Що це за речовина? Як змінюється структура хроматину під час переходу клітини до поділу?
- 10** Що таке каріотип? Певний каріотип характерний для кожного індивіда чи для виду загалом? Чи спостерігаються в природі зміни каріотипу?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Із цього параграфу ти знаєш, що в хромосомі виокремлюють різні структурні ділянки: теломери, центромери, плечі. Які особливості будови та яка біологічна роль цих частин хромосоми?
- 12** Ти знаєш, що не всі клітини людини мають одне ядро: деякі мають два чи більше ядер, а деякі не мають їх взагалі. Наведи приклади таких «дивних» клітин і в кожному випадку поясни причину такої «ексклюзивності».

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Хроматин є комплексом ДНК і білків. Які ж білки входять до складу хроматину та яка їхня біологічна роль?
- 14** Чим відрізняється ДНК ядра від ДНК мітохондрій? Спробуй дати відповідь з погляду структури та функцій.

§ 12. Типи клітин

Клітини не всіх організмів мають ядро

Як ми вже розповіли в попередньому параграфі, усі клітини тварин, рослин, грибів і найпростіших, як-от амеби чи інфузорії-туфельки, містять клітинне ядро. Організми, клітини яких містять ядро, називають **еукаріотами**. Деякі клітини багатоклітинних організмів під час свого дозрівання втрачають ядро, а разом із ним більшу частину генетичного матеріалу, формуючи постклітинні структури. Такими є, наприклад, еритроцити ссавців і клітини ситоподібних трубок покритонасінних рослин. Такі структури не можуть називатися повноцінними клітинами, оскільки позбавлені свого генетичного матеріалу. Проте є дуже багато організмів, у яких генетичний матеріал не оточений ядерною оболонкою, а контактує із цитоплазмою. Такі організми, що позбавлені клітинного ядра, називають **прокаріотами**. Найрізноманітнішою та найбільшою групою прокаріотів є бактерії.

Прокаріотичні й еукаріотичні клітини різняться не тільки наявністю ядра. Перше, що впадає в око при порівнянні про- та еукаріотичних клітин, — це відмінності в розмірі. У середньому еукаріотична клітина в 1000–10 000 разів більша від прокаріотичної за об'ємом (рис. 12.1). Еукаріотичні клітини, користуючись такою перевагою в розмірі, нерідко харчуються прокаріотичними, заковтуючи їх цілком (поспостерігати цей процес ви можете, [переглянувши відео за посиланням](#)). Однак із цього правила є доволі цікаві винятки. Так, клітини бактерії тіомаргарити й епулопсції можуть сягати розміру 0,7 мм, обходячи за цим показником не лише еукаріотичні клітини, а й деякі багатоклітинні організми. Секрет тіомаргарити криється в тому, що майже весь її об'єм припадає на вакуолю, а цитоплазма виявляється притиснутою до мембрани тонким шаром. Таким чином, наведене правило треба дещо змінити: об'єм активної цитоплазми еукаріотичних клітин перевищує об'єм активної цитоплазми прокаріотів. Згадана бактерія —

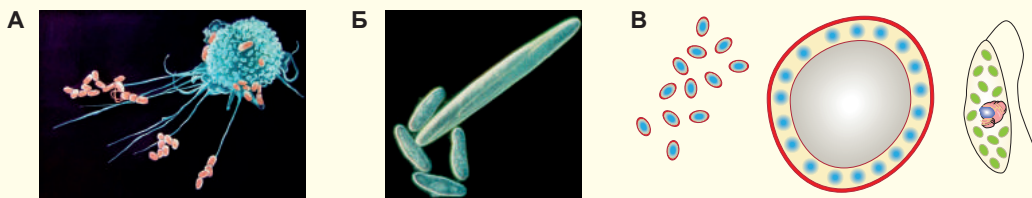


Рис. 12.1. Порівняння розмірів про- та еукаріотичних клітин

А. Клітина імунної системи людини поглинає бактерії. На світлині видно, що лінійні розміри клітини людини перевищують розміри бактеріальної клітини приблизно в 10 разів. Отже, об'єм більший приблизно в 1000 разів. **Б.** Гігантська бактерія епулопсція в компанії чотирьох одноклітинних еукаріотів — інфузорій-туфельок. **В.** Будова звичайної бактерії — кишкової палички, гігантської бактерії тіомаргарити та найпростішого евглени в однаковому масштабі. Із рисунка видно, що цитоплазма гігантської бактерії відтиснута до поверхні, а всередині міститься величезна вакуоля.

фактично «повітряна кулька», усе життя в якій «розмазане по стінці».

Еукаріоти змогли створити великі клітини завдяки наявності ефективної системи внутрішньоклітинного транспортування, компартменталізації біохімічних процесів¹ і досконалому енергетичному метаболізму. Транспортна система еукаріот містить розвинений цитоскелет і систему внутрішніх каналців. Як ви пам'ятаєте, цитоскелет є не лише опорним каркасом клітини, а й системою транспортних шляхів, рухаючись якими моторні білки можуть переносити молекули й органели на великі відстані. Транспортування молекул у бактеріальній клітині здійснюється лише шляхом дифузії, яка ефективно працює тільки на невеличких відстанях (у випадку клітини — 0,5–1 мкм, що відповідає лінійним розмірам більшості бактеріальних клітин).

Іншим важливим фактором, що дав змогу значно збільшити розміри еукаріотичних клітин, стала поява мітохондрій, які є внутрішньоклітинними енергетичними станціями. Річ у тім, що механізм клітинного дихання пов'язаний із мембранами: внутрішньою мембраною мітохондрій у клітинах еукаріот і плазматичною мембраною прокаріотичних клітин. Якщо лінійний розмір бактеріальної клітини збільшиться, наприклад, удесятеро, то її об'єм, згідно із законами геометрії, збільшиться в 1000 разів, а поверхня мембрани — усього в 100. Оскільки потреба енергії в клітині пропорційна об'єму, а її вироблення — поверхні мембрани, така клітина відчуватиме значний дефіцит енергії. У клітинах еукаріот ця проблема вирішується наявністю внутрішньоклітинних осередків вироблення енергії — мітохондрій.

Будова прокаріотичної клітини

Розглянемо докладніше, як влаштована бактеріальна клітина (рис. 12.2). Візьmemo, наприклад, кишкову паличку — симбіотичний організм, що живе в товстому кишківнику ссавців. Клітина бактерії оточена плазматичною мембраною, яка нагадує за будовою мембрану тваринної клітини. Зовні клітина вкрита **клітинною стінкою**, побудованою з **муреїну** — складної речовини, що містить як полісахаридні, так й амінокислотні ланцюги. Клітинна стінка захищає бактерію від зовнішніх впливів, а також бере участь у взаємодії клітини бактерії з довкіллям. Багато клітин бактерій рухомі та містять особливі рухові структури — **джгутики**. Треба сказати, що джгутики бактерій різко відрізняються від джгутиків еукаріотів. На відміну від останніх, вони не вкриті плазматичною мембраною, а повністю побудовані з білка. Рух джгутика здійснюється завдяки мотору, що розташований у самій основі джгутика

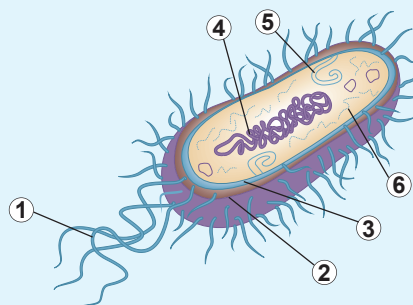


Рис. 12.2. Будова бактеріальної клітини

1. Джгутик.
2. Клітинна стінка.
3. Плазматична мембрана.
4. Нуклеоїд.
5. Мезосома.
6. Рибосоми.

¹ Тобто розділення клітини на компартменти — невеликі структурно й функціонально відокремлені частини (наприклад, вакуолі чи мітохондріум) зі своїми особливостями обміну речовин.

й закріпленій у плазматичній мембрані. Завдяки руху мотора джгутик обертається відносно своєї осі, змушуючи клітину рухатися. Ознайомитися з принципом роботи бактеріального джгутика ви можете, **переглянувши відео за посиланням**.



У цитоплазмі бактерії, на відміну від цитоплазми еукаріотів, немає везикул і мембранних органел¹. Цитоплазма доволі однорідна, містить рибосоми, хоча подекуди в ній трапляються гранули запасних речовин (як органічних, так і неорганічних), не оточених мембраною.

ДНК бактерій утворює комплекс із білком, що називається **нуклеоїдом**. Масове співвідношення ДНК та білка, на відміну від хроматину еукаріотів, у нуклеоїді зміщене в бік ДНК і становить приблизно 3:2. Нуклеоїд не оточений мембраною та безпосередньо контактує із цитоплазмою клітини².

Вторинність еукаріотичної клітини порівняно з прокаріотичною

Як ми бачимо, прокаріотична клітина побудована значно простіше, ніж еукаріотична. У неї немає системи внутрішніх мембран, мітохондрії й оформленого ядра. Проте план будови прокаріотичної клітини нагадує будову однієї з органел еукаріотичної — мітохондрії. Мітохондрія містить власну ДНК і власні рибосоми. Ці особливості дали змогу **Лінн Маргуліс** у 1967 році запропонувати теорію **ендосимбіозу** — походження мітохондрій від прокаріотів і, як наслідок, походження еукаріотичної клітини від прокаріотичної. Згідно з цим уявленням, одна велика прокаріотична клітина поглинула меншу шляхом обгортання мембраною, тобто шляхом **ендоцитозу** (рис. 12.3). При цьому мембрана вакуолі клітини перетворилася на зовнішню мембрану мітохондрії, а плазматична мембрана поглинутої клітини стала внутрішньою мітохондріальною мембраною. Ендоцитована клітина частково зберегла свій генетичний і білоксинтезувальний апарати³. Така гіпотеза була сформульована кількома вченими ще наприкінці XIX — на початку XX століття, але прийнята науковою спільнотою була не відразу. Лише у 1960-ті роки завдяки розвитку генетичних технологій було показано різку схожість ДНК мітохондрій із ДНК однієї з груп бактерій — так званих альфа-протеобактерій. Поступово теорія ендосимбіозу знаходила підтвердження та набувала популярності, а з 1980-х років вважається загальноприйнятною. Таким чином, еукаріотична клітина — це химера, побудована з кількох прокаріотичних клітин, що з'єдналися одна з одною. Одна з-поміж них створила більшу частину клітини еукаріота, інші

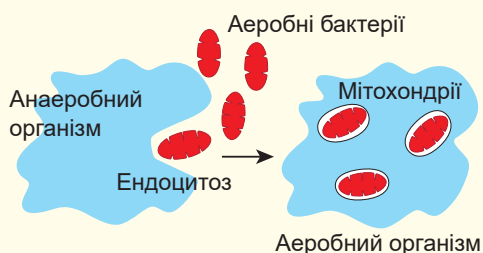


Рис. 12.3. Схема ендосимбіозу

- 1 У деяких бактерій плазматична мембрана формує численні вгини (мезосоми), що нагадують мембранну сітку. Проте ці структури незамкнені та зберігають зв'язок із мембраною клітини.
- 2 Щоправда, є винятки: так у бактерій груп планктоміцет і порибактерій плазматична мембрана утворює чашоподібне заглиблення, що оточує нуклеоїд. Проте, оскільки ця структура, що називається ядерним тільцем, залишається пов'язаною з плазматичною мембраною та не формує справжніх ядерних порових комплексів, вона не може вважатися ядром.
- 3 У процесі еволюції значна частина генетичного матеріалу мітохондрії була втрачена чи перенесена до ядра клітини-хазяїна.

Лінн Маргуліс

Народилася 1938 року в Чикаго (США). Шкільні вчителі характеризували Лінн як «погану ученицю, яка часто стояла в кутку». Утім після закінчення школи вона продовжила навчання в Чиказькому університеті й у 22 роки здобула ступінь магістра в галузі зоології та генетики. Працювала професоркою Массачусетського університету. Маргуліс відома насамперед як авторка теорії ендосимбіозу. Цю ідею в тому чи іншому вигляді висловлювали різні дослідники із середини XIX століття, проте лише Лінн оформила її в струнку систему й домоглася її поширення та визнання провідними вченими світу. Крім того, Маргуліс разом з англійським хіміком Джеймсом Лавлоком є авторкою Гіпотези Геї про те, що Земля та її біосфера є живим суперорганізмом. Померла Лінн Маргуліс 2011 року. Її тіло, за заповітом, було піддано кремації, а попіл розсіяний на улюбленій науково-дослідній ділянці біля будинку. За посиланням ви можете подивитися інтерв'ю з дослідницею.



перетворилися на мітохондрії. Щоправда, мітохондрії — не єдині органели еукаріотичної клітини, що виникли під час ендосимбіозу. Але про це ви дізнаєтеся в наступному параграфі.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- Із перелічених організмів до прокариотів належить
А біла пліснява Б малярійний плазмодій В сінна паличка
Г дизентерійна амеба Д інфузорія-туфелька
- До постклітинних структур можна віднести
А лейкоцити
Б сперматозоїди
В яйцеклітини
Г клітини пилку насінних рослин
Д клітини ситоподібних трубок квіткових рослин
- Оболонка бактеріальної клітини складається з
А фосфоліпідної мембрани та муреїнової клітинної стінки
Б фосфоліпідної мембрани та глікокаліксу
В нуклеоїду та целюлозної клітинної стінки
Г стероїдної мембрани та хітинової клітинної стінки
Д мембрани, укритої гліцеринним шаром
- Бактеріальне походження має така органела еукаріотичної клітини
А рибосома Б лізосома В ендоплазматичний ретикулум
Г мітохондрія Д апарат Гольджі
- У нуклеоїді бактерій містяться
А білки й ДНК Б білки й ліпіди В білки й вуглеводи
Г ДНК і ліпіди Д вуглеводи та ДНК

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6 Ви дізналися, що деякі клітини еукаріотичних організмів у процесі розвитку втрачають ядро. Наведіть приклади таких клітин. Укажіть їхні функції. Спробуйте з'ясувати зв'язок будови названих вами клітин із виконуваними ними функціями.
- 7 Прокаріотичні клітини приблизно в тисячу разів менші за об'ємом, ніж еукаріотичні. Із чим це пов'язано?
- 8 Перелічіть основні структурні відмінності в будові про- та еукаріотичної клітин.
- 9 Що становить собою спадковий матеріал прокаріотичної клітини?
- 10 У чому полягає теорія ендосимбіозу? Яка доля цієї теорії?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11 Прокаріотичні клітини зазвичай набагато менші за еукаріотичні. Проте є й винятки. Назви приклади таких винятків. У чому запорука успішного існування великих прокаріотичних клітин?
- 12 Вгинання клітинної мембрани всередину прокаріотичної клітини називають мезосомами. Яке їхнє значення? У яких прокаріотів найбільше розвинені мезосоми? Чому деякі дослідники тривалий час уважали, що мезосоми реально не існують, а лише є помилками інтерпретації мікрофотографій?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13 Життя бактерії. Яке воно? Спробуй схарактеризувати життя однієї бактеріальної клітини будь-якого виду від її утворення до наступного поділу.
- 14 Які органели прокаріотичної клітини відомі? Які їхні функції? Як клітина типового прокаріота живе без багатьох органел, що є в еукаріотичній клітині?

Доповнення V



Григорій Золотар'ов

Закінчив Харківський університетський лицей у 2013 році. Виборов бронзову медаль на Міжнародній біологічній олімпіаді в Швейцарії. Зараз навчається в Карловому університеті в Празі на медичному факультеті.

Теорія ендосимбіозу: мітохондрії

Уже наприкінці XIX століття зоологи описали незвичайні клітинні органели, що є в усіх клітинах. Німецький патолог Ріхард Альтман 1890 року назвав ці органели біопластами й висунув дивне припущення, що біопласти — це крихітні живі істоти всередині більш складних клітин.

1910 року зоолог Костянтин Мережковський описав свою «теорію двох плазм»,

у якій висловив припущення, що більш складні клітини виникли з більш простих шляхом об'єднання. Цю теорію він назвав симбіогенезом. За часів Мережковського й Альтмана такі заяви вважали еретичними, наукова спільнота не сприймала їх серйозно. При цьому зоологам і ботанікам були чудово відомі приклади симбіонтів, наприклад, лишайники, які є симбіозом гриба та водорості.

Паразити, що мешкають усередині клітин, теж були описані. 1909 року Говард Тейлор Ріккетс описав збудника плямистої лихоманки Скелястих гір — маленьку бактерію, що живе всередині клітин. Того ж року Ріккетсу вдалося виділити збудника висипного тифу в Мексиці — також крихітних бактерій. На жаль, за кілька днів дослідник загинув, заразившись цією бактерією. На честь відважного вченого нові бактерії було названо рикетсіями.

1922 року Іван Валлін, викладач анатомії в Колорадо, що отримав прізвисько «Mitochondrial Man», висловив припущення, що мітохондрії могли походити від бактерій. На цю думку його навів той факт, що мітохондрії та бактерії можуть забарвлюватись однаковими барвниками, а отже, мають схожу хімічну структуру.

У XX столітті битви гриміли й на полях біохімії. Наукова спільнота була зайнята пошуком відповідей на одні з найцікавіших питань життя: як клітина отримує енергію та для чого потрібен кисень. Про мітохондрії знову заговорили: стало очевидно, що ці маленькі органели і є енергетичними станціями клітини. Питання еволюції мітохондрій були відкладені на потім: навіщо спекулювати та висувати безглузді гіпотези, коли серйозна наука зайнята конкретнішими справами?

Лише 1967 року Лінн Маргуліс, спираючись на праці своїх попередників, сформулювала основні ідеї теорії ендосимбіозу. Вона заявила, що мітохондрії, мабуть, походять від паразитичних бактерій, а хлоропласти — від ціанобактерій.

Її наукову працю відхилили 15 видавництв. На Маргуліс полилася критика з боку незгодних біологів. Заслуговує на повагу те, з якою наснагою ця видатна жінка обстоювала свої погляди. На що ж спиралася дослідниця у своїх висновках?

Мітохондрії та хлоропласти мають власну ДНК, власні рибосоми, що дуже схожі на рибосоми бактерій. Процес синтезу білка всередині цих органел надзвичайно схожий на цей процес у бактерій. А деякі білки у внутрішній мембрані мітохондрій такі самі, як на зовнішніх мембранах бактерій. Окрім того, нові мітохондрії та хлоропласти здатні утворюватися внаслідок поділу, як їхні несимбіотичні предки.

У 1980-х роках із розвитком методів секвенування стало зрозуміло, що ДНК, яка міститься в цих органелах, значно відрізняється від ДНК у ядрі та набагато більше нагадує ДНК бактерій. Надалі виявилось, що геном мітохондрій схожий із геном альфа-протеобактерій, до яких належать і рикетсії. Поступово доказів накопичилося стільки, що вже неможливо було не визнати очевидного: мітохондрії та хлоропласти — це залишки колишніх вільних бактерій.

Відомий англійський популяризатор науки, автор «Егоїстичного гена» Річард Докінз назвав теорію ендосимбіозу «одним із найважливіших досягнень у біології XX століття».

З часу виходу гучної роботи Маргуліс минуло півстоліття, її теорія ендосимбіозу прийнята всією науковою спільнотою. Поява мітохондрій вважається центральною подією виникнення еукаріотичних клітин: отримавши у своє розпорядження маленькі ферми з виробництва енергії, клітини змогли нарешті «вдихнути на повні груди».

Варто наголосити, що мітохондрії не тільки постачають до клітин енергію, від них залежать важливі рішення. Програмовану клітинну смерть — апоптоз — запускають мітохондрії. Ці крихітні органели вирішують, жити клітині чи вчинити самогубство.

Мітохондрії передаються тільки від матері разом із цитоплазмозом яйцеклітини. Так відбувається в усіх видів, що розмножуються статевим шляхом, навіть у тих, у яких статеві клітини, що зливаються, однакові. Тому визначати стать можна так: жіноча — це та, яка передає мітохондрії нащадкам, а чоловіча — не передає. Постає логічне запитання: чи не відіграли мітохондрії певну роль у виникненні статевого розмноження?

Біологія мітохондрій — царина інтенсивних досліджень у сучасній медицині. Велика кількість генетичних захворювань пов'язана саме з цими органелами. Є й складніші аспекти, які мітохондрії можуть прояснити: старіння та рак. Мітохондрії накопичують мутації та самі стають джерелом кисневих радикалів, що ушкоджують клітину. Дихання саме по собі дуже небезпечний процес, мітохондрії буквально бавляться з вогнем!

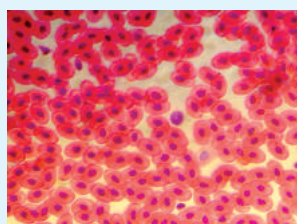
Мітохондрії залишили слід і в кінематографі: Джордж Лукас у всесвіті *Star Wars* зобразив джедаїв, наділених Силою завдяки крихітним живим істотам — мідіхлоріанам. Тому день зоряних війн — 4 травня — можна вважати днем мітохондрій.

§ 13. Рослинна і тваринна клітини

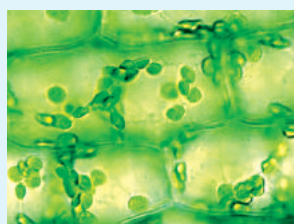
Еукаріотичну організацію мають клітини тварин, рослин, грибів і найпростіших

У попередньому параграфі ми з'ясували, що, крім еукаріотичних клітин, є також прокаріотичні, позбавлені ядра та системи внутрішніх мембран. Еукаріотичну організацію мають клітини тварин, рослин, грибів і найпростіших (рис. 13.1). Однак представники цих груп дуже відрізняються одне від одного та ведуть різний спосіб життя. Їхні клітини, своєю чергою, теж мають характерні особливості. У попередніх параграфах ми розглянули будову тваринної клітини. Вона не вкрита клітинною стінкою, її форма може змінюватися, деякі клітини багатоклітинних тварин рухомі. Клітини тварин формують між собою різного роду контакти, що об'єднують їх у єдиний організм. Часто наявні органели руху, як-от джгутики чи війки.

Клітини вищих рослин мають свої особливості, зумовлені способом життя рослин, а саме нерухомість і здатність до фотосинтезу. Клітина рослини вкрита жор-



А



Б



В

Рис. 13.1. Різні типи клітин багатоклітинних та одноклітинних еукаріотів

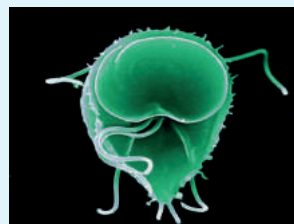
А. Еритроцити жаби. На відміну від еритроцитів ссавців, вони містять ядро.

Б. Клітини листка. Видно численні зелені хлоропласти, а клітини оточені потужними целюлозними клітинними стінками.

В. Переріз плодового тіла шапінкового гриба. Плодове тіло утворене щільною сіткою переплетених ниток — гіф, побудованих із клітин, укритих клітинною стінкою. Невеличкий за обсягом простір між гіфами заповнений повітрям.



Г

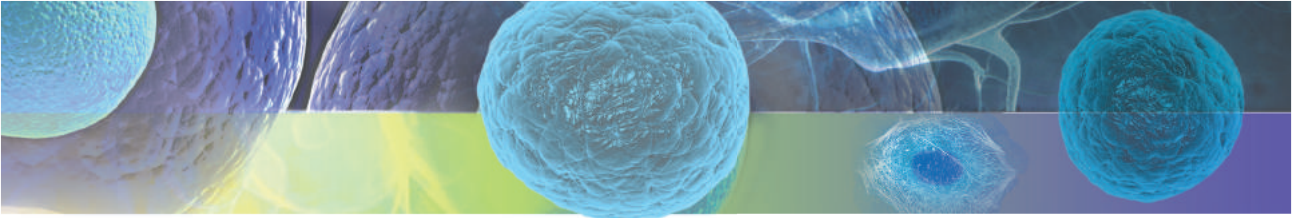


Д



Е





сткою клітинною стінкою, побудованою з полісахариду целюлози. Клітина, оточена такою клітинною стінкою, нерухома та не може змінювати своєї форми¹. Усередині рослинної клітини містяться органели особливого типу — **хлоропласти**, що беруть участь у процесі фотосинтезу. Не всі клітини дорослої рослини беруть участь у фотосинтезі. Так, клітини кореня перебувають здебільшого під землею й не здатні до фотосинтезу через недоступність сонячного світла. Такі клітини містять безбарвні відповідники хлоропластів — **амілопласти**, що часто використовуються для запасаання крохмалю. Деякі клітини рослин містять **хромопласти** — пластиди, що накопичують додаткові пігменти та надають частинам рослини яскравого (червоного, жовтого, жовтогарячого) забарвлення. Усередині клітини рослини є також одна чи кілька **вакуоль** — великих мембранних органел, заповнених клітинним соком. У зрілій клітині вакуоля розташована в самому центрі й займає більшу частину об'єму клітини, відтісняючи цитоплазму та ядро до периферії. Більшість клітин вищих рослин (за винятком сперматозоїдів) не мають органел руху².

Клітини грибів мають багато спільного з тваринними клітинами, проте оточені клітинною стінкою. На відміну від рослин, основою клітинної стінки більшості грибів є хітин, а не целюлоза. Часто тіло гриба є мережею розгалужених ниток (гіф). Ці нитки можуть бути розділені на окремі клітини, як у білого гриба чи чорного трюфеля, або бути єдиною нитчастою багатоядерною структурою. Таке тіло, наприклад, у мукора — звичайної хлібної плісняви. А от дріжджі, що теж є грибами, існують у вигляді окремих клітин.

Клітини найпростіших характеризуються величезним різноманіттям. Основна особливість полягає в тому, що клітина найпростішого — це цілий організм, який має виконувати всі життєво важливі функції: харчуватися, розмножуватися, пересуватися, знаходити сприятливі умови середовища. Така клітина влаштована набагато складніше, ніж, скажімо, клітина багатоклітинної рослини чи тварини. Візьмімо, наприклад, клітину інфузорії-туфельки. Вона вкрита численними війками, що забезпечують її переміщення в середовищі. Безпосередньо під плазматичною мембраною є мережа пухирців, яка формує своєрідну цупку оболонку: вона надає клітині форму й виконує роль опори для війок та інших органел.

В інфузорії легко виявити клітинний рот, завдяки якому вона поглинає харчові частинки, а також злягається з інфузоріями «протилежної статі»³. Усередині інфузорії можна помітити дві скоротливі вакуолі, що забезпечують виведення надлишкової води, яка надходить до клітини. Подібних структур у багатоклітинних еукаріотів немає.

Чим відрізняється тваринна клітина від рослинної?

У цьому розділі зробимо порівняльну характеристику клітин рослин і тварин — двох груп еукаріотів, що досягли складної багатоклітинної організації (*табл. 13.1, рис. 13.2*).

- 1 Клітинна стінка щойно сформованої клітини містить менше целюлози, тому вона може розтягуватися, забезпечуючи ріст клітини. Також зміна форми може відбуватися, наприклад, під час утворення кореневих волосків. Проте, на відміну від тваринної клітини, ці зміни повільні, незворотні та не пов'язані з переміщенням у просторі.
- 2 А в клітин квіткових рослин джгутиків немає зовсім.
- 3 У багатьох найпростіших, що розмножуються статевим шляхом, є щось схоже на статі рослин і тварин, але «статей», як правило, не дві, а значно більше.

Таблиця 13.1. Порівняльна характеристика тваринної та рослинної клітин

Ознака	Прояв у тваринній клітині	Прояв у рослинній клітині
Клітинна стінка	Немає	Є міцна клітинна стінка, основу якої утворює целюлоза
Цитоскелет	Є. Крім мікротрубочок та актинових ниток, наявні й інші структури	Є. Складається тільки з мікротрубочок та актинових ниток
Рибосоми	Є	Є
Ендоплазматична сітка	Є	Є
Вакуолі	Є, у вигляді травних вакуоль	Є одна чи кілька великих вакуоль, заповнених клітинним соком. Часто вакуолі займають більшу частину об'єму клітини
Органели руху	Джгутики та війки. Є як у сперматозоїдів, так і у клітин тіла	Тільки сперматозоїди мають джгутики. У квіткових рослин джгутиків немає взагалі
Ядро	Є	Є
Мітохондрії	Є	Є
Пластиди	Немає	Є в більшості клітин. Крім зелених хлоропластів, є хромопласти й безбарвні амілопласти

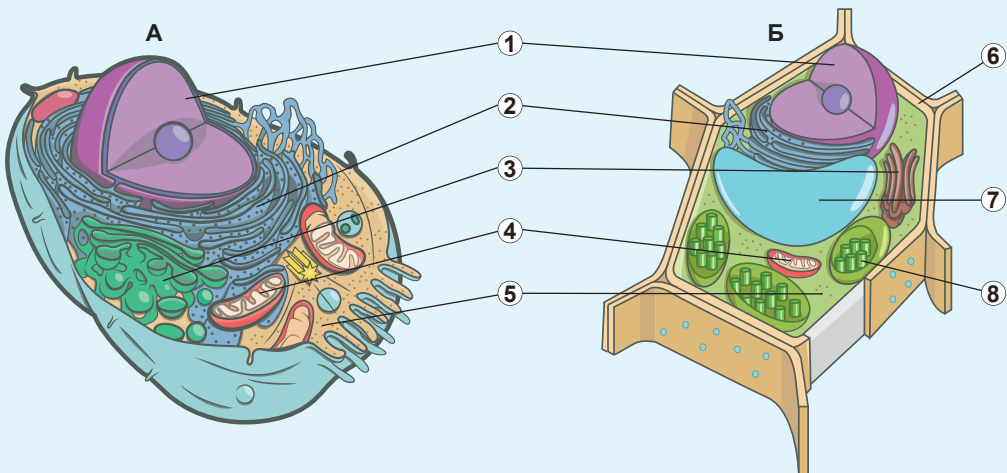


Рис. 13.2. Будова тваринної (А) та рослинної (Б) клітин

Спільні органели: 1. Ядро. 2. ЕПР. 3. Апарат Гольджі. 4. Мітохондрії. 5. Рибосоми.

Відмінні органели: 6. Клітинна стінка. 7. Вакуоля з клітинним соком. 8. Хлоропласт.

Пластиди — двомембранні органели рослинної клітини

Тепер ми розглянемо деякі органели, характерні для рослинної клітини. Без сумніву, яскравим прикладом таких структур є хлоропласти — органели, у яких відбувається найважливіший енергетичний процес — фотосинтез. Будова хлоропластів (рис. 13.3) має багато спільного з будовою мітохондрій. У них також є дві мембрани: зовнішня й внутрішня, проте внутрішня мембрана майже не формує вгинів. Внутрішня мембрана оточує вміст хлоропласта, який називається **стромою**. У стромі хлоропласта містяться ДНК хлоропласта та рибосоми, а також дископодібні мембранні пухирці — **тилакоїди**. Ледь не вся строма заповнена тилакоїдами, які зазвичай щільно спаковані й формують групи, що нагадують стоси монет. Їх називають **гранами**. Саме в мембрані тилакоїдів міститься хлорофіл та інші пігменти, що беруть участь у вловлюванні енергії сонячного світла та перетворенні її на енергію хімічних зв'язків, тобто у фотосинтезі.

Хлоропласти, як і мітохондрії, мають свої генетичний і білоксинтезувальний апарати. Уважають, що хлоропласти виникли в результаті ендосимбіозу з фотосинтезувальною бактерією. Таким чином, предки рослин вступали до ендосимбіозу двічі: спершу були отримані мітохондрії, а потім хлоропласти. Деякі хлоропласти в ході спеціалізації втратили здатність до фотосинтезу та почали виконувати інші функції. Так, деякі з них використовуються клітиною для запасання крохмалю, як, наприклад, амілопласти в бульбах картоплі. Деякі хлоропласти накопичують пігменти, перетворюючись на хромопласти. Для хлоропластів, амілопластів, хромопластів та інших схожих із ними органел є спільна назва — **пластиди**.

Вакуолі містять клітинний сік

Ще однією особливістю рослинної клітини є наявність вакуолі, заповненої клітинним соком. У клітині рослин є одна велика чи кілька дрібних вакуоль. Клітинний сік — це розчин неорганічних та органічних речовин. Вакуоля виконує механічну функцію: щільно наповнена водою, вона надає клітині пружності. В'янення рослин через брак вологи пов'язане зі зменшенням об'єму вакуоль. Деякі клітини рослинного організму здатні змінювати об'єм своїх вакуоль, при цьому здійснюючи рухи. Такі, наприклад, замикальні клітини продихів, клітини в листках венеринної мухоловки та мімози сором'язливої (рис. 13.4).

Також у вакуолях відкладаються різні речовини. Так, у вакуолях пелюсток квіток накопичуються пігменти, що надають квіткам синього, пурпурового, фіолетового, рожевого, коричневого або червоного кольорів. Колір забарвлення залежить від кислотності клітинного вмісту. Розчин пігментів-антоціанів у кислому середовищі має червоний колір, у нейтральному — синьо-фіолетовий, а в лужному — жовто-зелений.

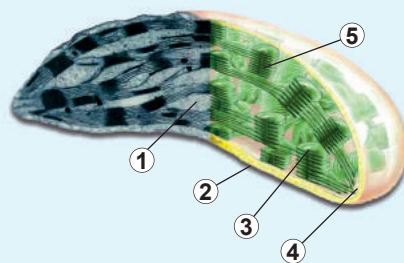


Рис. 13.3. Будова «класичного» хлоропласта вищих рослин

Ліва частина зображення є світлинкою, що зроблена за допомогою електронного мікроскопа, права частина — малюнок, створений художником.
1. Строма. 2. Зовнішня мембрана. 3. Тилакоїд. 4. Внутрішня мембрана. 5. Гранна.



Рис. 13.4. Рослини здійснюють багато рухів завдяки зміні об'єму клітинних вакуоль

А. Продиחי.

Б. Листки венериної мухоловки.

В. Листки мімізи сором'язливої.



Клітинна стінка рослинної клітини складається з целюлози

Ще одна характерна особливість рослинних клітин — наявність клітинної стінки, основу якої утворює целюлоза¹. Целюлоза, як ви пам'ятаєте з § 4, є лінійним полімером глюкози. Молекули целюлози «склеюються» між собою, формуючи мікроскопічні нитки, які можна бачити на мікрофотографіях (рис. 13.5, А). Клітинна стінка надає клітині форму, захищає від механічних ушкоджень (рис. 13.5, Б). Іноді клітинна стінка значно потовщується, як у механічних тканин, що виконують опорну функцію (рис. 13.5, В, Г).

Як не дивно, але клітинна стінка бере участь у транспортуванні води та мінеральних речовин по рослині. Передавання розчину від клітинної стінки до клітинної стінки виявляється часто швидшим, ніж передавання від цитоплазми до цитоплазми. Частина провідних тканин рослин представлена судинами. На пізніх етапах формування судини клітина-попередник відмирає, від неї залишається лише клітинна стінка. Саме ця система капілярів переносить воду в рослині на великі відстані.



Рис. 13.5. Будова клітинних стінок рослинних клітин

А. Клітинна стінка рослини: видно мікроскопічні нитки, що є пучками молекул целюлози.

Б. Потовщення клітинної стінки в механічній тканині молодого стебла. Запасаючі клітини, помітні в нижній частині рисунка, мають тонку клітинну стінку. У верхній частині світліни зображено механічну тканину з потовщеннями клітинної стінки.

В. Групи клітин із потовщеними стінками в м'якоті груші (кам'янисті клітини).

Г. Судини та інші провідні елементи квіткової рослини (розфарбовано штучно).

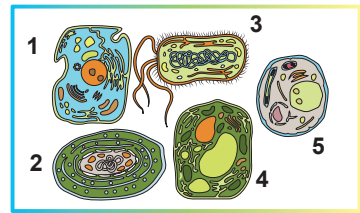
¹ Крім целюлози, до неї входять також полісахариди, білки та інші полімери.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

1 Рослинну клітину зображено на рисунку

- А 1 Б 2 В 3
Г 4 Д 5



2 З-поміж перелічених клітин цілими організмами є

- 1) евглена, 2) інфузорія, 3) лейкоцит, 4) міоцит, 5) яйцеклітина.
А 1 та 2 Б 2 та 3 В 3 та 4 Г 4 та 5 Д 1 та 5

3 Оболонка рослинної клітини складається з

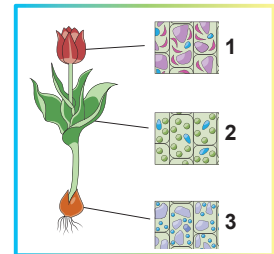
- А фосфоліпідної мембрани та білкової клітинної стінки
Б фосфоліпідної мембрани та глікокаліксу
В фосфоліпідної мембрани та целюлозної клітинної стінки
Г стероїдної мембрани та хітинової клітинної стінки
Д здерев'янілої мембрани, укритаї корковим шаром

4 Ендосимбіотичне походження мають такі органели рослинної клітини, як

- А рибосоми Б лізосоми В ендоплазматичний ретикулум
Г хлоропласти Д вакуолі

5 Укажіть правильні підписи зображених пластид

- А 1 — хлоропласти, 2 — хромопласти, 3 — амілопласти
Б 1 — амілопласти, 2 — хромопласти, 3 — хлоропласти
В 1 — хромопласти, 2 — хлоропласти, 3 — амілопласти
Г 1 — амілопласти, 2 — хлоропласти, 3 — хромопласти
Д 1 — хлоропласти, 2 — амілопласти, 3 — хромопласти



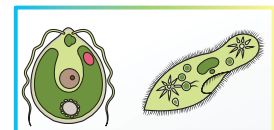
Сформулюйте відповідь кількома реченнями

6 Чи однакова рухливість тваринних і рослинних клітин? Як це позначається на будові та функціонуванні великого багатоклітинного організму?

7 Перелічіть органели, що дають змогу впевнено відрізнити рослинну клітину від тваринної. Які функції виконують ці органели?

8 Які особливості будови клітин грибів? На які групи прийнято поділяти гриби за будовою гіф? Укажіть риси схожості грибних клітин із тваринними та рослинними.

9 Порівняйте будову двох зображених організмів. Укажіть спільні та відмінні органели. Поясніть їхню наявність з огляду на способи життя цих організмів.



10 Перелічіть основні види пластид. Опишіть функції названих вами пластид.

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

11 Проілюструй на кількох прикладах різноманіття складу та властивостей клітинного соку вакуоль.

12 Як утворюється целюлозна клітинна стінка рослинної клітини? Які речовини, крім целюлози, входять до її складу? Яка їхня роль у структурі клітинної стінки?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Опиши незвичайні клітини рослин: найбільші й найменші, рухомі й нерухомі, живі та мертві, ядерні й без'ядерні. Поясни зв'язок між особливістю клітини та її функцією в рослинному організмі.
- 14** Наведи кілька прикладів одноклітинних фотосинтезувальних еукаріотів. Порівняй будову їхніх клітин із будовою клітин зелених рослин, зверни увагу на схожості й відмінності. Спробуй пояснити їх.

Проект для дружної компанії

- 15** Виділення та розділення рослинних пігментів.
- А. Отримання суміші рослинних пігментів.*
- 1) Промийте й просушіть 3–4 зелені листки будь-якої рослини.
 - 2) Дрібно поріжте їх ножицями в ступку та розітріть товкачиком.
 - 3) Отриману рослинну масу й сік перенесіть ложкою в склянку.
 - 4) Додайте кілька мілілітрів спирту або рідини для зняття лаку з нігтів. Залиште суміш на 10–15 хвилин.
 - 5) Профільтруйте отриману суміш крізь лійку й серветку (або паперовий рушник) у чисту склянку.
- Б. Проведення паперової хроматографії пігментів.*
- 6) Відріжте смужку тонкого паперу (для кавових фільтрів чи від паперового рушника).
 - 7) Намотайте смужку на олівець так, щоб її кінець не торкався дна чистої склянки, коли олівець лежить на склянці.
 - 8) За 2 см від нижнього кінця смужки нанесіть краплю фільтрату. Дайте зеленій краплі просохнути й нанесіть на те саме місце ще одну краплю. Повторіть ще 2–3 рази.
 - 9) Налийте в склянку бензину, гасу чи рідини для зняття лаку з нігтів стільки, щоб висота наливої рідини була близько 1 см.
 - 10) Опустіть смужку із зеленою плямою, намотану на олівець, у склянку так, щоб ця смужка не торкалася стінок, але її край був змочений у рідині. Не допускайте змочування зеленої плями рідиною!
 - 11) Прикрийте склянку, щоб рідина не випаровувалася, і залиште на 20–40 хвилин. Спостерігайте, як пляма, рухаючись угору, розділяється на різнокольорові компоненти.
- В. Оцінювання результатів і підбиття підсумків.*
- 12) Витягніть смужку зі склянки, коли пляма пересунеться до верхнього краю паперу. Висушіть її.
 - 13) Позначте олівцем кольорові смуги на папері, що відповідають різним пігментам:
 - найнижча смуга — жовто-зелений хлорофіл *b*;
 - наступна смуга — зелений і синьо-зелений хлорофіл *a*;
 - ще вища смуга — жовті ксантофіли;
 - найвища смуга — жовто-оранжеві каротиноїди.
 - 14) Поясніть, чому різні пігменти рухаються з різною швидкістю в цьому розчинникові.
 - 15) Спробуйте отримати й розділити подібним способом суміші пігментів із квіток, ягід і незелених листків рослин. Порівняйте результати.

Доповнення V (продовження)

Теорія ендосимбіозу: хлоропласти

Відкриття хлоропластів зазвичай приписують Юліусу фон Саксу — «батькові фізіології рослин». 1884 року Едуард Страсбургер запропонував назву «хлоропласти», що й закріпилося в біології.

Загальноприйнятою є думка, що хлоропласти походять від ціанобактерій. Характерною ознакою цих бактерій є фотосинтез із хлорофілом *a* та *b* та виділенням кисню — такий самий, як і в наземних рослин. Ціанобактерії мають дві мембрани: внутрішню та зовнішню, між якими розміщена клітинна стінка. Ціанобактерії мають складну систему мембран і мембранних пухирців, які за аналогією до подібних структур у хлоропластах називають тилакоїдами.

У результаті першої ендосимбіотичної події близько 1,6 млрд років тому ціанобактерія була поглинена еукаріотом. Так виник первинний хлоропласт. Оскільки під час поглинання утворюється мембранний пухирець, що обмежує двомембранну бактерію, то мембран у такого хлоропласта має бути три. Але в первинних хлоропластів лише дві мембрани. Нині вважають, що третя мембрана (пухирцева) була втрачена, а зовнішня мембрана хлоропласта відповідає їй у ціанобактерій.

Потім виникли три головні типи хлоропластів: хлоропласти глаукофітових водоростей, хлоропласти зелених водоростей та наземних рослин і хлоропласти червоних водоростей. Усі три типи первинних хлоропластів обмежені двома мембранами.

Особливість пластид у тому, що в еволюції еукаріотів ендосимбіотичні події відбувалися кілька разів. Це означає, що різні еукаріоти отримували пластиди, утрачали й знову отримували їх у результаті ендосимбіозу.

Якщо водорість із первинним хлоропластом, обмеженим двома мембранами, буде поглинена іншою водоростою, то утвориться вторинний хлоропласт, обмежений чотирма мембранами. Увесь цей процес називається вторинним ендосимбіозом. Хлоропласти криптомонад навіть зберегли залишки ядра, що належало поглиненій червоній водорості.

Хлоропласти евгленових водоростей виникли так: предок евглен поглинув зелену водорість. У результаті утворився хлоропласт із трьома мембранами (зовнішня була втрачена).

Хлоропласти, що пішли від червоних водоростей, набагато поширеніші, ніж «зелені». Такі хлоропласти є, наприклад, у діатомових, бурих, золотистих і жовто-зелених водоростей. Споровики містять залишки хлоропластів, що мають походження від червоних водоростей — апікопласти. Найвідомішим представником споровиків є збудник малярії — малярійний плазмодій. Уявіть-но тільки! Хвороба, що забирає мільйони життів щороку, спричинена організмом, предки якого були водоростями, фотосинтезували й гадки не мали про те, щоб жити всередині кров'яних клітин, харчуватися їхнім умістом і призводити до нападів лихоманки.

Однак найпомітніші серед носіїв хлоропластів, які є нащадками червоних водоростей, — динофлагеляти. Ці водорості спричиняють світіння води (ночесвітки), а також червоні припливи — цвітіння води, за якого вона набуває криваво-червоного кольору. Динофлагеляти можуть мати різні типи хлоропластів, що походять від різних водоростей, які самі отримали хлоропласт у результаті поглинання водорості. Таке явище має назву третинний ендосимбіоз.

У клітинах динофлагелята криптоперидія міститься хлоропласт, обмежений п'ятьма мембранами. Цей хлоропласт — колись поглинена діатомова водорість, яка сама має хлоропласти, що походять від червоних водоростей. Ядро діатомової водорості не зникло, навіть більше — вона зберегла власні мітохондрії. Крім того, у клітинах криптоперидія залишилися ще власні вторинні хлоропласти. Таким чином, одна клітина містить два різні еукаріотичні ядра, два різні типи хлоропластів і дві різні групи мітохондрій!

Можна сказати, що симбіотичне походження хлоропластів настільки очевидне з їхньої структури, що жодних сумнівів бути не може. Якщо хлоропласти не виникали в результаті ендосимбіозу, нам довелося б припустити, що різні групи еукаріотів винайшли свої хлоропласти незалежно щонайменше 15 разів! Отже, розуміння еволюції хлоропластів відіграє важливу роль у встановленні непростих еволюційних взаємин між еукаріотами.

§ 14. Методи дослідження клітини

Багато вчених зробили внесок у вивчення клітини

Першою людиною, яка побачила клітини, був англійський природознавець **Роберт Гук**¹. 1665 року він використав удосконалений мікроскоп для того, аби вивчити будову корка — зовнішнього шару кори коркового дуба (рис. 14.1). У ньому він побачив структури, що нагадували бджолині стільники, і назвав їх **клітинами**. На той час Гук припускав, що «живими» є клітинні стінки, а не вміст клітин.

Через 10 років італійський лікар **Марчелло Мальпігі** запропонував теорію клітинної будови рослин. Основна ідея цієї теорії полягала в тому, що всі органи рослин побудовані з клітин. До того ж, дослідник припустив, що «життя» зосереджене не тільки в оболонці клітини, а й у рідині всередині. Приблизно в той самий час голландець **Антоні ван Левенгук** уперше побачив одноклітинні мікроорганізми, а також деякі клітини людини — еритроцити та сперматозоїди. Відомий французький зоолог **Жан Батист Ламарк** на початку XIX століття припустив, що всі живі організми мають клітинну будову. Надалі цю ідею підтвердили дослідження чеського фізіолога **Яна Пуркіне** та англійського ботаніка **Роберта Броуна**, які описали ядро. Німецькі вчені **Теодор Шванн**, **Маттіас Шлейден** і **Рудольф Вірхов** зробили з відомих фактів висновки й узагальнили їх у клітинній теорії будови всього живого. Органом тварин, клітинна будова якого була доведена найпізніше, виявився мозок.

Перші мікроскопи були світловими

Історично перші мікроскопи були **світловими**. Принцип їхньої роботи полягає в тому, що крізь прозорий об'єкт проходить промінь світла, який потім потрапляє до системи лінз, що в багато разів збільшує зображення об'єкта. Будову світлового мікроскопа представлено на рисунку 14.2, А.

Світловий мікроскоп дає змогу вивчити дрібні об'єкти з досить високою точністю. За допомогою шкільного світлового мікроскопа можна збільшувати зображення об'єктів у 100–400 разів, а за допомогою лабораторних — у 1000 разів. Проте у світлового мікроскопа є **межа роздільної здатності** — мінімальна відстань між двома точками, коли їх ще видно як окремі об'єкти. Межі роздільної здатності визначаються фізичною природою світла й не можуть бути подолані використанням потужних лінз. Теоретична межа роздільної здатності світлового мікроскопа становить 0,2 мкм (для порівняння: довжина кишкової палички приблизно 1–2 мкм), а максимальне збільшення — приблизно у 2000 разів. Роздільна здатність, що менша за розмір клітини, дає змогу

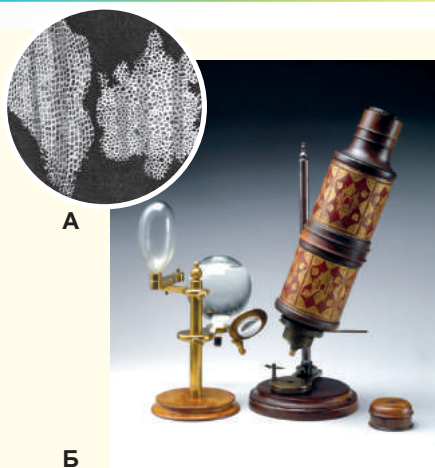


Рис. 14.1.

А. Рисунок корка під мікроскопом, зроблений Робертом Гуком.

Б. Макет мікроскопа, яким користувався Гук під час своїх досліджень.

¹ На уроках фізики ви вивчали закон пружності, сформульований ним, — закон Гука.

вивчати дрібних тварин та одноклітинні організми, будову тканин і клітин. Проте внутрішня будова органел, бактерій, а також структура вірусів і молекул є недоступними звичайному світловому мікроскопу.

Електронна мікроскопія — потужний метод дослідження будови клітини

Теоретичну межу роздільної здатності світлового мікроскопа можна подолати, якщо використовувати для отримання зображення не світло, а пучок електронів. Такий мікроскоп буде вже не світловим, а **електронним**. У ньому також є лінзи, але вже не скляні, а магнітні, що фокусують електрони та проєктують зображення на екран. Використання електронів дозволяє підвищити межу роздільної здатності мікроскопа до 0,5 нм, що на практиці збільшує зображення об'єкта в 1 млн разів і більше. Є кілька конструкцій електронного мікроскопа, найпоширеніші з-поміж яких — **просвітлювальний** і **сканувальний (растровий)**. У просвітлювальному електронному мікроскопі (ПЕМ) пучок електронів проходить крізь дуже тонкий об'єкт і формує зображення на екрані (рис. 14.3). У сканувальному електронному мікроскопі (СЕМ) сфокусований пучок електронів сканує об'єкт і відбивається від його поверхні (рис. 14.4). Аналіз траєкторій відбитих електронів дає змогу скласти зображення поверхні об'єкта з високою чіткістю.

Незважаючи на високу чіткість зображень, отриманих за допомогою електронного мікроскопа, приготування зразків для електронної мікроскопії є досить тривалим і трудомістким процесом. І, на жаль, вивчення біологічних об'єктів за життя з використанням електронного мікроскопа неможливе.

Флуоресцентна мікроскопія дає змогу реконструювати тривимірну будову клітини

В останні десятиліття з'явилося багато нових методів світлової мікроскопії, заснованих на внесенні до об'єкта специфічних світних міток. Є певні речовини, що називаються **флуоресцентними**, які при освітленні світлом одного кольору починають світитися іншим кольором (рис. 14.5).

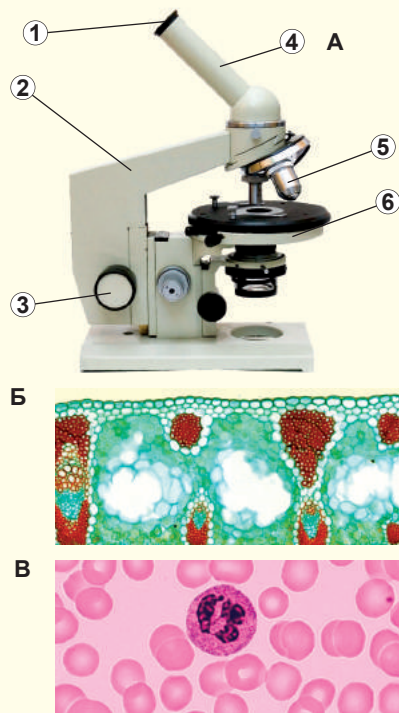


Рис. 14.2.

А. Будова світлового мікроскопа. 1. Окуляр. 2. Штатив. 3. Гвинт різькості. 4. Тубус. 5. Об'єктив. 6. Предметний столик. **Б.** Поперечний переріз листка кукурудзи. **В.** Мазок крові людини: посеред без'ядерних еритроцитів є великий лейкоцит із сегментованим ядром. Усі препарати були додатково забарвлені в процесі приготування, оскільки сама по собі більшість тканин тварин і рослин безбарвна.

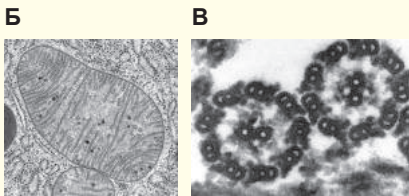
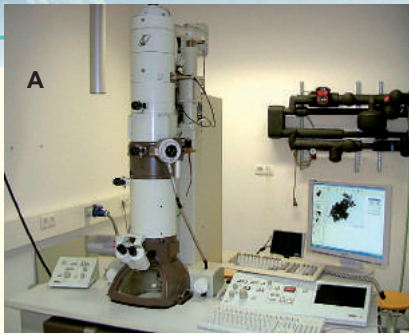


Рис. 14.3.

A. Сучасний просвітлювальний електронний мікроскоп (ПЕМ).
Б. Вигляд мітохондрії в ПЕМ.
В. Поперечний переріз еукаріотичного джеутика в ПЕМ.

Такими флуоресцентними речовинами можна мітити молекули в об'єкті дослідження. У результаті легко вивчати внутрішньоклітинне положення молекул, що нас цікавлять. А вдосконалені методи флуоресцентної мікроскопії уможливають реконструювання тривимірної будови біологічних об'єктів!

Диференційне центрифугування дає змогу «розібрати» клітину на частини

Для вивчення будови та функцій окремих компонентів клітини важливо виділити їх у чистому вигляді. Найчастіше це роблять за допомогою методу **диференційного центрифугування**. Для розділення органел клітини руйнують, а отриману суміш переносять до центрифуги. Центрифуга — це пристрій для розділення клітинних компонентів **під дією відцентрової сили**.

У центрифугі пробірка з органелами обертається з високими швидкостями, у результаті чого виникає значне відцентрове прискорення (зазвичай від 100 *g* до 100 тисяч *g*, де *g* — прискорення вільного падіння). Відцентрова сила, що виникає разом із відцентровим прискоренням, пропорційна масі. Тому важчі компоненти осідають на дно пробірки першими, за ними — легші та найлегші. Таким чином, першими осідають ядра, потім мітохондрії й так далі, доки останніми не осядуть мембранні пухирці та рибосоми. Після цього розділені органели можна досліджувати.

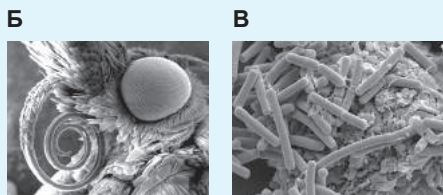


Рис. 14.4.

A. Сучасний сканувальний електронний мікроскоп (СЕМ).
Б. Голова метелика в СЕМ.
В. Кишкові палички в СЕМ.

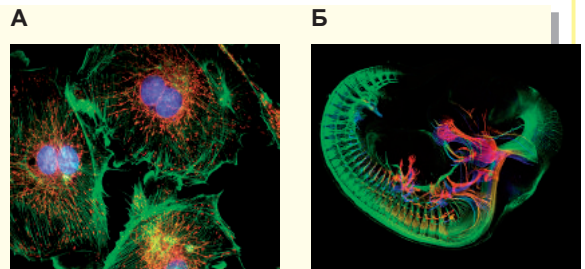


Рис. 14.5.

A. Епітеліальні клітини. **Б.** Ембріон миші.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Створення клітинної теорії було б неможливим без
А світлового мікроскопа **Б** електронного мікроскопа **В** центрифуги
Г флуоресцентного мікроскопа **Д** хімічних експериментів
- 2 У світловий мікроскоп можна побачити
А будову вірусу грипу **Б** окремі частини рибосоми **В** молекулу білка
Г мітохондрію **Д** кристалічну ґратку солі
- 3 ПЕМ та СЕМ різняться тим, що
А зображення в ПЕМ плоске, а в СЕМ — об'ємне
Б у СЕМ об'єкт забарвлений у свої природні кольори
В збільшення об'єкта завжди різні
Г у ПЕМ досліджуваний об'єкт може бути живим
Д у ПЕМ для фокусування використовують магніти, а в СЕМ — скляні лінзи
- 4 Останнім під час диференційного центрифугування осяде такий компонент клітини, як
А хлоропласт **Б** мітохондрія **В** травна вакуоля **Г** рибосома **Д** ядро

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 5 У чому схожі й відмінні механізми, за допомогою яких набувають різного забарвлення препарати для світлової та флуоресцентної мікроскопії?
- 6 Чому в біології виникла потреба використовувати електронний мікроскоп?
- 7 Яка причина заміни скляних лінз магнітними в електронному мікроскопі?
- 8 Якими додатковими компонентами треба оснастити світловий мікроскоп, щоб він працював як флуоресцентний?
- 9 Розгляньте рисунок 14.2, А й опишіть, крізь які частини світлового мікроскопа та в якій послідовності проходить світловий пучок. Які елементи здійснюють збільшення зображення?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 10 Чому клітинна будова рослин була виявлена раніше за клітинну будову тварин?
- 11 Які хвороби людини та як можна діагностувати, використовуючи світлову мікроскопію?
- 12 Як можна за допомогою диференційного центрифугування розділяти клітини або великі молекули? Які особливості матиме таке розділення?

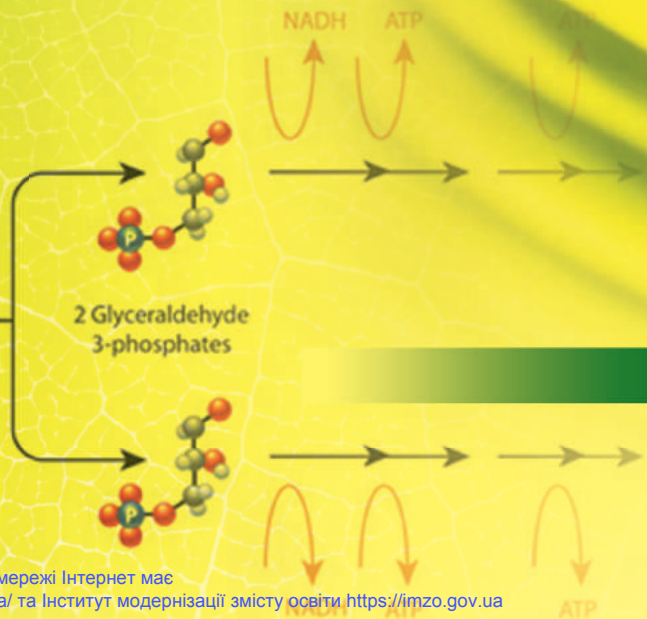
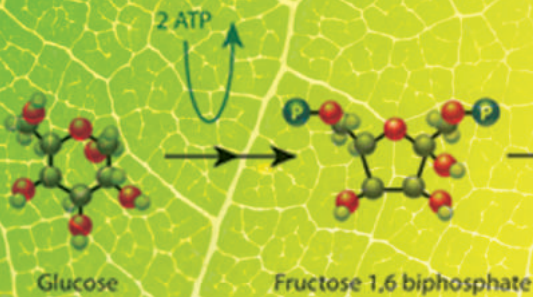
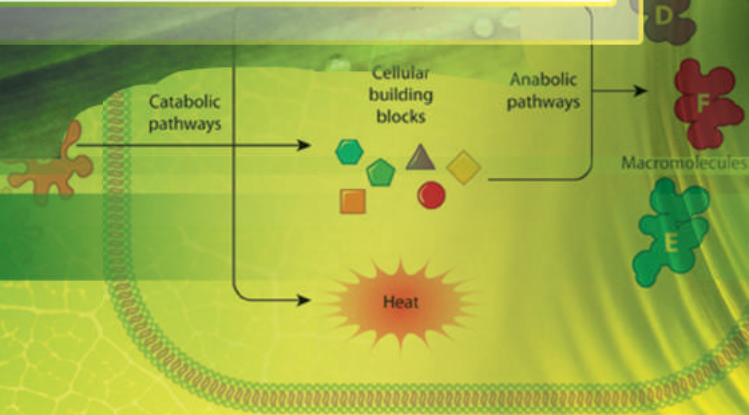
Дізнайся самостійно та розкажи іншим

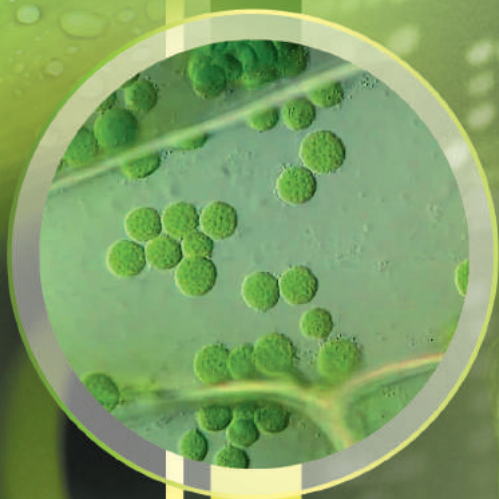
- 13 2008 року група вчених отримала Нобелівську премію за вивчення структури та розробку способів застосування зеленого флуоресцентного білка. У чому важливість цієї речовини для сучасної біології?



There are living systems; there is no living "matter". No substance, no single molecule, extracted and isolated from a living being possesses, of its own, the aforementioned paradoxical properties. They are present in living systems only; that is to say, nowhere below the level of the cell.

Jacques Monod

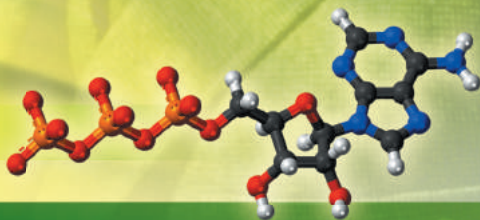




Melvin Calvin

РОЗДІЛ 3

Принципи функціонування клітини



§ 15. Обмін речовин та енергії

Обмін речовин — сукупність хімічних реакцій в організмі

У живих організмах міститься величезна кількість різних хімічних речовин, що реагують одна з одною. Організми споживають одні речовини та виділяють інші. Ми з вами вдихаємо кисень, який використовуємо для окиснення органічних речовин, та видихаємо вуглекислий газ, що утворюється при цьому. Рослини здатні з вуглекислого газу та води утворювати органічні речовини, а побічним продуктом цього процесу є кисень, що виділяється в атмосферу. Також рослини здатні поглинати нітрати (солі нітратної кислоти), які потім відновлюються до аміногруп амінокислот, що ввійдуть до складу білків. В організмах тварин рослинні білки знову розщеплюються до амінокислот, а з цих амінокислот тварини «будують» власні білки. Сахароза, яку ми вживаємо разом із вранішнім чаєм, розщеплюється до фруктози та глюкози. Остання може бути безпосередньо спрямована до мозку для «спалювання» чи може потрапити до печінки, де ввійде до складу полімеру — глікогену, який буде запасений на майбутнє. Сукупність усіх цих та інших хімічних реакцій, що відбуваються в організмі, називають **метаболізмом**¹.

Метаболічні шляхи — розгалужена мережа реакцій

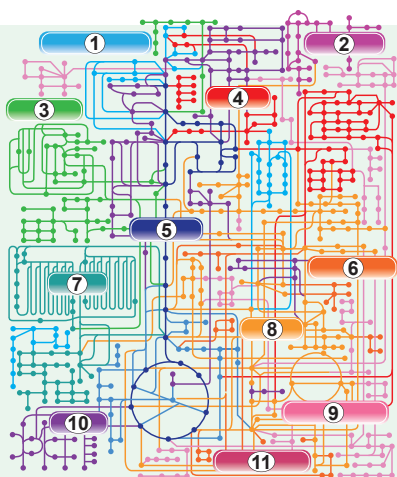


Рис. 15.1. Мережа метаболічних шляхів клітини

1, 5. Вуглеводи. 2. Знешкодження чужорідних речовин. 3, 7. Ліпіди. 4. Нуклеотиди. 6, 8. Амінокислоти. 9. Вітаміни. 10. Енергетичний метаболізм. 11. Специфічні речовини.

Реакції, що відбуваються в організмі, доволі різноманітні. На рисунку 15.1 зображено схему метаболізму людини, докладніше дивіться **за посиланням**.

Вивчивши схему всіх хімічних процесів, що відбуваються в організмі, можна помітити, що дуже часто реакції об'єднуються в послідовності двох типів: лінійні та циклічні (рис. 15.2). Такі послідовності хімічних реакцій називають **метаболічними шляхами**. У них субстрат (початковий компонент метаболічного шляху, S) перетворюється на продукт метаболічного шляху (P) через проміжні речовини (I). Зазвичай проміжні речовини не виконують жодних біологічних функцій і їхні концентрації в організмі зовсім незначні. Тут варто згадати важливу особливість метаболізму: перетворення субстрату на біологічно активний продукт майже ніколи не відбувається в один етап, а лише через ланцюжок проміжних речовин.

Метаболічні шляхи можна класифікувати в різні способи, наприклад, їх зручно розподіляти за функціями. Розглянемо основні функції метаболічних шляхів у тваринному організмі.

А. Розщеплення молекул їжі з утворенням малих молекул — універсальних мономерів.

¹ Від грецького *metabole* — перетворення.

Б. Синтез великих і складних молекул з універсальних мономерів та мономерів з неорганічних речовин.

В. Розщеплення універсальних мономерів до неорганічних речовин із метою отримання енергії.

Г. Формування малотоксичних продуктів обміну та нейтралізація отрут.

Метаболічні шляхи, що належать до групи Б, часто називають **анаболізмом**, а ті, що належать до групи В, — **катаболізмом**. Чіткого поділу на анаболізм та катаболізм немає, тому ці терміни можна вважати застарілими, хоча їх часто використовують у науковій літературі.

За загальною організацією метаболізму живі організми дуже різняться, тому далі ми розглянемо основні типи метаболізму живих організмів.

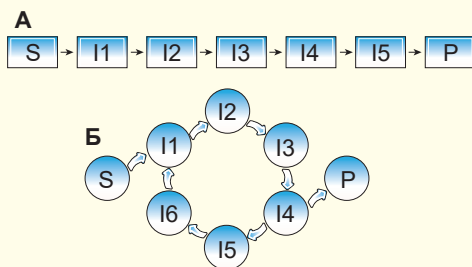


Рис. 15.2. Два типи метаболічних шляхів

А. Лінійна послідовність реакцій (наприклад, гліколіз). **Б.** Циклічний метаболічний шлях (наприклад, темнова фаза фотосинтезу).

Авто- і гетеротрофи — два типи живлення в природі

Усі живі організми побудовані з органічних речовин. Ба більше, нам відомо, що більшість органічних сполук у біосфері Землі та за межами біосфери (нафта, природний газ і глибоководні газові гідрати) має органічне походження. Інакше кажучи, живі організми — основні виробники органічних речовин у біосфері. Проте не всі організми здатні синтезувати органічні речовини з неорганічних. Деяким організмам доводиться поглинати інші органічні речовини для забезпечення своєї потреби в субстратах для синтезу. Організми, здатні синтезувати органічні речовини з неорганічних (із вуглекислого газу), називають **автотрофами**, а ті, що змушені поглинати вже готові органічні речовини, — **гетеротрофами**. До автотрофів належать, наприклад, багато представників ціанобактерій і зелених рослин, а до гетеротрофів — гриби й тварини.

Фото- і хемотрофи відрізняються за джерелом енергії

Усім організмам для забезпечення життєдіяльності потрібна енергія. Проте джерела цієї енергії різні. Джерелом енергії можуть бути хімічні реакції речовин, що їх поглинають організми. Такі організми називають **хемотрофами**. А інші організми здатні використовувати як джерело енергії сонячне світло. Такі організми називають **фототрофами**.

Залежно від джерела енергії й органічних речовин можна виокремити різні типи метаболізму, представлені у таблиці 15.1 і на рисунку 15.3. Тварини, гриби, частина найпростіших (наприклад, амеба, малярійний плазмодій) і бактерій, деякі рослини-паразити не здатні самостійно синтезувати органічні речовини з вуглекислого газу. В якості джерела енергії вони використовують хімічні реакції молекул, що поглинаються (наприклад, «спалювання» молекул їжі киснем). Такі організми називають **хемогетеротрофами**. Зелені рослини, водорості, ціанобактерії здатні поглинати енергію Сонця та синтезувати органічні речовини з вуглекислого газу та води. Такі організми є **фотоавтотрофами**.

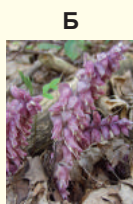
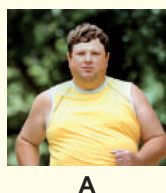


Рис. 15.3. Різноманіття організмів із різними типами живлення

А. Типовий хемогетеротроф у природному середовищі існування. **Б.** Петрів хрест — рослина-паразит, хемогетеротроф. **В.** Типовий фотоавтотроф. **Г.** Бактерія нітроманас, хемоавтотроф. **Д.** Бактерія хлорофлексус, фотогетеротроф. **Е.** Евглена зелена, міксотроф.

Фотоавтотрофи та хемогетеротрофи — дві найпоширеніші серед живих істот метаболічні стратегії. Проте трапляються й більш незвичні поєднання. Так, деякі ґрунтові бактерії здатні отримувати енергію в процесі окиснення амонійних сполук киснем до нітритів та нітратів і при цьому синтезувати органічні речовини з вуглекислого газу. Таким чином, ці бактерії є **хемоавтотрофами**. Ще дивніший метаболізм у бактерій роду хлорофлексус: вони використовують енергію сонячного світла, проте змушені поглинати органіку з довкілля. Таким чином, вони є прикладом **фотогетеротрофних** бактерій.

Таблиця 15.1. Класифікація організмів за джерелом енергії та речовин

	Автотрофи	Гетеротрофи
Фототрофи	Фотоавтотрофи (більшість рослин і водоростей)	Фотогетеротрофи (бактерії роду хлорофлексус)
Хемотрофи	Хемоавтотрофи (деякі ґрунтові бактерії)	Хемогетеротрофи (тварини та гриби)

Треба зауважити, що ця класифікація не є абсолютною: залежно від умов середовища деякі організми здатні змінювати свою метаболічну стратегію. Так, евглена зелена на світлі здатна синтезувати органічні речовини з вуглекислого газу, поводячись як фотоавтотроф, але в темряві змушена поглинати органічні речовини із середовища як хемогетеротроф. Такі живі організми називають **міксотрофами**.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

1

До процесів фотосинтезу й дихання залучені гази

1) O_2 , **2)** N_2 , **3)** CO , **4)** NO_2 , **5)** CO_2 .

А 1 та 2 **Б** 2 та 3 **В** 3 та 4 **Г** 4 та 5 **Д** 1 та 5

2

Метаболічні шляхи, що зазвичай відносять до анаболізму, пов'язані з

А розщепленням молекул їжі

Б синтезом великих і складних молекул з універсальних мономерів

В реакціями, що сприяють накопиченню енергії в клітині

Г утворенням малотоксичних продуктів обміну речовин

Д утворенням неорганічних речовин із універсальних мономерів

3 До гетеротрофів із наведених нижче організмів належать



A 1 та 2 **Б** 2 та 3 **В** 3 та 4 **Г** 4 та 5 **Д** 1 та 5

4 Деякі ґрунтові бактерії здатні отримувати енергію в процесі окиснення сполук амонію киснем до нітритів та нітратів і при цьому синтезувати органічні речовини з вуглекислого газу. Вони є

A фототрофами **Б** фотогетеротрофами **В** хемогетеротрофами
Г хемоавтотрофами **Д** міксотрофами

5 Хламідомонада здатна фотосинтезувати на світлі і, крім того, всмоктувати органічні речовини поверхнею тіла. На підставі цього можна дійти висновку, що хламідомонада — це

A фотоавтотроф **Б** фотогетеротроф **В** хемогетеротроф
Г хемоавтотроф **Д** міксотроф

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

6 Чому без обміну речовин життя неможливе?

7 На які групи можна розподілити метаболічні шляхи, що відбуваються в організмі? Який принцип взято за основу наведеної вами системи? Як ще можна класифікувати метаболічні шляхи?

8 У чому принципова відмінність автотрофів від гетеротрофів? Наведіть приклади організмів, що належать до цих груп. Визначте характерні риси їхньої будови, зумовлені типом харчування.

9 Схарактеризуйте різноманітність типів харчування організмів. На якій підставі виокремлюють ці типи? Наведіть приклади організмів, що належать до кожної з названих вами груп.

10 Деякі організми харчуються міксотрофно. Що це означає? Яким вимогам мають відповідати такі організми?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

11 У чому переваги та недоліки лінійних і циклічних метаболічних шляхів? У яких випадках організму вигідніше використовувати одні, а в яких — інші?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

12 Рослини та тварини ніби втілюють два світи: автотрофний і гетеротрофний. Проте, як і завжди в живій природі, є винятки. Наведи приклади і опиши їхню біологію.

13 Бути міксотрофами вигідно: за наявності світла — вони ситі, за наявності готових органічних речовин — вони забезпечені їжею. Чому ж так мало організмів живляться міксотрофно?

§ 16. Розщеплення речовин

Поживні речовини розщеплюються в шлунково-кишковому тракті

Як ми вже з'ясували в попередньому параграфі, тварини не здатні самостійно синтезувати органічні речовини з вуглекислого газу та води, тому змушені отримувати їх із їжею. У цьому параграфі ми розглянемо, що відбувається з молекулами їжі, поглинутої людиною. Спочатку треба зазначити, що їжа містить у собі велику кількість полімерів (білків і полісахаридів), які клітини тонкого кишківника не можуть безпосередньо всмоктати. Тому ці речовини повинні бути розщеплені до мономерів (амінокислот і моносахаридів відповідно). Жири також не можуть бути поглинуті без розщеплення, тому вони розщеплюються з вивільненням жирних кислот. Саме ці процеси ми й опишемо зараз.

Розщеплення білків починається в шлунку

Білкова їжа є основою раціону людини, хоча вміст білків у їжі значно варіюється в різних національних культурах: на них дуже багата кухня Середньої Азії, натомість бідна — у полінезійців і африканських аборигенів. У шлунково-кишковому тракті білки розщеплюються в кілька етапів. Початкові етапи розщеплення білків відбуваються в шлунку. Тут, у кислому середовищі, у білків руйнується їхня тривимірна структура й вони піддаються початковому розщепленню ферментом **пепсином**. При цьому молекула білка розщеплюється на більш короткі амінокислотні ланцюжки, але не до вільних амінокислот. Після цього утворені амінокислотні ланцюжки потрапляють до тонкого кишківника. Там, у слабколужному середовищі, вони піддаються дії ферментів **трипсину** та **хімотрипсину**, що їх виділяє підшлункова залоза. Робота цих ферментів призводить до формування ще коротших амінокислотних ланцюжків (2–20 амінокислот). А остаточне розщеплення до амінокислот цих укорочених ланцюжків здійснюють інші травні ферменти тонкого кишківника. Лише вільні амінокислоти можуть бути поглинуті клітинами тонкого кишківника та потрапити в кров¹.

Розщеплення вуглеводів відбувається в декілька етапів

У їжі є різноманітні вуглеводи: полісахариди (такі як крохмаль і целюлоза), дисахариди (такі як сахароза й лактоза), а також моносахариди, найважливішим із-поміж яких є глюкоза. Відносний вміст вільної глюкози в їжі зазвичай невеликий, а більшість вуглеводів представлена ди- та полісахаридами. Як і у випадку з амінокислотами, клітини епітелію тонкого кишківника здатні поглинути лише моносахариди, тому ди- й полісахариди треба розщепити в шлунково-кишковому тракті. Дисахариди розщеплюються в тонкому кишківнику: сахарозу розщеплює фермент **сахараза**, а лактозу — **лактаза**. Варто згадати, що зазвичай у ссавців лактаза утворюється тільки в період харчування материнським молоком, а з віком вони припиняють утворювати лактазу і, як наслідок, утрачають здатність засвоювати молоко. У деяких людських популяціях лактаза утворюється впродовж усього життя (докладніше в доповненні II).

1 Це твердження не зовсім правильне. Деякі білки здатні потрапляти в кров із просвіту тонкого кишківника цілими, не піддаючись розщепленню. Таким є, наприклад, білок молока лактоферин, що бере участь у перенесенні заліза від матері до немовляти, а також в антибактеріальному та противірусному захисті. Але такий приклад перенесення білків є радше винятком, аніж правилом.

Розщеплення полісахаридів відбувається складніше і в кілька етапів. Як приклад розглянемо розщеплення крохмалю, що міститься в багатьох продуктах харчування. Початок розщеплення крохмалю відбувається вже в ротовій порожнині, оскільки слина містить фермент **амілазу**. Амілаза розщеплює ланцюги крохмалю на коротші. Вони в тонкому кишківнику стикаються з дією амілази, що її продукує підшлункова залоза. Там відбувається розщеплення коротких ланцюгів до дисахариду **мальтози**, яка складається з двох залишків глюкози. Мальтоза розщеплюється до вільної глюкози ферментом **мальтазою**.

Як ми вже знаємо, більша частина глюкози в біосфері перебуває в складі целюлози. Розщеплення целюлози здійснюється ферментом **целюлазою**, що є в деяких бактерій, найпростіших і грибів. У хребетних тварин целюлази нема. Проте травоядні тварини засвоюють целюлозу завдяки наявності в їхньому шлунково-кишковому тракті симбіотичних організмів. Ці організми віддають перевагу життю в безкисневому середовищі. У травоядних ссавців симбіотичні мікроорганізми, що розщеплюють целюлозу, живуть у товстому та сліпому кишківнику (як у непарнокопитих і зайцеподібних) чи в спеціалізованому відділі стравоходу (як у жуйних парнокопитих). Так, рубець¹ корови займає всю ліву половину її черевної порожнини й досягає об'єму 300 літрів (рис. 16.1).

У рубці формується унікальна екосистема мікроорганізмів. Більшість «населення» рубця становлять бактерії, що розщеплюють целюлозу та поглинають глюкозу. Ними харчуються різноманітні інфузорії, що також мешкають у рубці жуйних. Саме ці інфузорії і є основою «харчування» жуйних. Можна сказати, що корова «харчується» не стільки травою, скільки мікробною біомасою, яку вона «вирущує» в себе в рубці.

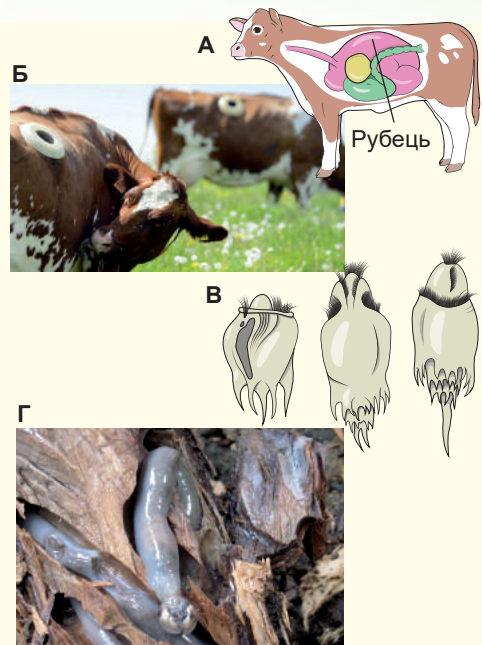


Рис. 16.1.

А. Будова чотирикамерного «шлунка» корови з величезним рубцем.

Б. Корови з фістулами в боці, що з'єднані з рубцем, дають змогу вивчати процес травлення.

В. Основна «їжа» корови — інфузорії (2 млн/мл), що населяють рубець.

Г. Корабельний черв, незвичайний морський двостулковий молюск, що харчується деревиною. Він не лише містить у травному тракті симбіотичні мікроорганізми, що перетравлюють целюлозу, але й утворює власну целюлазу. Хоча молюск є шкідником, що псує дерев'яні судна й причали, проте має велике значення для природи: знищує мертву деревину у Світовому океані.

¹ Часто рубець розглядають як перший відділ чотирикамерного шлунка, але справжньому шлункові відповідає лише остання камера — сичуг.

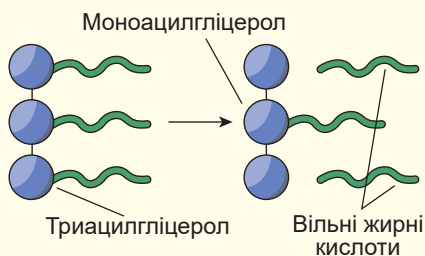


Рис. 16.2. Розщеплення нейтральних жирів ліпазою підшлункового соку

Для розщеплення жирів потрібна їх емульгація

Жири також є важливою частиною раціону тварин. Особливо варто згадати високу енергетичну цінність жирів. «Спалювання» одного грама жиру даватиме значно більше енергії, ніж «спалювання» одного грама білка чи вуглеводу. Однак жири доволі непросто засвоювати. Як ми знаємо, жири є неполярними молекулами, які у водному розчині формують жирові краплі. Такі краплі не можуть бути поглинуті клітинами епітелію тонкого кишківника.

Також велика неполярна молекула жиру не може проникнути крізь шар полярних голівок на поверхні мембрани клітини. Тому молекула жиру розщеплюється в тонкому кишківнику ферментом **ліпазою**, і лише потім її поглинають клітини кишківника (рис. 16.2).

Фермент ліпазу секретує підшлункова залоза. Як і багато інших ферментів, він є водорозчинною молекулою, тому може розщеплювати жири лише на поверхні жирових крапель. Очевидно, що швидкість такого процесу буде обмежена площею поверхні жирових крапель. Для збільшення площі поверхні потрібні **жовчні кислоти**, утворені печінкою. Жовчні кислоти емульгують жири — розбивають великі жирові краплі на дрібні, істотно збільшуючи поверхню, доступну для ліпази. Компоненти, що утворилися в процесі розщеплення жирів їжі, надходять до клітин епітелію тонкого кишківника, де з них знову синтезуються молекули жирів. Такі молекули в ендоплазматичному ретикулумі збираються в спеціальні краплі, що секретуються з протилежного боку клітини. Проте потрапляють вони не в кров, а в лімфатичний капіляр. Лише після цього з потоком лімфи краплі потраплять до кровотоку у венах шії і верхній порожнистій вені.

Внутрішньоклітинне окиснення глюкози відбувається в кілька етапів

У попередніх розділах ми згадали, що ди- та полісахариди, які потрапляють до шлунково-кишкового тракту, розщеплюються ферментами до моносахаридів, найважливішим із яких є глюкоза. Глюкоза через клітини епітелію тонкого кишківника потрапляє в кров і розноситься по організму. Усередині клітини з глюкозою можуть статися такі зміни.

1. Вона може бути повністю окиснена до вуглекислого газу та води. При цьому буде накопичена енергія у формі АТФ. Цей процес відбувається за наявності кисню й називається **диханням**.
2. Вона може бути перетворена на молочну кислоту в процесі **бродиння**. Для цього процесу кисень не потрібний, а АТФ утворюється менше, ніж під час дихання.

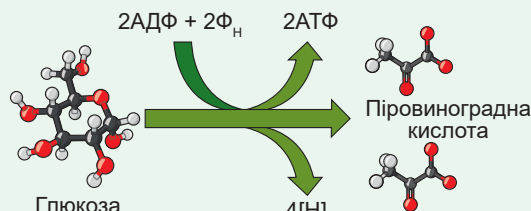


Рис. 16.3. Загальна схема гліколізу

Φ_H — ортофосфат.

Яків Парнас

Народився 1884 року в Мокрянах, що поблизу Дрогобича на Львівщині. Освіту здобував у Львові, Страсбурзі, Цюріху. Викладав в університетах Страсбурга, Варшави, Львова. Основні наукові досягнення вченого — в галузі біохімії вуглеводного обміну. Найбільше відомий світові відкриттям процесів розщеплення глікогену в м'язах і розкриттям окремих реакцій гліколізу, який ще називають шляхом Ембдена-Мейєргофа-Парнаса. Після окупації радянськими військами Західної України в 1939 році мав змогу на запрошення колег виїхати до Лондона чи Нью-Йорка, утім залишився у Львові. З початком військових дій 1941 року був евакуйований до Уфи, а в 1943 році переїхав до Москви. У Москві став одним із засновників Академії медичних наук СРСР, засновником і директором Інституту біологічної і медичної хімії. Проводив величезну просвітницьку роботу, організовуючи щочетверга семінари за участю видатних біохіміків, фізіологів, медиків. На початку 1949 року був арештований у справі Єврейського антифашистського комітету за нібито здійснення розвідувальної діяльності на користь іншої держави. Усі звинувачення проти Парнаса були сфабриковані й не були підтверджені. Утім на той час учений хворів на цукровий діабет і серцево-судинну недостатність. У січні 1949 року Яків Парнас помер на допиті від інфаркту. Принаймні так записано в документах НКВС. Як було насправді, на сьогодні не відомо. Як не відоме й місце, де видатний вчений Парнас був похований. У наші дні щодва роки Українське біохімічне товариство й Польське біохімічне товариство проводять наукову конференцію, присвячену пам'яті великого вченого.



3. Вона може бути перетворена на інші моносахариди, а також на ліпіди й амінокислоти.
4. Вона може бути перетворена на полімер глікоген, у формі якого зберігатиметься в цитоплазмі. Найчастіше глікоген відкладається в печінці та скелетних м'язах. У разі потреби організму в глюкозі глікоген буде знову розщеплений.

Початковим етапом окиснення глюкози є **гліколіз** — розщеплення однієї молекули глюкози до двох молекул **піровиноградної кислоти**. Цей процес повністю відбувається в цитозолі клітини. Він становить собою лінійний метаболічний шлях, що включає 10 послідовних реакцій. Схема гліколізу наведена на рисунку 16.3.

Як ви можете помітити, у цьому процесі кисень участі не бере. Якщо уважніше придивитися до схеми гліколізу, то можна побачити, що у двох молекулах піровиноградної кислоти міститься стільки ж Карбону й Оксигену, скільки в одній молекулі глюкози, проте не вистачає чотирьох атомів Гідрогену. Ці чотири атоми Гідрогену переходять на спеціальний переносник. Із наступного параграфу ми дізнаємося, що відбувається далі з цими атомами Гідрогену, а також як молекули піровиноградної кислоти окиснюються до вуглекислого газу. І у цьому вже буде задіяний кисень.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Полімерні молекули не повинні потрапляти до внутрішнього середовища організму — крові та лімфи, тому розщеплюються на мономерні. Це відбувається у
А серцево-судинній системі **Б** травній системі **В** видільній системі
Г дихальній системі **Д** імунній системі

- 2** Кисле середовище шлункового соку сприяє
- 1) руйнуванню тривимірної структури білкової молекули;
 - 2) активації пепсину;
 - 3) емульгуванню жирів.
- A** 1 та 2 **B** 2 та 3 **B** 1 та 3 **Г** лише 1 **Д** 1, 2 та 3

- 3** У шлунково-кишковому тракті з ліпідами їжі відбувається емульгація. Її головна мета
- A** полегшити всмоктування ліпідів крізь мембрану
 - B** сформувати харчову грудку
 - B** зробити частинки їжі недоступними для кишкової мікрофлори
 - Г** збільшити площу поверхні ліпідних крапель
 - Д** збільшити поверхневий натяг ліпідів

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 4** Люди, як і інші тварини, потребують надходження органічних речовин до організму. З якою метою люди мають регулярно отримувати органічні речовини?
- 5** Чому перед усмоктуванням у клітини організму білки розщеплюються до амінокислот? Чи лише великі розміри білкових молекул обмежують їхнє всмоктування? Якщо ні, то наведіть й інші причини.
- 6** Чи будь-яку їжу треба жувати? А якщо її можна легко проковтнути, як, наприклад, рідку манну чи вівсяну кашу? Обґрунтуйте відповідь, урахувавши склад їжі та фізіологію травлення.
- 7** Яких труднощів зазнають тварини, що харчуються травою та деревиною? Для чого майже всі вони вирощують у своїй травній системі симбіотичні мікроорганізми? Що ж, урешті-решт, є їжею корови?
- 8** Найпоширеніший моносахарид живої природи — глюкоза. Які можливі шляхи її використання організмом людини?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 9** Корови мають масу симбіонтів у своїх рубцях, кролі — у сліпому кишківнику. А як симбіонти туди потрапляють, адже ці тварини не народжуються з уже заселеним шлунково-кишковим трактом?
- 10** Відомо, що жовч сприяє емульгуванню жирів, що робить їх доступними для розщеплення. Які саме речовини жовчі відповідають за цю дію? Які особливості молекул жовчі уможливають таку незвичайну функцію?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 11** Целюлаза — фермент, що є лише в небагатьох організмів. А чому? Наскільки простіше було б жити, якби ми могли харчуватися деревиною, тирсою, папером. Спробуй пояснити незначну поширеність такого корисного ферменту у тваринному світі.
- 12** З огляду на енергетику процесу поясни, чому від глюкози в ході гліколізу відщеплюється Гідроген, а не Карбон чи Оксиген.

§ 17. Біохімічні механізми дихання

Кисень в організмі багатьох тварин утворює комплекс із гемоглобіном

Як ми вже з'ясували раніше, повне окиснення глюкози тваринами неможливе без участі кисню. Але для цього кисень має бути доставлений до клітин організму. У багатьох невеликих організмів кисень потрапляє з довкілля до клітин шляхом простої дифузії. Проте зі збільшенням розміру організму дифузія припиняє бути ефективним способом постачання кисню. Великі організми містять спеціальні переносники кисню — білки, у яких є небілковий (тобто такий, що не складається із залишків амінокислот) компонент, що формує комплекс із молекулою кисню. Прикладом таких білків є гемоглобін¹ — мултимерний (тобто такий, що складається з кількох амінокислотних ланцюгів) білок, який містить небілкову групу — **гем** (рис. 17.1). Гемоглобін хребетних тварин складається з чотирьох амінокислотних ланцюгів і міститься в еритроцитах. У безхребетних гемоглобіни можуть складатися з більшої кількості амінокислотних ланцюгів і міститися переважно в плазмі крові.

Гемоглобіни здатні поглинати кисень у легенях, вологій шкірі або зябрах, якщо його вміст там високий, а потім віддавати в тканинах. Таким чином, кисень, захоплений із довкілля, виявляється зв'язаним із білком-переносником і може бути з потоком крові чи іншої рідини доставлений клітинам організму.

Окремого розгляду заслуговує дихальна система комах. Як правило, клітини дорослих комах не мають дихальних пігментів і транспортують кисень до тканин шляхом дифузії мережею найтонших трубочок — трахей. Трахеї підходять безпосередньо до клітин організму і доставляють їм кисень. Проте така будова дихальної системи обмежує розміри комах².

Відщеплення водню від молекул поживних речовин — спосіб отримання аеробного палива

У попередньому параграфі ми зупинилися на тому, що молекула глюкози в цитоплазмі клітини окиснюється до двох молекул піровиноградної кислоти, при цьому синтезується дві молекули АТФ і відщеплюється чотири атоми Гідрогену, тобто дві молекули водню. Водень — це дуже добре паливо з погляду енергетики.

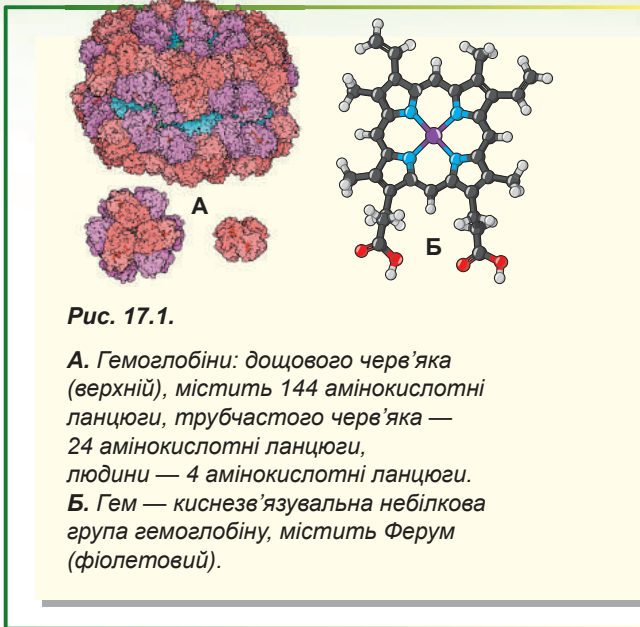


Рис. 17.1.

А. Гемоглобіни: дощового черв'яка (верхній), містить 144 амінокислотні ланцюги, трубчастого черв'яка — 24 амінокислотні ланцюги, людини — 4 амінокислотні ланцюги.

Б. Гем — киснев'язувальна небілкова група гемоглобіну, містить Ферум (фіолетовий).

1 Гемоглобіни є не єдиними киснепереносними білками. Крім них, у тварин трапляються гемоеритрини (містять йон Феруму поза комплексом із гемом), гемоціаніни (містять Купрум, у комплексі із киснем надають крові блакитного кольору), а в деяких морських червів міститься бонелін, що надає рідинам їхнього тіла зеленого кольору.

2 Спробуйте пояснити, чому така будова дихальної системи обмежує розміри тіла комах. Спершу поміркуйте, на яку максимальну глибину під воду може зануритися дев'ятикласник із дихальною трубкою.

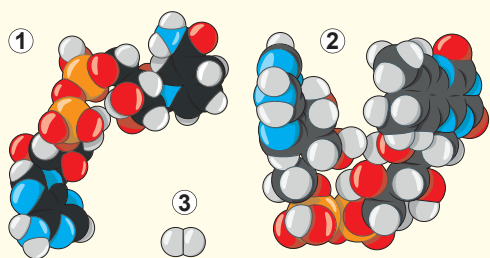


Рис. 17.2. НАД⁺ (1), ФАД (2) та молекула водню (3) в однаковому масштабі

Його можна окиснити киснем (можливо, такий дослід ви бачили на уроках хімії) із виділенням великої кількості енергії. Цієї енергії має вистачити на синтез приблизно трьох молекул АТФ (а це, зауважимо, чимало). Завдання клітини — акуратно окиснити водень киснем до води (неакуратно — це вибух гримучої суміші, — такого живі організми собі дозволити не можуть). Але тут виникає проблема.

Водень — дуже маленька й неполярна молекула (як не парадоксально, але молекула H_2 менша за поодинокий атом Гідрогену), з якою дуже важко працювати

ферментам. Тому було б доцільно «посадити» молекулу водню на переносника, із яким потім працюватимуть ферменти.

Для розв'язання цієї проблеми в клітині є спеціальні переносники водню. Прикладами таких переносників можуть бути НАД⁺ та ФАД. На рисунку 17.2 зображено ці два переносники в однаковому масштабі з молекулою водню. Ферменту набагато зручніше триматися за велику полярну молекулу переносника під час роботи з воднем.

Тому чотири атоми Гідрогену, що вивільнюються під час гліколізу, вловлюються переносниками, у цьому випадку НАД⁺. «Спійманий» водень буде потім окиснений до води з отриманням енергії. Але перш ніж розглядати цей цікавий процес, варто відповісти ще на одне запитання: яка доля молекул пірвиноградної кислоти, що утворилися з глюкози?

Пірвиноградна кислота має окиснитися до вуглекислого газу. Для цього вона прямує до мітохондрії, де від неї відщеплюється весь Гідроген. Він потрапляє на ті самі переносники — НАД⁺ та ФАД, а три атоми Карбону окиснюються до трьох молекул вуглекислого газу. Вуглекислий газ у подальшому буде виведено з організму, і в клітині від глюкози залишиться тільки водень, що «сидить» на переносниках. Саме його клітина й «спалюватиме» киснем у мітохондріях.

Окиснення водню киснем відбувається в мітохондріях

А зараз розглянемо найцікавіший етап процесу дихання у тварин. Водень, що утворився на попередніх етапах дихання (під час гліколізу й окиснення пірвиноградної кислоти) і зв'язаний із переносниками, готовий окиснитися киснем. Ця реакція відбувається з виділенням великої кількості енергії. Саме її живі організми й намагаються вловити та використати для своїх потреб.

Пояснити вивільнення енергії можна так. Електрон, що обертається навколо ядра атома Гідрогену, має доволі великий запас енергії. Проте в молекулі води цей електрон виявляється зв'язаним із киснем — сильно електронегативним атомом, що має ядро зі значним позитивним зарядом. Електрон, що перебуває близько до такого ядра, має меншу енергію. Таким чином, електрон, переходячи з молекули водню до молекули води, утрачає велику кількість енергії. Але й тут виникає проблема.

Звичайне горіння водню в кисні — це бурхлива реакція, що супроводжується виділенням великої кількості енергії у формі теплоти. Проте теплота — це енер-

гія, що може використовуватися живим організмом лише для зігрівання. Тому, аби вловити максимальну кількість корисної енергії та використати її на синтез АТФ (інакше кажучи, підвищити ККД використання енергії поживних речовин), окиснення має бути проведене послідовно в кілька етапів. Виділення теплоти на кожному етапі буде зменшуватися, і максимум енергії буде спрямовано на синтез АТФ. Цей принцип можна проілюструвати на такому прикладі.

Уявімо, що в нас є два відра з водою, при цьому одне розташоване вище за інше (рис. 17.3). Очевидно, що вода у верхньому відрі має більшу потенційну енергію, ніж вода в нижньому, перетікаючи з одного відра в друге, вона цю енергію втрачає. У найпростішому випадку ця енергія розсіюється у вигляді теплоти. Проте ми можемо розташувати за напрямком руху цього струменя невеличку турбину. Вода, що тече, приводить турбину в рух, і вантаж піднімається — турбіна зможе використати частину енергії та спрямувати її на виконання корисної роботи.

Однак значна кількість енергії все ще розсіюватиметься у вигляді теплоти. Якщо нам захочеться отримати ще більше енергії від води, що падає, то поставимо між двома відрами третє (рис. 17.4). Така система дасть змогу розмістити вже дві турбіни та вловити ще більше енергії. Що більше турбін ми вводитимемо до системи, то вищим буде її ККД. Проте 100 % ККД ми не досягнемо: що більше турбін ми вводитимемо до системи, то повільніше тектиме нею вода. Урешті-решт, якщо ми встановимо між двома відрами таку кількість турбін, що має відповідати 100 % ККД, то вода припинить рухатися цією системою і вся установка зупиниться. Таким чином, певні втрати енергії потрібні хоча б для того, аби процес відбувався.

Саме так і працює мітохондрія. Тільки роль води тут виконують електрони, що

«біжать» від водню до кисню. А роль відер — компоненти так званого електронтранспортного **дихального ланцюга** — вишикувані у внутрішній мембрані мітохондрії молекули, що послідовно приймають і віддають електрони. Саме завдяки дихальному ланцюгу живі організми розділяють процес окиснення водню киснем на кілька етапів, перетворюючи 40 % енергії на корисну роботу.

Синтез АТФ — основна функція мітохондрій

У нас залишилося останнє нерозглянуте питання: як енергія електрона, що переміщується електронтранспортним ланцюгом, перетворюється на енергію зв'язків АТФ? Перенесення електрона дихальним ланцюгом від одного компонента до іншого пов'язане з виконанням корисної роботи — перекачуванням протонів

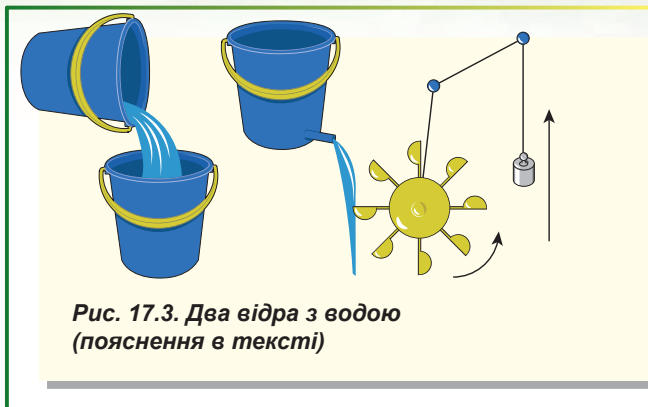


Рис. 17.3. Два відра з водою (пояснення в тексті)

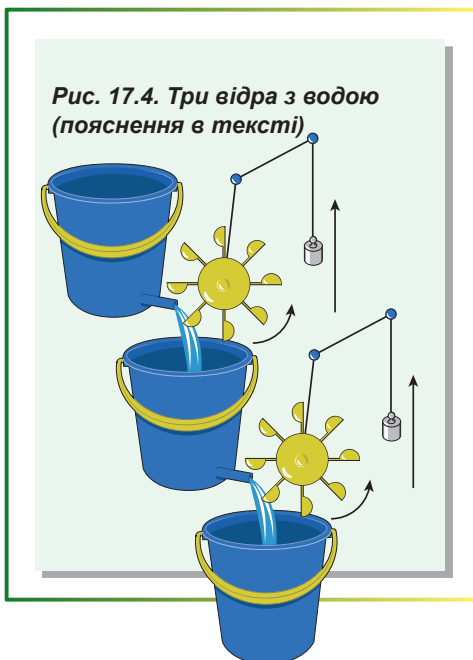


Рис. 17.4. Три відра з водою (пояснення в тексті)

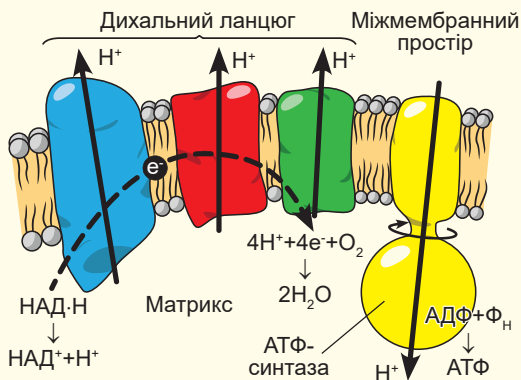


Рис. 17.5. Схема синтезу АТФ у мітохондрії

(йонів H^+) крізь внутрішню мембрану мітохондрії (рис. 17.5). При цьому протони з матриксу мітохондрії потрапляють у міжмембранний простір. На внутрішній мембрані формується градієнт¹ протонів: їхній уміст у міжмембранному просторі більший, ніж у матриксі. Якби мембрана була проникною для протонів, то вони просто поверталися би назад до матриксу, а енергія розсіювалася б у формі теплоти. Однак мітохондрія влаштована так, що протон, який потрапив у міжмембранний простір, не може просто так пройти до матриксу. Протон змушений проходити крізь унікальну молекулярну машину — **АТФ-синтазу**. Це величезний білковий комплекс, що має форму гриба. При

цьому «шапінка» здатна здійснювати синтез АТФ із АДФ та ортофосфат-іонів. Але звідки ж вона бере енергію? Протон, що рухається з міжмембранного простору до матриксу мітохондрії крізь АТФ-синтазу, розкручує її «ніжку». Ця механічна енергія в «шапінці» перетворюється на енергію зв'язків АТФ. Відео про роботу мітохондрії ви можете **подивитися за посиланням**.



Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1) Транспортувати кисень до клітин лише завдяки дифузії, без білків-переносників кисню може
А людина **Б** скумбрія **В** дощовий черв'як **Г** колібри **Д** комар
- 2) Білки-переносники кисню транспортують його в організмі з місць
А із великим його вмістом до місць, де він утворюється
Б із малим його вмістом до місць, де його багато
В із великим його вмістом до місць, де його мало
Г із малим його вмістом до місць, де його нема
Д із великим його вмістом до місць, де його теж багато
- 3) Для найефективнішої роботи в дихальному ланцюгу має бути
А мінімальна кількість компонентів **Б** один компонент
В два компоненти **Г** кілька компонентів
Д безмежна кількість компонентів
- 4) Для доставки кисню до клітин хребетних потрібен хімічний елемент
А Натрій **Б** Фосфор **В** Ферум **Г** Кальцій **Д** Сульфур

¹ Градієнт — характеристика, що показує напрям найшвидшого зростання певної величини, значення якої змінюється від однієї точки простору до іншої.

- 5** Правильна послідовність передавання енергії під час дихання — це
- А** глюкоза → піровиноградна кислота → НАД·Н → дихальний ланцюг → різниця вмісту протонів по обидва боки внутрішньої мітохондріальної мембрани → АТФ
 - Б** глюкоза → НАД·Н → дихальний ланцюг → АТФ → кисень
 - В** піровиноградна кислота → глюкоза → НАД·Н → різниця вмісту протонів по обидва боки внутрішньої мітохондріальної мембрани → АТФ
 - Г** глюкоза → НАД·Н → дихальний ланцюг → різниця вмісту протонів по обидва боки плазматичної мембрани → АТФ → кисень
 - Д** АТФ → різниця вмісту протонів по обидва боки внутрішньої мітохондріальної мембрани → дихальний ланцюг → НАД·Н → піровиноградна кислота → глюкоза

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Яка хімічна реакція є джерелом енергії для перенесення іонів H^+ крізь внутрішню мембрану мітохондрій? Обґрунтуйте свій вибір.
- 7** Якби енергія з водню виділялася не в кілька етапів, а за один, як це вплинуло б на живі організми?
- 8** Які речовини є кінцевими продуктами дихання у тварин?
- 9** ККД клітинного дихання вищий, ніж у бензинового двигуна (його ККД 25–30 %), хоча в обох випадках паливо завдяки кисню «згоряє» з утворенням тих самих продуктів. Які особливості дихання тварин дають змогу їм підвищити ККД?
- 10** АТФ-синтазу вважають клітинним трансформатором енергії. Опишіть, із якого виду енергії й до якого цей комплекс перетворює енергію. Як він це здійснює?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** У ссавців, які впадають у сплячку, у бурому жирі знижується ефективність перетворення енергії з глюкози в енергію АТФ. Куди дівається енергія, що не використовується для синтезу АТФ? Яким чином ці організми знижують ККД дихання?
- 12** У кам'яновугільний геологічний період розвитку Землі існували гігантські комахи. Однак їхня дихальна система була такою самою, як і в сучасних комах. Які особливості атмосфери Землі того періоду дали змогу комахам стати гігантськими? Які інші гіпотези можуть пояснити існування таких комах?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Завдяки механічному обертанню АТФ-синтазу можна використати як молекулярний мотор. Для чого та яким чином можна застосувати такий АТФ-синтазний мотор?
- 14** Чи є інші способи синтезу АТФ у живих організмах, окрім як у мітохондріях? У чому їхні переваги та недоліки порівняно з мітохондріальним диханням?
- 15** Є речовини, які можуть погіршувати чи взагалі блокувати роботу дихального ланцюга. Що це за речовини, чим вони небезпечні й де знайшли своє застосування?

§ 18. Фотосинтез

Фотосинтез — процес, що змінює біосферу

Живі організми, які населяють нашу планету, безперервно її змінюють. Одні організми руйнують мінеральні породи, щоб дістатися до мікроелементів, із відмерлих залишків інших формуються крейда, глобigerиновий мул¹, діатоміт. Проте важко уявити собі біологічний процес, що змінив нашу планету більше, ніж фотосинтез, який здійснюють зелені рослини. Завдяки йому в атмосфері міститься велика кількість кисню — 21 %. Фотосинтез розфарбував нашу Землю в зелено-блакитні кольори: зелений хлорофіл підтверджує перемогу рослин на суші, а блакитні небо й океан свідчать про чисту атмосферу та гідросферу, що були очищені киснем від забарвлених неорганічних домішок. Озоновий шар, що сформувався в атмосфері з кисню, захищає все живе від згубного ультрафіолетового випромінювання, а також запобігає розпаду молекул води. Яким би повільним не було розщеплення молекул води під дією ультрафіолету, за два мільярди років існування **оксигенового фотосинтезу** (фотосинтезу, в ході якого утворюється кисень) цей процес міг би знищити запаси води у Світовому океані, як це, можливо, сталося на Марсі. Кисень, що наситив понад мільярд років тому Світовий океан, окиснив розчинний двовалентний Ферум до нерозчинних сполук тривалентного, які випали в осад з утворенням залізної руди, що її активно використовує людство. Так само кисень очистив океан від домішок Сульфур, а атмосферу — від метану.

Фотосинтезувальні організми почали поглинати та виводити Карбон із колообігу речовин у природі, накопичуючи його сполуки в собі. Так утворилися нафта, природний газ і кам'яне вугілля. Кисень змінив і живу природу. Оскільки він найпотужніший (після фтору) окисник, то його почали використовувати живі організми для дихання. Окиснення водню киснем дає значно більше енергії, ніж окиснення залізом (залізне дихання), сульфатною (сульфатне дихання) чи нітратною (нітратне дихання) кислотами. А продуктом окиснення є вода. Такий зручний й ефективний спосіб дихання, який ми описали в попередньому параграфі, дав змогу організмам стати більшими і, урешті-решт, багатоклітинними. Отже, можна впевнено заявляти, що без кисню на планеті не було б живих організмів, складніших за бактерії.

Фотосинтез — це два різні, але тісно пов'язані процеси

Ми розглянемо фотосинтез, що його здійснюють зелені рослини, — так званий оксигенний фотосинтез, побічним продуктом якого є кисень. Треба зазначити, що такий тип фотосинтезу — найскладніший з усіх, що є². Фактично фотосинтез становить два різні, але пов'язані процеси.

1. Уловлювання енергії Сонця та перетворення її на енергію хімічних зв'язків АТФ для забезпечення енергетичних потреб організму.
2. **Фотоліз** води — розщеплення молекул води під дією світла з утворенням кисню. Під час фотолізу від води відриваються електрони, протони й утво-

1 Основний різновид вапнякового (карбонатного) мулу складається з черепашок кількох родів форамініфер. Укриває до 30 % площі дна Світового океану.

2 Більшість типів фотосинтезу відбувається без виділення кисню. Ба більше, у деяких прокариотів фотосинтез навіть не пов'язаний з окисно-відновними реакціями. Надалі під терміном «фотосинтез» ми розумітимемо саме оксигенний фотосинтез.

рюється молекулярний кисень. Надалі електрони використовуються для того, щоб відновити різні сполуки — нітрати до амоніаку, сульфати до сульфідів, а вуглекислий газ — до органічних сполук. Фактично це і є «синтетична» частина фотосинтезу, що так важлива для біосфери, оскільки вуглеводи (а далі з них і всі інші органічні сполуки) утворюються саме в ній.

Обидва ці процеси пов'язані з роботою електронтранспортного ланцюга (ЕТЛ), схожого на дихальний ланцюг, що є у внутрішній мембрані мітохондрії. Проте фотосинтетичний ЕТЛ має одну вкрай важливу відмінність від дихального ЕТЛ.

Важливо розуміти, що електрони в ЕТЛ мітохондрій можуть передаватися лише в одному напрямку — від водню до кисню, при цьому їхня енергія тільки знижується. Допоки електрон біжить «донизу» дихальним ланцюгом, він здійснює роботу. Але наприкінці свого шляху він виявляється повністю «виснаженим» і не здатним виконати жодної корисної роботи. Це означає, що «високоенергетичні» електрони мають безперервно надходити до ЕТЛ мітохондрій разом із воднем, а «виснажені» — виводитися в складі води.

Фотосинтетичний ЕТЛ здатний підвищувати енергію електрона й знову повертати його до роботи. Цю здатність забезпечують фотосинтетичні пігменти, найважливішим із-поміж яких є **хлорофіл**. Вони, як і сам ЕТЛ, розташовані в мембрані тилакоїдів. Електрон, перебуваючи в молекулі хлорофілу, має досить низьку енергію. Проте молекула здатна поглинути фотон¹ світла, після чого енергія електрона значно зростає. Інакше кажучи, електрон знов опиниться на вершині електронтранспортного ланцюга. Після цього він рухатиметься «донизу», здійснюючи роботу. «Виснажений» електрон знову опиниться в самому низу, на молекулі хлорофілу. Ця молекула знову поглине світло, і процес почнеться спочатку. Такий процес називають **циклічним перенесенням електрона** (рис. 18.1), і здійснюється він у хлоропластах зелених рослин. Робота, яку виконує електрон, аналогічна тій, яку здійснює електрон у дихальному ланцюзі, — перенесення протонів крізь мембрану. Скориставшись різницею концентрацій протонів, АТФ-синтази хлоропластів будуть синтезувати АТФ. Як бачимо, циклічне перенесення електрона не потребує безперервного надходження електронів до ЕТЛ та дає змогу синтезувати АТФ для потреб організму. Але така система не дозволяє відновити вуглекислий газ і, відповідно, синтезувати органічні речовини. Для відновлення вуглекислого газу треба мати постійне надходження високоенергетичних електронів. У процесі дихання такі електрони надходять з органічних речовин, але таке джерело не придатне для фотосинтезу. Тому зелені рослини використовують зовсім інше джерело електронів — воду.

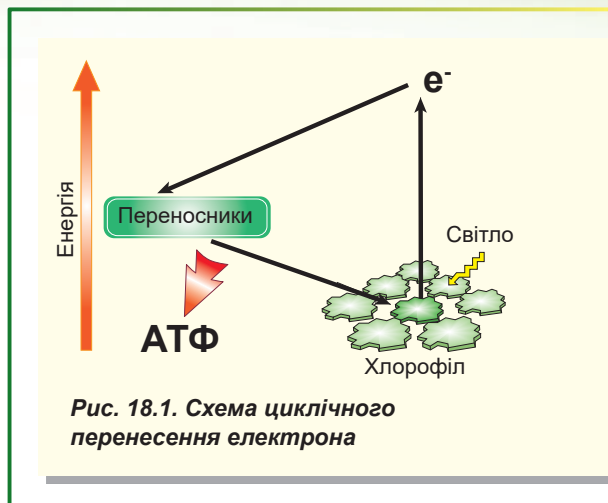


Рис. 18.1. Схема циклічного перенесення електрона

¹ Фотон — елементарна частинка, квант світла.

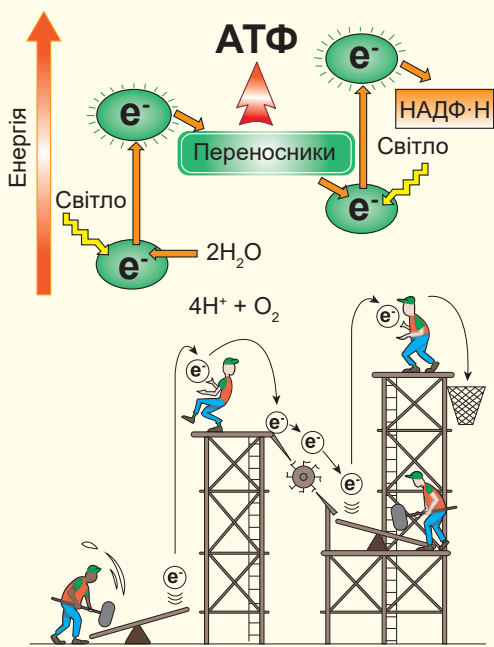


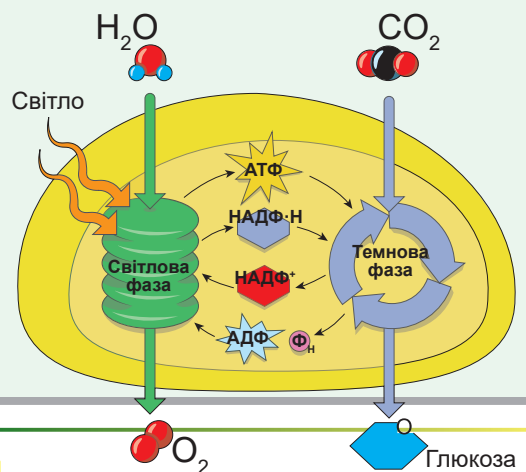
Рис. 18.2. Схема нециклічного перенесення електронів (Z-схема)

Здавалося б, використовувати воду як донор електронів — невдячна справа. Енергія електрона в молекулі води настільки низька, що його просто не можна використовувати для відновлення вуглекислого газу. Проте не варто забувати, що рослини мають здатність підвищувати енергію електрона шляхом поглинання енергії світла. Електрон, відірваний від молекули води під час її фотолізу, потрапляє на молекулу хлорофілу. Поглинувши енергію сонячного світла, електрон від молекули хлорофілу підіймається «вгору» енергетичними сходами. Однак і такої енергії виявляється недостатньо, аби відновити молекулу вуглекислого газу. Трохи помандрувавши по ЕТЛ і виконавши невеличку роботу у вигляді перекачування протонів, «не до кінця виснажений» електрон потрапляє на іншу молекулу хлорофілу й знову поглинає фотон світла. Тож електрон уже має достатньо енергії для відновлення вуглекислого газу. Цей електрон з'єднується з протоном, що призводить до утворення атома Гідрогену, який одразу ж виявляється зв'язаним із переносником, у цьому випадку — НАДФ⁺.

Водень на переноснику буде використаний у подальшому для відновлення вуглекислого газу. Описану схему функціонування ЕТЛ називають **нециклічним перенесенням електрона**, або **Z-схемою** (рис. 18.2).

Отже, у процесі світлозалежних реакцій фотосинтезу електрон відривається від молекули води. Він поглинає енергію світла та починає свій рух по електронтранспортному ланцюгу хлоропласта. При цьому він може використовувати свою енергію або для перекачування протонів крізь мембрану, що приведе в результаті до синтезу АТФ, або об'єднатися з протоном з утворенням атома Гідрогену, який може бути використаний для відновлення вуглекислого газу. Сукупність усіх процесів в ЕТЛ хлоропласта називають **світловою фазою фотосинтезу**. АТФ і водень (на переноснику НАДФ⁺), що утворилися під час цієї фази, будуть залучені до захопливої послідовності реакцій, що має назву **темнова фаза фотосинтезу**. У її результаті з вуглекислого газу утворюються органічні молекули (рис. 18.3). Темнова фаза фотосинтезу починається з фіксації вуглекислого газу, який залуча-

Рис. 18.3. Світлова і темнова фази фотосинтезу



ється до циклу реакцій, що веде до утворення глюкози. Вуглекислий газ у цьому циклі відновлюється Гідрогеном із води (Гідроген доставляється на переноснику НАДФ⁺). Назви «світлова» та «темнова» фази фотосинтезу часто вводять в оману. Основна відмінність їх у тому, що процеси світлової фази безпосередньо залежать від світла. Однак обидві фази фотосинтезу відбуваються на світлі, оскільки темнова фаза потребує продуктів світлової фази. Крім того, активність багатьох ферментів темної фази побічно регулюється світлом, і в темряві вони перебувають у неактивному стані. Під промінням ранішнього сонця ЕТЛ хлоропласта починає поступово насичуватися електронами. Далі активуються ферменти темної фази, які використовують вуглекислий газ і продукти світлової фази фотосинтезу та починають виробляти органіку.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1** Відсутність води на Марсі, ймовірно, пов'язана з
A відсутністю там життя **Б** відсутністю там озонового шару
В наявністю там великої кількості атомів Феруму
Г червоним кольором ґрунту **Д** низькою температурою
- 2** Без електронтранспортного ланцюга хлоропластів рослини зможуть
A отримувати енергію від світла **Б** розщеплювати воду
В утворювати кисень **Г** утворювати АТФ **Д** дихати
- 3** До причин, через які ферменти темної фази фотосинтезу погано функціонують уночі, належать
A 1 — світлова фаза постачає замало речовин, із якими вони працюють;
2 — вони неактивні
Б 1 — світлова фаза постачає замало речовин, із якими вони працюють;
2 — вони занадто активні
В 1 — світлова фаза постачає забагато речовин, із якими вони працюють;
2 — вони неактивні
Г 1 — світлова фаза постачає забагато речовин, із якими вони працюють;
2 — вони занадто активні
Д 1 — світлова фаза постачає замало речовин, із якими вони працюють;
2 — вони не утворюються в темряві
- 4** Циклічне перенесення електрона вигідніше від нециклічного, оскільки
A для нього не потрібне світло
Б під час нього відбувається перенесення протонів крізь мембрану
В для нього потрібно дві молекули хлорофілу
Г завдяки йому потім утворюються молекули АТФ
Д для нього не потрібно постійного поповнення запасу електронів

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 5** Який вигляд мала б Земля, якби оксигенний фотосинтез не виник у процесі еволюції?
- 6** Що спільного в процесах дихання в мітохондріях та фотосинтезу в хлоропластах?

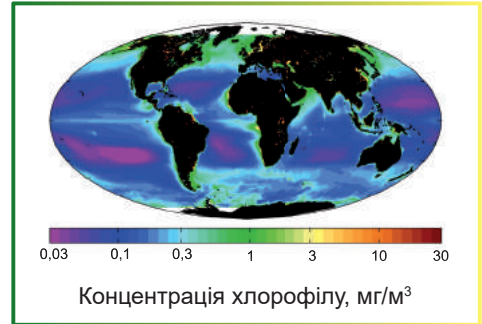
7 Із якої речовини та під час якого процесу утворюється кисень під час фотосинтезу? Чи можливий фотосинтез без його утворення?

8 Яким чином Карбон вилучається з колообігу в природі? Як людство змінює стан цього «вилученого» Карбону?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

9 Розглянь карту розподілу хлорофілу в гідросфері. Знайди ділянки особливо багаті на хлорофіл. Чому саме в цих місцях вода багата на зелені рослини із хлорофілом?

10 У деяких рослин колір листя влітку не зелений, а червоний, жовтий або фіолетовий. Чи свідчить це про відсутність хлорофілу в листках? Що зумовлює такий «дивний» колір листя?



Дізнайся самостійно та розкажи іншим

11 Незважаючи на всю свою корисність, у момент виникнення 2,3 млн років тому оксигенний фотосинтез призвів до кисневої катастрофи та докорінного перевороту в біосфері. Чому поява кисню стала катастрофою і як це змінило біосферу?

12 Створення ефективного штучного фотосинтезу значною мірою допомогло б людству отримати необхідні для харчування продукти «із сонячного світла». Які кроки вже зроблено на шляху його створення й чи далеко до успіху?

Проект для дружньої компанії

13 Утворення крохмалю в листку під час фотосинтезу.

- 1) Залиште кімнатну рослину в темряві на кілька днів, аби запаси крохмалю в листку вичерпалися.
- 2) Накрийте частину листка непрозорим папером або фольгою й поставте рослину на яскраве світло.
- 3) За кілька годин зріжте листок, зніміть папір чи фольгу й опустіть листок на кілька хвилин у кип'яток, а потім у гарячу горілку чи спирт.
- 4) Промийте листок водою та змастіть розчином йоду.
- 5) Сфотографуйте результат, продемонструйте фото на уроці та поясніть, чому листок зафарбувався йодом саме таким чином.

14 Вплив світла на інтенсивність фотосинтезу.

- 1) Помістіть приблизно в однакових кількостях елодею чи нитчасті водорості у дві склянки, заповнені водою з природного джерела.
- 2) Накрийте рослини невеличкою перевернутою догори дном склянкою меншого розміру так, аби всі організми опинилися під склянкою, а вгорі залишився невеличкий запас повітря.
- 3) Позначте рівень води в обох пробах.
- 4) Одну пробу поставте на світло, а другу накрийте непрозорою тканиною.
- 5) За кілька днів порівняйте рівень води у пробах.
- 6) Опишіть на уроці отримані результати та поясніть, чому рівень води в склянках відрізняється.

§ 19. Хемосинтез

Фотосинтез — не єдиний природний спосіб синтезу органічних речовин із неорганічних

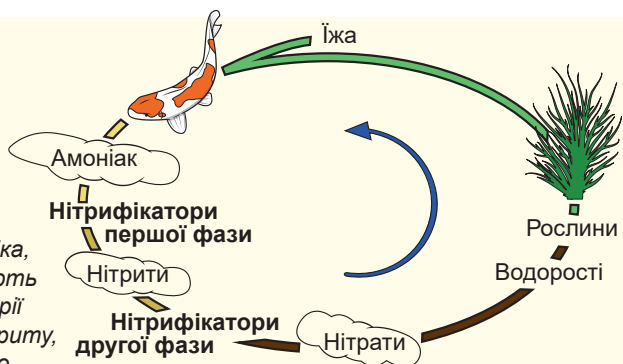
У попередньому параграфі ми розглянули, як зелені рослини використовують енергію сонячного світла для отримання водню з води. Потім цей водень використовується для відновлення вуглекислого газу та синтезу органічних сполук. Такий процес називають **фотосинтезом**. Проте в біосфері є ще й інший спосіб синтезу органічних сполук, що не залежить безпосередньо від енергії сонячного світла. Водень для відновлення вуглекислого газу можна отримувати й від різних неорганічних молекул, проте для цього потрібен досить потужний окисник. Таким окисником є кисень. Живі організми (хемоавтотрофи) здатні окиснювати неорганічні сполуки (наприклад амоніак, сірководень, сульфідиди, сполуки двовалентного Феруму тощо) киснем і використовувати виділені в цих процесах електрони та водень для відновлення вуглекислого газу. Такий процес називають **хемосинтезом**. Так само, як і у випадку із зеленими рослинами, частина енергії від окиснення використовується для синтезу АТФ. Такий варіант отримання енергії властивий лише прокариотам. Саме ж явище хемосинтезу в 1887 році відкрив **Сергій Виноградський**.

Нітрифікувальні бактерії — звичайні хемотрофи

Одними з найпоширеніших хемоавтотрофних мікроорганізмів є ґрунтові **нітрифікувальні бактерії**. Саме ці бактерії відкрив Виноградський, зазначивши, що вони здатні зростати в середовищі з солями амонію¹ за повної відсутності органічних речовин, тобто є автотрофними організмами. До цього вважалося, що автотрофність властива лише фотосинтезуючим організмам, таким як рослини та водорості. Відкриття хемоавтотрофних нітрифікувальних бактерій змінило уяв-

Рис. 19.1. Цикл нітрифікації

Тварини в процесі своєї життєдіяльності виробляють нітрогеномісні речовини, які в підсумку розкладаються до амоніаку та солей амонію. Ще одним їхнім джерелом є органіка, яка гниє. Рослини погано засвоюють амоніак. А нітрифікувальні бактерії спочатку окиснюють його до нітриту, а потім до нітрату. Нітрат легко засвоюється рослинами та знову відновлюється до аміногруп амінокислот. Рослини слугують їжею тваринам, у такий спосіб цикл нітрифікації замикається.

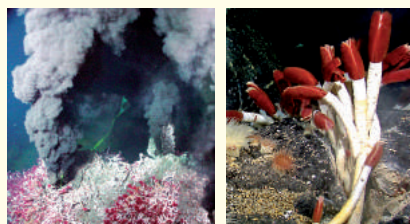


¹ Солі амонію — солі, що утворюються в реакціях амоніаку з кислотами, наприклад, амоній хлорид NH_4Cl .

лення про живу природу. Нітрифікувальні бактерії — це мікроорганізми з різноманітною зовнішньою будовою, що беруть участь в утилізації амоніаку, який утворюється в процесі розпаду органічних сполук, які містять Нітроген. Нітрифікувальні бактерії поділяють на дві групи: так звані нітрифікатори першої фази забезпечують окиснення амоніаку киснем до нітритної кислоти (HNO_2 , точніше до її солей — нітритів), а нітрифікатори другої фази окиснюють нітритну кислоту киснем до нітратної кислоти (HNO_3 , точніше до її солей — нітратів). Нітрифікувальні бактерії відіграють дуже важливу роль у ґрунтовій спільноті організмів: вони переводять амоніак і солі амонію, що утворюються в процесі гниття органіки, у легкодоступну для рослин форму (рис. 19.1). Очевидно, для здійснення нормальної нітрифікації необхідна наявність кисню в ґрунті. Тому розпушування ґрунту потрібне для підвищення його природної родючості.

Сіркобактерії чорних курців — автотрофи в повній темряві

Екосистеми надзвичайно різноманітні. Ми з вами звикли до екосистем, у яких первинна продукція¹ створюється фотосинтезувальними організмами. Однак у біосфері є екосистеми, у яких практично вся первинна біомаса створюється хемосинтезувальними бактеріями. Ідеться про глибоководні екосистеми, що розвиваються довкола чорних курців (рис. 19.2, А). Чорні курці — це гідротермальні джерела, що розташовані на глибині понад 2500 метрів у районах серединно-океанічних хребтів. Із них у воду вириваються потоки високомінералізованої, багатой на сірководень, розігрітої до 350 °С води під тиском у кількисот атмосфер. Вражає, але такі ділянки океанічного дна густо населені живими організмами. Неподалік від чорного курця мешкають ракоподібні, риби, молюски, гігантські двометрові черви. Щільність живих організмів навколо чорних курців у десятки тисяч разів вища, ніж на інших ділянках океанічного дна. Можна сказати, що це свого роду глибоководні оази життя. Проте світло не проникає до цих екосистем, а отже, у них немає фотосинтезувальних організмів². Більшість тварин на дні океанів існують завдяки «дощу» з відмерлої органіки, що падає з вищих шарів океану. Але екосистеми чорних курців здатні самостійно виробляти органічні сполуки за допомогою хемоавтотрофних бактерій, що населяють ці ділянки океану. Такі бактерії належать до групи **сіркобактерій**: вони окиснюють сірководень, що виділяється з гідротермальних джерел, киснем морської води спочатку до сірки, а потім — до сульфатної (H_2SO_4) кислоти.



А

Б

Рис. 19.2. Екосистеми глибоководних гідротермальних джерел

А. Загальний вигляд екосистеми: видно чорні клуби сольового розчину, що виривається із жерла курця, а також численних погонофорів, які оселилися неподалік. **Б.** Із трубок погонофор виступають щупальця, насичені кров'ю, багату на гемоглобін.

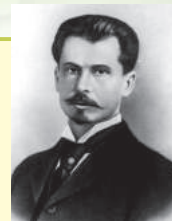


1 Первинна продукція — це продукція автотрофних організмів (фотоавтотрофів, хемоавтотрофів).

2 Це, відверто кажучи, неправда. Чорні курці випромінюють слабе світло, яке використовують деякі бактерії для фотосинтезу. Проте інтенсивність цього процесу вкрай низька.

Сергій Виноградський

Народився 1856 року в Києві. Освіту здобув у Санкт-Петербурзькому університеті, згодом працював у Швейцарії та Франції. Діяльність Сергія Виноградського як ученого пов'язана з мікробіологією. Світову славу йому принесли відкриття хемосинтезу в сіркобактерій і нітрифікувальних бактерій, а також азотфіксувальних бактерій. Крім цього, учений займався епідеміологією та ґрунтознавством. Один із його учнів — Данило Заболотний — став засновником української мікробіології та епідеміології, був президентом Всеукраїнської академії наук у 1928–1929 роках. Помер Сергій Виноградський 1953 року в Парижі.




У такий спосіб вони отримують енергію та здійснюють фіксацію вуглекислого газу. Органіка, що утворюється, надходить до екосистеми. Деякі бактерії живуть самотійно, а інші — вступають у симбіотичні відносини з тваринами, що населяють чорного курця. Найбільш вражаючим є симбіоз із **погонофорами** — гігантськими червами, що живуть у трубках біля жерла гідротермального джерела (рис. 19.2, Б). У дорослих червів повністю відсутній травний тракт, а його залишки утворюють спеціальний орган, населений сіркобактеріями. Сіркобактерії створюють органічні речовини, а вже ними харчуються черви. Погонофори вирізняються яскраво-червоними зябрами, що висувуються з трубок: їхня кров багата на гемоглобін, що постачає кисень не тільки тканинам черва, а й сіркобактеріям, яким він потрібний для здійснення хемосинтезу. Крім того, гемоглобін переносить сірководень для сіркобактерій.

Часто можна почути твердження, що екосистеми глибоководних гідротермальних джерел є незалежними від сонячного світла. Це твердження помилкове. Справді, синтез органічних сполук у цих екосистемах здійснюється завдяки хемосинтезу, а не фотосинтезу. Проте для здійснення хемосинтезу потрібен кисень, що утворюється на Землі завдяки діяльності фотосинтезувальних організмів. Таким чином, саме завдяки енергії Сонця до біосфери постійно надходить кисень. Кисень насичує морську воду й із глибоководними течіями досягає гідротермальних джерел. І вже там, завдяки діяльності сіркобактерій, окиснює сірководень. Це й стає джерелом енергії, потрібної для синтезу органічних сполук. Тому існування глибоководних екосистем чорних курців не можна уявити без фотосинтезу на поверхні планети.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 3-поміж названих організмів хемосинтез здійснює
А погонофора
Б устриця
В молочнокисла бактерія
Г сіркобактерія
Д туберкульозна паличка
- Нітрифікувальні бактерії для утворення органічних сполук використовують
А нітрати **Б** кисень **В** вуглекислий газ **Г** воду **Д** азот

- 
- 3** Автотрофність нітрифікувальних бактерій доводить така характеристика
А здатність використовувати амоніак
Б здатність поглинати кисень
В складки мембрани в клітині
Г здатність жити в середовищі без органічних речовин
Д здатність жити в середовищі із солями амонію
- 4** Для хемосинтезу сіркобактеріям потрібні такі речовини
А сірководень і кисень
Б сульфатна кислота й кисень
В органічні речовини та сірководень
Г сірка та сульфатна кислота
Д сірководень та сульфатна кислота
- 5** Джерелом кисню для сіркобактерій, що живуть у погнофорі, є
А чорний курець
Б оксигенний фотосинтез
В дихання тварин
Г органічні речовини, які поглинає погнофора
Д сульфатна кислота

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Промислові стоки можна очищувати за допомогою хемосинтезувальних організмів. Які речовини можна видалити зі стоків завдяки хемосинтетикам?
- 7** Як зміниться склад ґрунту, якщо в ньому вимруть усі нітрифікувальні бактерії? Який наслідок це матиме для рослин?
- 8** Якими речовинами обмінюються погнофори із сіркобактеріями, що живуть у них? Чи можливе окреме існування цих організмів?
- 9** Чому переорювання землі після збирання врожаю поліпшує ріст сільськогосподарських культур наступного посіву?
- 10** Порівняйте фотосинтез і хемосинтез. У чому ці процеси схожі, а в чому відмінні?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Завдяки діяльності деяких хемосинтезувальних бактерій утворилися поклади корисних копалин. Які бактерії за які копалини «відповідальні» і які умови потрібні для формування покладів?
- 12** Багато хемосинтезувальних організмів поширені насамперед у місцях з екстремальними умовами: на дні моря, у безкисневих, висококислотних чи надто гарячих водоймах. Чому в тих куточках, де життя не вирізняється різноманітністю, опинилися саме хемосинтетики?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** За однією з гіпотез, життя на Землі виникло саме в чорних курцях, і першим способом харчування був саме хемосинтез. На яких доказах ґрунтується ця гіпотеза?
- 14** Уважається, що колообіг багатьох хімічних елементів неможливий без хемосинтетиків. Які наслідки для планети та існування людства матиме зникнення хемосинтезувальних організмів?

§ 20. Принципи синтетичних процесів

Організми характеризуються великим набором специфічних молекул — полімерів

У першому розділі підручника ми розглянули різноманіття молекул, які є в живих організмах. Як ми з'ясували, найбільше розмаїття властиве великим полімерним молекулам, таким як білки, полісахариди та нуклеїнові кислоти. Кишкова паличка має приблизно 5 тисяч різних білків, людина — 60 тисяч. При цьому білки, що виконують однакову функцію, у різних організмах теж різняться. Так, послідовність амінокислотних залишків у гемоглобіні миші відрізняється від послідовності амінокислотних залишків у гемоглобіні людини. Отже, це різні молекули. Ба більше: спостерігається внутрішньовидове різноманіття білків. Так, у людей є два варіанти глікофору А — основного білка, що вкриває поверхню еритроцитів — червоних кров'яних тілець. Амінокислотні ланцюги цих двох варіантів, які називають М і N, відрізняються один від одного лише за двома позиціями. Одні люди мають тільки М-форму глікофору А, інші — тільки N-форму, а треті — обидві форми. Різні форми глікофору А визначають різні групи крові¹. Біополімери характеризуються великим різноманіттям у межах одного організму, а враховуючи внутрішньо-та міжвидові відмінності, їхнє сумарне різноманіття в біосфері просто безмежне.

Полімери складаються з порівняно невеликої кількості мономерів

Незважаючи на велику різноманітність біополімерів у живій природі, усі вони побудовані з доволі обмеженої кількості мономерних ланок. Так, усе різноманіття білків утворюється всього з трохи більше ніж 20 амінокислот (для людини — з 21 амінокислоти)². Усі амінокислоти з цього набору є й у людини, і в карася, і в соняшника, і в мухомора. При цьому необов'язково, щоб ці амінокислоти синтезувалися в усіх організмах. Так, ані людина, ані миша не здатні синтезувати незамінну амінокислоту фенілаланін, але отримують її в достатній кількості з їжею. Звісно, із правила «універсальності мономерних ланок» є винятки. Так, деякі прокаріотичні організми, що населяють рубець жуйних тварин, мають додаткову амінокислоту, яку можуть використовувати для побудови своїх білків³. Водночас у них немає однієї з «еукаріотичних» амінокислот⁴. Виходить, що їхні білки теж будуються з 21-ї мономерної ланки, проте цей набір не збігається повністю з тим, який є в еукаріотів.

Із полісахаридами ще складніше. Різноманіття мономерних ланок, які можуть входити до складу ланцюгів, у рослин у кілька разів перевищує таке різноманіття у тварин. Однак мономери неоднаково поширені серед різних видів рослин. Багатоманіття ланок, із яких складаються оліго- та полісахариди, дещо більше, ніж

1 Насправді М- та N-форми глікофору А різняться не тільки амінокислотними послідовностями, а й вуглеводами, що ковалентно прикріплені до білка. При цьому вуглеводний компонент становить 60 % від маси молекули. Із цим і пов'язана назва глікофору, яка перекладається як «той, що несе солодке». Відмінності у вуглеводному компоненті визначаються саме цими незначними відмінностями в послідовностях амінокислотних ланцюгів.

2 Як ми вже зазначали раніше, деякі амінокислотні залишки хімічно модифікуються, коли вони вже ввійшли до складу білкових ланцюгів. Таким чином, правильніше сказати, що все різноманіття білкових молекул створюється з кількох десятків амінокислотних залишків.

3 Ідеться про пірролізин.

4 Ідеться про селеноцистеїн.

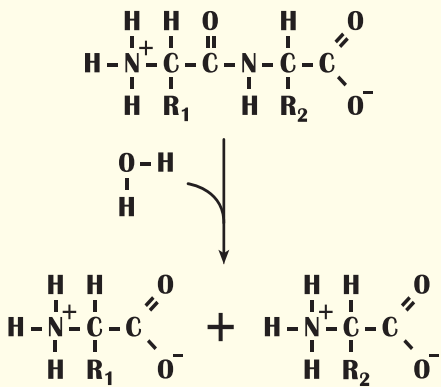


Рис. 20.1. Розщеплення дипептиду до амінокислот

у білків, проте й воно обмежується кількома десятками. Таким чином, усе розмаїття великих молекул виникає завдяки різним комбінаціям обмеженої кількості мономерних ланок. Це стосується білків, оліго- та полісахаридів і нуклеїнових кислот.

Міжвидові відмінності зумовлені різницею в біополімерах

Повернімося до різноманіття білкових молекул. Як ми вже зазначали, основою для утворення всіх білків у живій природі слугує набір із трохи більше ніж 20 амінокислот. Із того самого набору амінокислот будуватимуться білки миші, ромашки та мухомора. При цьому набори білків у цих організмах дуже різняться. А крім того, частина білків ромашки не має подібних серед білків людини, і навпаки.

Можна зробити висновок, що з обмеженої кількості універсальних малих молекул формується дуже багато видоспецифічних великих біополімерів. Тому можна стверджувати, що набір мономерних ланок для побудови біополімерів доволі обмежений. Кожен організм має в собі значну частину цього набору (деякі відмінності, як ми з'ясували, є), але більшість міжвидових відмінностей у хімічному складі організмів ґрунтується на різноманітті біополімерів. Багато біополімерів є видоспецифічними, оскільки утворюються з мономерів відповідно до генетичних програм організмів.

Для побудови полімерів потрібна енергія

Як ми вже з'ясували в попередніх параграфах, під час травлення відбувається розщеплення полімерних молекул до мономерів. Цей процес не потребує енергії, тобто відбувається мимовільно. Травні ферменти лише прискорюють це розщеплення. Логічно припустити, що зворотний процес синтезу полімерів із мономерних ланок має відбуватися з витратами енергії. Проте синтез полімеру аж ніяк не є простим оберненням розщеплення. На рисунку 20.1 зображено реакцію розщеплення короткого ланцюга з двох амінокислот (дипептиду) на окремі мономерні ланки. Зворотна реакція неможлива, оскільки амінокислоти не мають достатньої енергії для того, аби об'єднатися в ланцюжок. Для цього потрібно додаткове зовнішнє джерело енергії.

Зазвичай джерелом енергії для синтезу полімеру є АТФ. Але розпад АТФ та об'єднання мономерних ланок у полімер ніколи не здійснює один фермент. Ці реакції відокремлені в просторі й часі. Спочатку відбувається утворення з мономеру (наприклад, амінокислоти чи моносахариду) високоенергетичного попередника завдяки енергії АТФ. І лише потім ці високоенергетичні попередники об'єднуються один з одним й утворюють полімер.

Таким чином, **безпосередні субстрати для синтезу полімеру завжди відрізняються від продуктів його розщеплення.** Докладніше про деякі біосинтетичні процеси йтиметься далі.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1** У людини при серпуватоклітинній анемії в молекулі нормального гемоглобіну відбувається заміна одного залишку амінокислоти на інший, що робить гемоглобін гірше розчинним, а еритроцити — серпуватими. Цей приклад ілюструє вплив
- A** складу на будову білка
B будови на склад білка
D кількості амінокислот на їх набір
- B** якісного складу на кількісний
Г кількісного складу на якісний
- 2** Білки клітин дуба, ведмедя та людини
- A** однакові
B складаються з однакових послідовностей залишків амінокислот
B складаються з однакових залишків амінокислот
Г мають різні принципи побудови
D мають однакову масу
- 3** Різноманіття мономерів полісахаридів
- A** однакове у тварин і рослин
B більше у тварин, ніж у рослин
B менше у тварин, ніж у рослин
Г є у тварин і немає у рослин
D немає у тварин і є у рослин

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

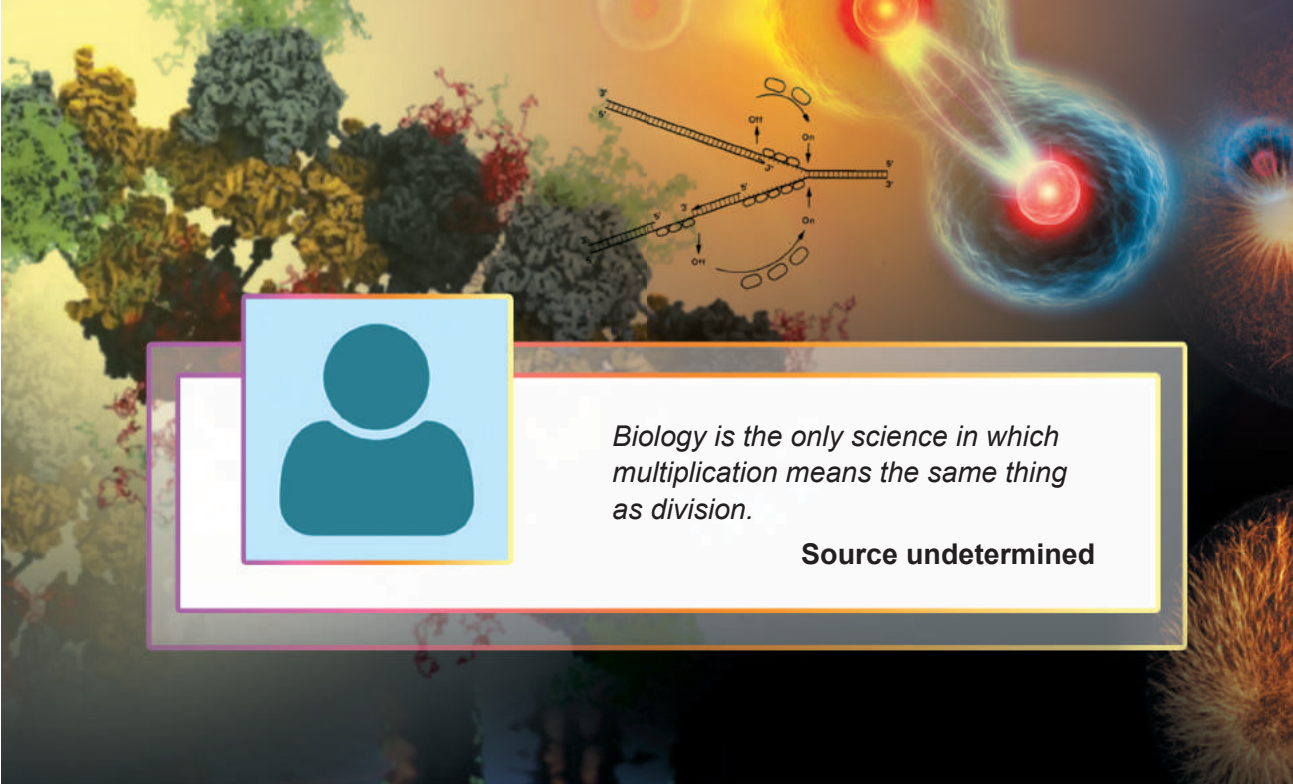
- 4** Чому саме біополімери є найрізноманітнішими сполуками в живій природі?
- 5** Назвіть усі можливі причини різноманіття білків у природі.
- 6** Чому не можна синтезувати білок безпосередньо з амінокислот? Як їх треба модифікувати, аби вони змогли утворити біополімер?
- 7** Як би ви сформулювали правило універсальності мономерних ланок? Які мономерні ланки та яких біополімерів можна вважати універсальними?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 8** Найрізноманітнішою групою білків людини є захисні білки — імуноглобуліни. Чому вони мають бути такими різними? Завдяки чому досягається таке різноманіття?
- 9** Деякі ферменти в клітині бувають у двох чи більше модифікованих станах: із фосфатною групою або без неї, із вуглеводним ланцюгом або без нього тощо. При цьому вони можуть переходити з одного стану в інший упродовж життя клітини. Навіщо потрібні такі модифікації та як клітина їх здійснює?

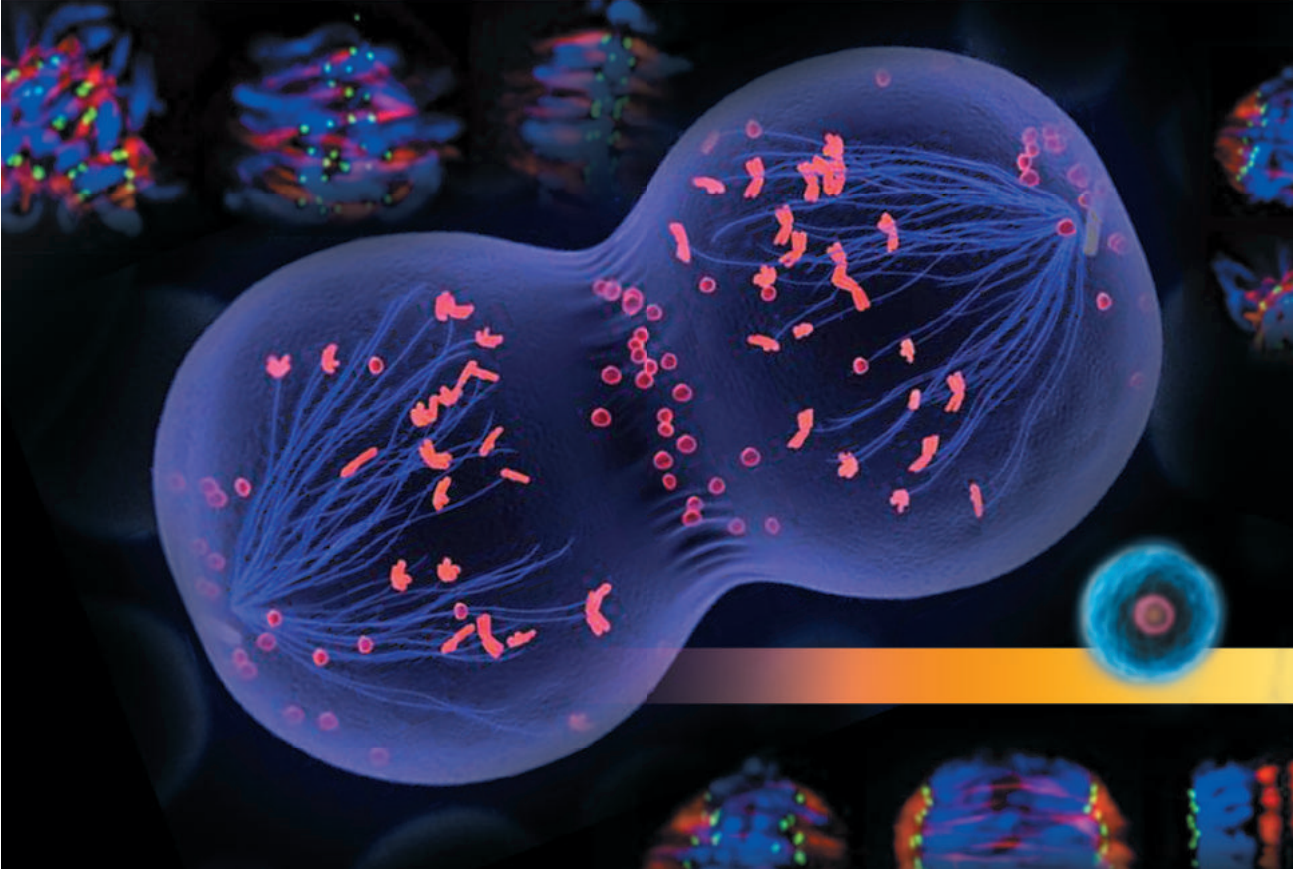
Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 10** Деякі види білків у всіх організмів одного виду різні. Навіщо така особливість організмів? Як це враховує наука трансплантологія?



Biology is the only science in which multiplication means the same thing as division.

Source undetermined





Walther Flemming

РОЗДІЛ 4

Збереження та реалізація спадкової інформації

§ 21. Подвоєння ДНК

ДНК — носій спадкової інформації, записаної в послідовності нуклеотидів

Як ви вже знаєте, носієм інформації про розвиток, будову, функціонування живого організму є молекула ДНК. Ця молекула є лінійним полімером — полінуклеотидом у вигляді ланцюга з нуклеотидних ланок. Загалом у цьому ланцюгу містяться нуклеотиди з нітрогеновмісними основами чотирьох типів: **аденином (А)**, **гуаніном (Г)**, **цитозиним (Ц)** та **тиміном (Т)**¹. Ці нуклеотиди чергуються один з одним, і в послідовності їхнього з'єднання зашифровано текст — програму, за якою будується та працює живий організм. У цьому розділі ми будемо обговорювати, як цю програму, записану в послідовності нуклеотидів ДНК, виконує клітина. Та живим організмам недостатньо мати надійного зберігача інформації. Важливо, щоб цю інформацію можна було копіювати та передавати нащадкам.

Подвійна спіраль — основа напівконсервативного принципу реплікації

Багато людей, навіть далеких від біології, знають, який приблизно має вигляд молекула ДНК: це комплекс із двох переплетених ланцюгів — подвійна спіраль. Справді, майже увесь час молекула ДНК перебуває в такому комплексі². При цьому полінуклеотидні ланцюги не ідентичні один одному. Навпроти залишку аденіну (А) одного ланцюга розташований залишок тиміну (Т) другого ланцюга, навпроти залишку гуаніну (Г) — залишок цитозину (Ц). Це і є розглянутий нами раніше **принцип комплементарності**. У будові ДНК криється ключ до механізму її копіювання. Цей процес називають **реплікацією**. Молекула ДНК спочатку розплітається: ланцюги відокремлюються один від одного, формуючи одноланцюгові ділянки. Потім завдяки роботі ферментативних систем клітини навпроти кожного з ланцюгів, що вийшли з вихідної — материнської — молекули ДНК, формуються дочірні ланцюги за принципом комплементарності. Так виникає дві ідентичні одна одній дволанцюгові спіральні молекули ДНК. У кожній із них один ланцюг нуклеотидів дістався від материнської молекули ДНК, а другий був синтезований наново. Такий механізм реплікації називають **напівконсервативним**: кожна молекула ДНК містить новий і старий (консервативний) ланцюги (рис. 21.1).

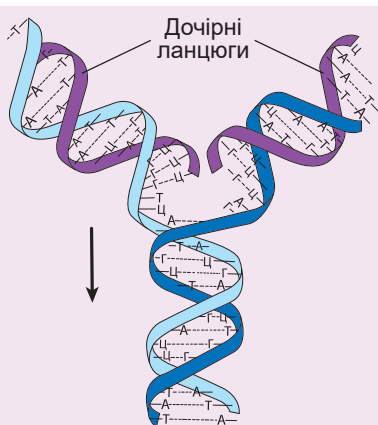


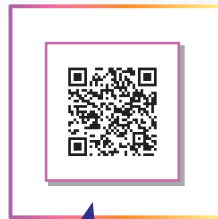
Рис. 21.1. Реплікація ДНК

Стрілка вказує напрямк реплікації.

- 1 Багато нуклеотидів зазнають модифікацій, особливо в еукаріотичних організмів. Однак ці модифікації відбуваються вже після того, як нуклеотиди ввійдуть до ланцюга ДНК. Тут простежується певна паралель із білками.
- 2 Винятками є деякі віруси, такі як аденоасоційований вірус, ДНК якого в складі вірусної частинки перебуває в одноланцюговій формі. Однак у процесі життєвого циклу вірусу вона стає дволанцюговою.

Найважливіший фермент реплікації — ДНК-полімераза

Реплікація ДНК здійснюється складним комплексом білків-ферментів і перебуває під жорстким контролем із боку клітини. Одні білки беруть участь у розплітанні дволанцюгового комплексу, інші — стабілізують одноланцюгові ділянки, треті — беруть участь у синтезі нових ланцюгів ДНК. Вивчити, як працює реплікативна машина, ви можете, [переглянувши відео за посиланням](#).....



Основний фермент, що бере участь у реплікації ДНК, — **ДНК-полімераза**. ДНК-полімераза забезпечує приєднання нових нуклеотидів до ланцюгів ДНК, що зростають. Нуклеотиди, які приєднуються до ланцюга ДНК, що росте, містять три послідовно з'єднані залишки ортофосфатної кислоти, як і молекула АТФ¹. У процесі приєднання нуклеотиду до ланцюга від нуклеотиду відщеплюються два залишки ортофосфатної кислоти. Енергетично це еквівалентно розпаду двох молекул АТФ до АДФ та фосфату. Енергія, що виділяється, використовується, по-перше, для приєднання нуклеотиду до ланцюга, а по-друге, для переміщення ДНК-полімерази вздовж нитки ДНК. Таким чином, ДНК-полімераза є не тільки ферментом біосинтезу ДНК, а й молекулярним мотором, що переміщується нею.

Ділянка ДНК, у якій відбувається процес реплікації, має характерну Y-подібну будову й називається **реплікативною вилкою** (рис. 21.2). Реплікативні вилки виникають тільки в певних ділянках ДНК, які містять послідовності, відповідальні за запуск реплікації. Зазвичай на одній такій ділянці формуються дві вилки, які рухаються в протилежних напрямках, формуючи так звані реплікативні вічка (за схожістю із зовнішнім виглядом вічка). Кількість точок початку реплікації різниться в різних організмів. Так, у хромосомі бактерій є одна точка початку реплікації, а в хромосомах еукаріотів — багато. Це пов'язано з тим, що розмір хромосом еукаріотів у десятки та сотні разів перевищує розмір прокаріотичних хромосом. Для того, щоб прискорити процес копіювання всієї ДНК, реплікація в еукаріотів запускається одразу в кількох місцях. При цьому сусідні вічка в процесі росту зли-

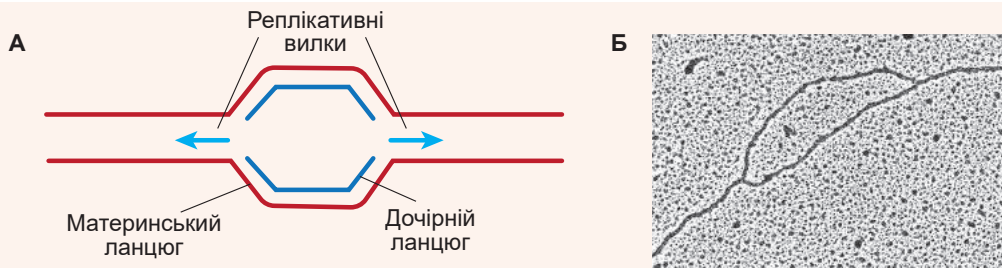


Рис. 21.2. Реплікативна вилка

А. Схема, що зображує дві вилки, які рухаються в протилежних напрямках і формують реплікативне вічко. **Б.** Мікрофотографія.

1 Тільки замість рибози вони містять дезоксирибозу.

ваються одне з одним. Окрім того, кількість точок запуску реплікації різняться навіть у клітинах одного організму. Наприклад, у дорослої плодової мушки (дрозофіли) реплікація всієї ДНК клітини зазвичай триває 8 годин. А в ембріона на ранніх стадіях розвитку реплікація такої самої кількості ДНК закінчується за 30 хвилин. Це досягається не збільшенням швидкості синтезу, а збільшенням кількості точок початку реплікації. Таким чином, у клітині ембріона плодової мушки на одиницю довжини ДНК є більше активних реплікативних вилок, ніж у дорослої мухи. Це дає змогу значно прискорити процес подвоєння ДНК.

ДНК прокариотичної клітини реплікується в цитоплазмі, тоді як в еукаріотів цей процес повністю відбувається в ядрі. До того ж в еукаріотів є ДНК в органелах — мітохондріях і хлоропластах. Реплікація цієї ДНК здійснюється незалежно від ДНК ядра, а ферментативні системи, що беруть участь у цьому процесі, більше нагадують прокариотичні, ніж еукаріотичні. Реплікація ДНК еукаріотів чітко пов'язана з певним періодом у житті клітини та відбувається перед клітинним поділом. Як правило, за проміжок часу між клітинними поділами вся ДНК реплікується тільки один раз.

Реплікація відбувається з помилками

Реплікація ДНК — життєво важливий процес, оскільки вона забезпечує копіювання спадкової інформації та передавання її нащадкам. Від того, наскільки точно здійснюється реплікація, залежить збереження генетичної програми в часі, передавання від покоління до покоління. Проте реплікація неможлива без помилок. ДНК-полімераза приєднує нуклеотиди відповідно до принципу комплементарності, але іноді помиляється у виборі нуклеотиду. Зазвичай вона робить одну помилку на мільярд нуклеотидів. Іноді полімераза «пропускає» нуклеотид, а іноді — вставляє зайвий. Усе це приводить до зміни послідовності нуклеотидів у дочірніх ланцюгах ДНК порівняно з материнською ДНК (рис. 21.3).

Але в клітині є ферментативні системи, що розпізнають ці помилки та виправляють їх. Ці системи називають **системами репарації**¹. Річ у тім, що на тих ділянках ДНК, де є пара некомплементарних нуклеотидів, чи одного нуклеотиду немає, чи один зайвий, виникає порушення класичної дволанцюгової спіральної структури. Такі порушення розпізнаються системами репарації. Ці системи визначають, який ланцюг материнський, а який — дочірній. Це можливо завдяки модифікаціям нуклеотидів: материнський ланцюг ДНК їх містить, натомість у дочірньому вони з'являються ще не встигли. Материнський ланцюг містить «правильну» послідовність нуклеотидів, а дочірній — послідовність «із помилкою». Після цього ферменти репарації видаляють елемент дочірнього ланцюга, що містить помилку, й особлива ДНК-полімераза наново добудовує його.

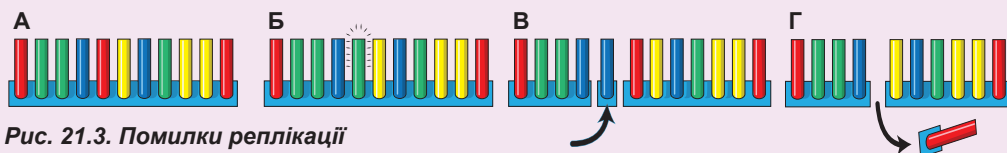


Рис. 21.3. Помилки реплікації

А. Початковий ланцюг. Б. Заміна нуклеотиду. В. Уведення додаткового нуклеотиду. Г. Утрата нуклеотиду.

1 Від латинського *reparatio* — відновлення.

Однак, незважаючи на роботу систем репарації, деякі помилки залишаються непоміченими. Якщо помилка в дочірньому ланцюгу залишиться непоміченою й не буде виправлена, то в наступному циклі реплікації вона закріпиться. У такий спосіб виникає **точкова мутація**.

Помилки, що залишилися, є основою для мінливості

Мутації постійно виникають через помилки реплікації. Незважаючи на досить низьку частоту помилок, а також роботу систем репарації, із часом мутації накопичуються та призводять до змін генетичної інформації. Такі зміни можуть погано позначатися на якості інформації, закодованої в ДНК. Пояснимо сказане на прикладі. Уявімо, що в нас є певний текст, записаний літерами (це не нуклеотиди ДНК, але певна схожість простежується).

ШИШКИНАСОСНІШАШКИНАСТОЛІУСОНІШАШКИУСИМИШИШКИ

Це доволі місткий текст, у якому є інформація про предмети (ШИШКИ, ШАШКИ), їхніх власників (УСОНІ, УСИМИ), місце розташування (НАСОСНІ, НАСТОЛІ). Цей текст переписуватиметься як послідовності ДНК, і в ньому неминуче виникатимуть помилки. Більшість помилок робитимуть цей текст беззмістовним.

ШИШКИНАСОБНІШАШКИНАСТОЛІУСОНІШАШКИУСИМИШИШКИ

ШИШКИНАСОСНІШАШКИНАСТОЛІГСОНІШАШКИУСИМИШИШКИ

ШИШКИНАСОСНІШАШКИНАСТОЛІУЙОНІШАШКИУСИМИШИШКИ

Але періодично виникатимуть помилки, які спричинять появу нових програм.

МИШКИНАСОСНІШАШКИНАСТОЛІУСОНІШАШКИУСИМИШИШКИ

ШИШКИНАСОСНІШАШКИНАСТОЛІУСОНІМАШКИУСИМИШИШКИ

ШИШКИНАСОСНІШАШКИНАСТОЛІУСОНІШАШКИУРИМИШИШКИ

У першому випадку змінюється предмет (МИШКИ), у другому — предмет змінюється на ім'я (МАШКИ), у третьому — власник (УРИМИ). Ці програми вже мають іншу «змістовну» інформацію. Вони можуть закріпитися в процесі еволюції й стати джерелом нових ознак. Інші «беззмістовні» та «шкідливі» програми із часом відкидатимуться. Саме так і відбувається еволюція на молекулярному рівні. Докладніше цей процес ми розглянемо в § 44. Зараз ми зробимо лише два важливі висновки.

1. Мутації ДНК, що виникають у результаті помилок реплікації, а також під впливом інших чинників, є джерелом різноманітності послідовностей ДНК, а отже, і мінливості в популяціях організмів.
2. Мутації можуть сприяти виникненню нової інформації, лише якщо відбувається відбір «змістовних» і «не дуже шкідливих» поєднань нуклеотидів. В іншому разі мутації призводять до втрати генетичної інформації.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 ДНК-полімераза приєднує нуклеотиди до
- А** материнського полінуклеотидного ланцюга
 - Б** дочірнього полінуклеотидного ланцюга
 - В** материнського та дочірнього полінуклеотидних ланцюгів
 - Г** трьох залишків ортофосфатної кислоти
 - Д** реплікативної вилки

§ 22. Транскрипція

РНК — полімер із нуклеотидів

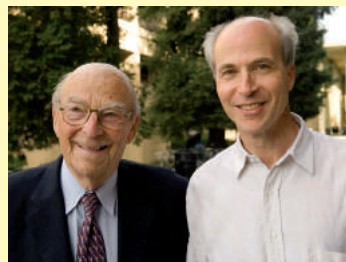
Коли йшлося про нуклеїнові кислоти, ми згадували, що є два типи полінуклеотидів — дезоксирибонуклеїнова кислота (ДНК) та рибонуклеїнова кислота (РНК). В обох випадках це лінійний полімер, що складається з нуклеотидних залишків. Хімічні відмінності між ДНК і РНК полягають у тому, що в нуклеотидах РНК є залишок вуглеводу рибози, а в нуклеотидах ДНК — дезоксирибози. Також відмінності стосуються набору нітрогеновмісних основ, із яких побудовані полімери: у РНК замість тиміну наявний урацил. Однак такі незначні відмінності позначаються на фізико-хімічних властивостях молекул. ДНК стабільніша, менше піддається спонтанним розривам ланцюга та модифікаціям хімічними агентами. Тобто ДНК ідеально підходить на роль надійного зберігача інформації. РНК менш стабільна, але, з другого боку, здатна набувати найрізноманітніших просторових форм, які зазвичай недоступні для ДНК. У ній утворюються петлі, вузли, шпильки, вона формує комплекси з йонами металів. РНК також є каталізатором деяких хімічних реакцій. Таким чином, якщо РНК і програє ДНК за надійністю зберігання інформації, то вона беззаперечно попереду за різноманітністю форм і функцій. Отож з'ясуємо, як молекули РНК утворюються в клітині.

РНК може синтезуватися на матриці ДНК

У попередньому параграфі ми розглянули, як відбувається синтез ДНК. Можна припустити, що синтез РНК відбувається подібним чином. Справді, РНК у клітині утворюється шляхом з'єднання рибонуклеотидів у полімерний ланцюг на матриці ДНК. Цей процес називають **транскрипцією**.

Артур і Роджер Корнберги

Артур Корнберг народився 1918 року в Нью-Йорку в родині переселенців із Галичини. Навчався в Рочестерському університеті. Відомий у світі передусім як дослідник ферментів синтезу нуклеїнових кислот. Він відкрив фермент ДНК-полімерази, також уперше здійснив синтез ДНК і РНК «у пробірці». Саме «за дослідження механізмів біосинтезу рибонуклеїнових та дезоксирибонуклеїнових кислот» у 1959 році був удостоєний Нобелівської премії з фізіології або медицини. Артур Корнберг мав трьох синів. Один із них — Роджер Корнберг — став колегою батька. Він народився 1947 року в Сент-Луїсі (штат Міссурі, США). Навчався в Гарвардському університеті. Цікаво, що Роджер продовжив батькові дослідження синтезу нуклеїнових кислот. Поштовхом до цього могло бути те, що він у 12-річному віці побував у Стокгольмі на церемонії вручення батькові Нобелівської премії. За свої праці Роджер також був нагороджений Нобелівською премією з хімії 2006 року «за дослідження механізму копіювання клітинами генетичної інформації». Артур Корнберг продовжував дослідження до кінця життя (помер учений 2007 року від застуди), а Роджер працює професором Стенфордського університету в США.



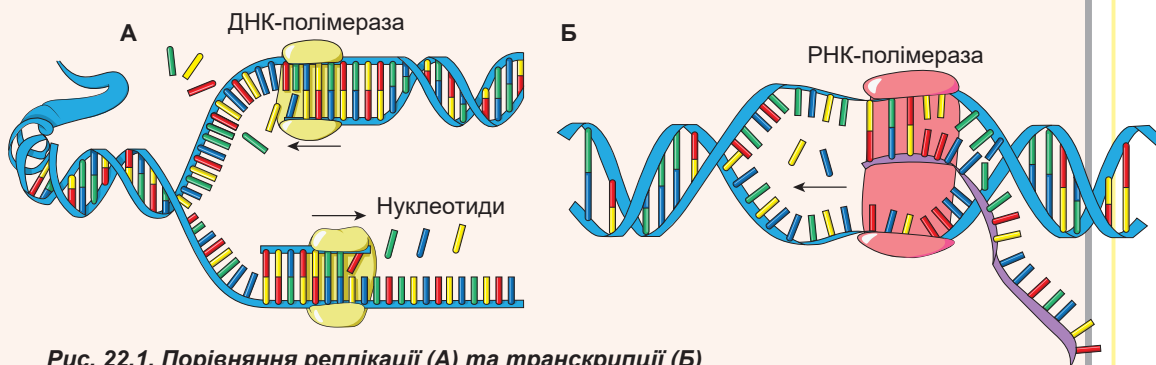


Рис. 22.1. Порівняння реплікації (А) та транскрипції (Б)

Перебіг процесу транскрипції має багато спільного з реплікацією (рис. 22.1). Як і у випадку реплікації, транскрипція починається з розплітання невеличкої ділянки дволанцюгової ДНК. Основний білок, залучений до транскрипції, — **РНК-полімераза**. Як і у випадку з ДНК-полімеразою, РНК-полімераза будуватиме полінуклеотидний ланцюг, але як мономерні ланки використовуватиме рибонуклеотиди. Вони мають таку саму будову, що й дезоксирибонуклеотиди, і містять три послідовно з'єднані залишки ортофосфатної кислоти, приєднані до цукру рибози. РНК-полімераза відщеплює два з них, а енергію, що при цьому виділяється, використовує для включення нуклеотиду до ланцюга, а також для переміщення по ДНК. Цим вона дуже нагадує ДНК-полімеразу. РНК-полімераза будуватиме нитку РНК за принципом комплементарності, лише на місце тиміну ставить урацил. Реалізація принципу комплементарності досягається завдяки тому, що на короткій ділянці, яку займає РНК-полімераза, формується дволанцюговий спіральний комплекс із нитки ДНК та комплементарної нитки ново синтезованої РНК.

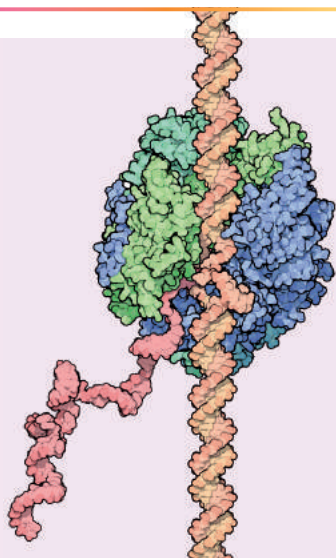


Рис. 22.2. Транскрипція

Молекулярна модель РНК-полімерази, що здійснює транскрипцію.

У процесі реплікації формуються дві реплікативні вилки, які рухаються в протилежних напрямках¹. Під час же транскрипції відбувається синтез РНК **тільки за одним із ланцюгів ДНК і тільки в одному напрямку**². Таким чином, якщо для здійснення реплікації потрібна робота **двох** ДНК-полімераз (по одній на кожну реплікативну вилку), то для здійснення однонапрямленої транскрипції — **лише одної** РНК-полімерази.

- 1 Це так звана двонапрямлена реплікація. Нерідко в природі трапляється й однонапрямлена реплікація, коли працює тільки одна вилка.
- 2 Як показали дослідження останніх років, це правило не завжди виконується, особливо в багатоклітинних еукаріотів, таких як ми з вами. Іноді синтез РНК може відбуватися одночасно за обома ланцюгами ДНК.

Розплетена ділянка ДНК у процесі транскрипції не зростає, а лише пересувається за рухом РНК-полімерази. На виході з РНК-полімерази обидві ділянки одноланцюгової ДНК знову об'єднуються одна з одною до дволанцюгового спірального комплексу (рис. 22.2). Подивитися, як працює еукаріотична РНК-полімераза, ви можете **на відео за посиланням**.



Реплікація припиняється тоді, коли дві реплікативні вилки, що рухаються назустріч одна одній, зустрічаються. У такий спосіб відбувається копіювання всієї ДНК. Щодо транскрипції, то тут ситуація принципово інша. Зазвичай відбувається зчитування невеличкої (кілька тисяч нуклеотидів) ділянки ДНК. Після цього транскрипція припиняється. РНК-полімераза від'єднується від ДНК, відбувається вивільнення синтезованої молекули РНК. Процес припинення транскрипції регулюється клітиною й здійснюється по-різному для різних типів РНК.

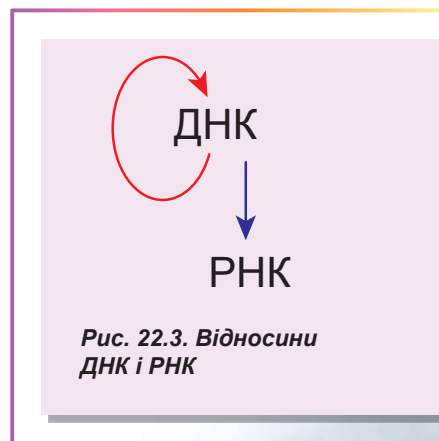
У прокариотів транскрипція відбувається в цитоплазмі, в еукаріотів — лише в ядрі, як і реплікація¹. На відміну від реплікації, яка в еукаріотів пов'язана зі строго визначеним періодом життя клітини, транскрипція тих чи інших ділянок ДНК може відбуватися в різний час. Логічно припустити, що спостерігається певна конкуренція між транскрипцією та реплікацією. Обидва ці процеси можуть відбуватися одночасно. У «боротьбі» перемагає реплікація: якщо реплікативна вилка, що переміщується, стикається з РНК-полімеразою, що рухається їй назустріч, то вона просто скидає останню з ланцюга ДНК. У клітинах, які інтенсивно діляться, а отже, у яких інтенсивно проходить реплікація, транскрипція зазвичай придушена. Це характерно для ранніх стадій розвитку ембріонів тварин: перші поділи зазвичай відбуваються дуже швидко й майже вся ядерна ДНК «зайнята» реплікацією, тож клітинам доводиться обходитися тією РНК, що була синтезована та запасена в яйцеклітині.

Чи справді ДНК «повноцінніша» за РНК?

Клітина містить різні системи для синтезу полінуклеотидів. У § 21 ми розглянули реплікацію — синтез одного ланцюга ДНК на іншому, що здійснюється ферментом ДНК-полімеразою (іноді його ще називають ДНК-залежною ДНК-полімеразою). І як ми з'ясували в цьому параграфі, на ланцюгу ДНК також може відбуватися синтез ланцюга РНК — транскрипція, яка здійснюється ферментом РНК-полімеразою (іноді її називають ДНК-залежною РНК-полімеразою). Отже, відносини між РНК і ДНК виглядають так, як показано на рисунку 22.3.

Виникає несиметрична ситуація: ДНК видається «повноціннішою», оскільки здатна відтворювати себе та ще й слугувати основою для синтезу РНК. А РНК тільки й може, що синтезуватися РНК-полімеразою на нитках ДНК та виконувати свої функції в клітині. Проте вже давно відомо, що ситуація в живій природі набагато симетричніша.

Спочатку було відкрито фермент, здатний синтезувати ланцюг ДНК на ланцюгу РНК. Цей процес назвали **зворотною транскрипцією**, а фермент — **зворотною транскриптазою** (чи РНК-залежною ДНК-полімеразою). Цей фермент є, наприклад, у вірусу імунodefіциту людини (ВІЛ) і потрібний для здійснення його життєвого циклу.



¹ Якщо не враховувати транскрипцію, що відбувається в мітохондріях і хлоропластах.

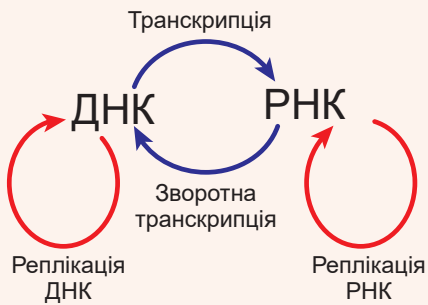


Рис. 22.4. Повна схема відносин ДНК і РНК

Не варто забувати, що зворотна транскриптаза працює й у людей: вона залучена до процесу перебудови ДНК. Пізніше був відкритий фермент, здатний синтезувати ланцюг РНК на іншому ланцюгу РНК, — **РНК-репліказа** (або РНК-залежна РНК-полімераза). Уперше її було виявлено у вірусу поліомієліту, але пізніше — і в багатьох еукаріотів. Виходить, що схема відносин між нуклеїновими кислотами є симетричнішою (рис. 22.4).

Незважаючи на різноманіття цих процесів, у всіх них є спільна властивість: один полінуклеотидний ланцюг синтезується на іншому полінуклеотидному ланцюгу за принципом комплементарності. Це приклад так званого **матричного синтезу** — одна з молекул є матрицею для побудови іншої.

Як ми бачимо, у випадку нуклеїнових кислот реалізуються всі чотири можливі варіанти: ДНК → ДНК, ДНК → РНК, РНК → ДНК та РНК → РНК. Пізніше ми ознайомимось із ще одним прикладом матричного синтезу, але спершу розглянемо безмежну різноманітність РНК, що наявні у клітині.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Після транскрипції ділянка ланцюга ДНК -аденін-гуанін-цитозин-тимін у відповідній РНК матиме вигляд
 - А -гуанін-урацил-аденін-цитозин-
 - Б -аденін-гуанін-цитозин-тимін-
 - В -тимін-цитозин-гуанін-аденін-
 - Г -аденін-гуанін-цитозин-урацил-
 - Д -урацил-цитозин-гуанін-аденін-
- 2 Виберіть характеристики, що відрізняють РНК від ДНК.
 - А виконує більше функцій і менш стабільна
 - Б стабільніша та може набувати більшого різноманіття форм
 - В менш надійно зберігає інформацію та виконує менше функцій
 - Г може набувати меншого різноманіття форм і бере участь у прискоренні хімічних реакцій
 - Д бере участь у прискоренні хімічних реакцій і надійніше зберігає інформацію
- 3 На початкових етапах розвитку зародка транскрипція не відбувається, оскільки
 - А немає потрібних ферментів
 - Б немає ДНК у клітині
 - В немає вільних нуклеотидів
 - Г ДНК зайнята в процесі реплікації
 - Д для роботи РНК-полімерази бракує енергії

- 4** Копіювання інформації з РНК на нову РНК здійснюється
А зворотною транскриптазою
Б ДНК-залежною ДНК-полімеразою
В репліказою
Г РНК-залежною ДНК-полімеразою
Д ДНК-залежною РНК-полімеразою
- 5** Якщо ДНК-полімераза та РНК-полімераза зустрічаються на молекулі ДНК, то
А реплікація й транскрипція припиняються
Б реплікація припиняється й продовжується транскрипція
В реплікація продовжується, а транскрипція припиняється
Г реплікація і транскрипція не перешкоджають одна одній і тривають
Д реплікація перетворюється на транскрипцію

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Схарактеризуйте всі відомі вам відмінності між ДНК і РНК.
- 7** Скільки ланцюгів одночасно синтезуються під час реплікації та транскрипції? Що є причинами цих відмінностей?
- 8** Як на підставі механізмів матричного синтезу пояснити коротшу довжину молекул РНК порівняно з довжиною молекул ДНК?
- 9** Які з чотирьох можливих матричних синтезів нуклеїнових кислот потрібні для передавання ознак нащадкам в еукаріотів і прокаріотів? Поясніть свої міркування.
- 10** У чому полягає матричність синтезу РНК чи ДНК за іншою ДНК? Без яких особливостей будови цих речовин такі матричні синтези були б неможливі?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Навіщо вірусів ВІЛ здійснювати зворотну транскрипцію? Як ця властивість може бути використана для лікування ВІЛ-інфекції?
- 12** Найповніше матричні синтези нуклеїнових кислот використовують віруси. Чому саме в цієї групи істот вони так поширені?
- 13** Деякі РНК-вмісні віруси для розмноження реплікують свою нуклеїнову кислоту, а деякі ні. Чим зумовлені такі відмінності?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 14** Один із видів зворотної транскриптази в деяких клітинах еукаріотів добудовує кінцеві ділянки хромосом — теломери, аби вони не вкорочувалися під час реплікації. Для яких клітин важливий такий процес і як він відбувається? До чого призводить «увімкнення» цього ферменту в усіх клітинах?
- 15** За відкриття багатьох матричних синтезів нуклеїнових кислот учені отримували Нобелівські премії. Хто ці вчені та чому Нобелівський комітет уважав ці відкриття настільки важливими?

§ 23. Типи РНК

Структурна різноманітність РНК — основа функціонального різноманіття

Із двох типів нуклеїнових кислот, що є в клітині, роль носія спадкової інформації дісталася ДНК. Проте РНК, як ми вже неодноразово зазначали, має здатність набувати величезного різноманіття форм. Зазвичай вважається, що ДНК є дволанцюговою спіральною молекулою, натомість РНК має лише один ланцюг, а дволанцюгова структура для неї не характерна. Це не так. Справді, більшість функціональних молекул РНК має у своєму складі тільки один полінуклеотидний ланцюг. Але в межах цього ланцюга можна виявити велику кількість дволанцюгових ділянок (рис. 23.1). Полінуклеотидний ланцюг при цьому вигинається та формує дволанцюгову структуру сам із собою з дотриманням принципу комплементарності. Зазвичай в одній молекулі РНК є кілька дволанцюгових ділянок. Дволанцюгові ділянки дуже важливі, оскільки саме вони визначають форму молекули РНК, а отже, і її функцію. Така велика структурна різноманітність зумовлює різноманіття функцій РНК у клітині.

Матричні РНК синтезуються в ядрі у вигляді попередників, а потім — після дозрівання — прямують до цитоплазми. У матричній РНК закодована амінокислотна послідовність білка. Рибосоми зчитують цю послідовність і синтезують амінокислотні ланцюги білків.

Рибосомальна РНК є основою рибосом, які функціонують у цитоплазмі. Багато рибосом пов'язані з мембраною ендоплазматичного ретикулуму (утворюється шорсткий ендоплазматичний ретикулум). Синтез рибосомальної РНК, як і збирання рибосом, відбувається в ядерці.

Транспортна РНК залучена до біосинтезу білка. Вона бере участь в активації амінокислотних залишків і доставленні їх до рибосоми, що працює. Транспортна РНК утворюється в ядрі, а потім прямує до цитоплазми. Деякі транспортні РНК мітохондрій кодуються ядерною ДНК, а після утворення переміщуються до мітохондрій крізь цитоплазму.

Малі ядерні РНК утворюються та функціонують у ядрі. Вони беруть участь у процесі дозрівання матричної РНК.

Малі ядерцеві РНК беруть участь у дозріванні рибосомальної РНК.

У цитоплазмі міститься велика кількість коротких **цитоплазматичних РНК**, залучених до різних процесів, таких як перенесення білка крізь мембрану, захист клітини від вірусів, регуляція синтезу білка.

У ядрі та цитоплазмі клітини наявні також «загадкові» довгі некодувальні РНК, що виконують регуляторні функції.

Мітохондрії містять власний набір матричних, рибосомальних і транспортних РНК, що утворюються безпосередньо в мітохондріях. Рибосомальні РНК мітохондрій значно відрізняються від закодованих у ядрі та більше нагадують рибосомальні РНК бактерій. Деякі транспортні РНК мітохондрій, як уже було сказано, кодуються в ядрі, а потім потрапляють у мітохондрії.

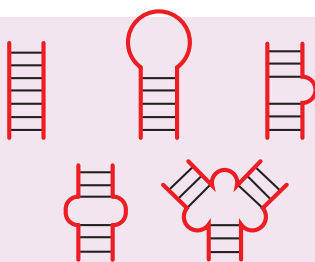


Рис. 23.1.
Різноманітність
елементів будови РНК

Серед величезного різноманіття РНК у клітині треба виокремити три типи, залучені до процесу біосинтезу білка. Це матрична РНК, рибосомальна РНК і транспортна РНК. Ці три типи РНК є абсолютно в усіх живих організмів, оскільки біосинтез білка — процес універсальний для всього живого. Зупинимося докладніше на розгляді будови та функцій цих молекул.

Матрична РНК несе інформацію про будову білкової молекули

Матрична РНК (мРНК) — це довга лінійна молекула, яка несе в собі інформацію про послідовність з'єднання амінокислотних залишків у молекулі білка. У прокаріотів вона утворюється в процесі транскрипції й одразу ж залучається до біосинтезу білка. Ба більше, у прокаріотів **одна молекула матричної РНК** може нести інформацію про будову **кількох різних молекул білка**.

В еукаріотичних організмів мРНК утворюється в процесі транскрипції в ядрі у вигляді попередника, який потім «дозріває» також у ядрі. Процес «дозрівання» доволі складний: у ньому беруть участь багато білків і регуляторних молекул РНК. У процесі «дозрівання» попередник утрачає до 90 % своєї довжини, до нього приєднуються деякі додаткові нуклеотиди, а деякі піддаються хімічній модифікації. Так формується готова «зріла» мРНК.

Потім вона доставляється до цитоплазми для здійснення біосинтезу білка. Деякі мРНК живуть зовсім недовго: вони руйнуються клітиною за кілька хвилин після утворення, і з них встигає «зчитатися» лише зовсім небагато білкових молекул. Інші живуть кілька годин. Деякі мРНК можуть зберігатися в неактивному стані упродовж кількох днів або навіть тижнів, допоки вони не знадобляться клітині. Регуляція роботи мРНК складна та різноманітна.

Рибосомальна РНК є не лише структурною, а й функціональною основою рибосом

Якщо виділити з клітини всю РНК, то найбільша масова частка припаде на рибосомальну (рРНК). Як ви пам'ятаєте, рибосоми — це маленькі комплекси з молекул рибосомальних білків і РНК, що беруть участь у процесі біосинтезу молекули білка. До складу рибосоми входить кілька різних молекул рРНК. Рибосоми складаються з двох субодиниць — великої й малої. У робочій рибосомі обидві субодиниці з'єднані одна з одною. У щілину між ними проходить мРНК. Рибосома рухається вздовж мРНК, зчитує з неї «інструкції» та синтезує молекулу білка відповідно до цих «інструкцій».

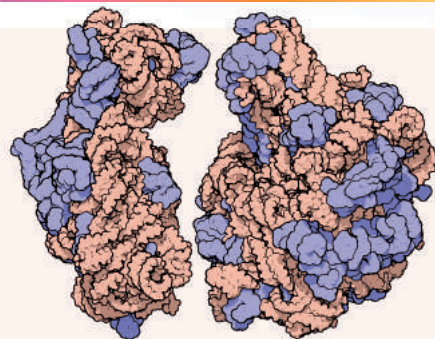


Рис. 23.2. Молекулярна модель субодиниць рибосоми кишкової палички

Світлокоричневим зображено РНК, фіолетовим — білки. Рибосомальні білки розташовані на периферії рибосоми та беруть участь у стабілізації молекул рРНК.

Якщо розглянути тривимірну модель рибосоми на рисунку 23.2, можна легко помітити, що її «основа» цілком побудована з рибосомальних РНК, а білки слугують зовнішньою «декорацією». Насправді роль білків рибосоми полягає переважно в стабілізації рРНК, які й здійснюють процес з'єднання амінокислотних залишків у ланцюжок білка.

Рибосоми є в усіх живих організмів. Багато дослідників навіть визначають живі організми як «реплікатори, що містять рибосоми», аби відрізнити їх від вірусів, які своїх рибосом не мають, а нахабно використовують рибосоми хазяїна для своїх цілей. рРНК не лише універсальні, а й досить консервативні (незмінні): відмінності в нуклеотидних послідовностях рРНК різних організмів дуже повільно накопичуються в процесі еволюції. Ці закономірності дають змогу ученим використовувати порівняння послідовностей рРНК різних організмів для встановлення еволюційних зв'язків між царствами живої природи.

Транспортні РНК переносять амінокислоти до місць синтезу білка

Ще один тип РНК, залучених до процесу біосинтезу білка, — транспортні РНК (тРНК). Ці РНК мають доволі впізнавану форму (рис. 23.3). Вони складаються з одного нуклеотидного ланцюга, який формує чотири дволанцюгові ділянки та згортається в просторі в структуру, що нагадує трилисник конюшини. Потім цей трилисник завдяки некомплементарним взаємодіям згортається ще раз і набуває Г-подібної форми. Саме в такій формі тРНК й існує в клітині.

Спеціальні ферменти приєднують амінокислоти до молекули тРНК. Цей процес потребує витрат енергії АТФ. У результаті утворюється високоенергетичний посередник, який потрапляє до рибосоми для синтезу білка. Докладніше про цей процес ітиметься в наступних параграфах.

Інші типи РНК — джерело нових відкриттів у сучасній біології

Ми стисло розглянули три типи РНК, що беруть участь у процесі біосинтезу білка. Але цим усе різноманіття молекул РНК у клітині не обмежується. Завдяки розвитку сучасних технологій стало можливим виявляти нові й нові типи РНК, що беруть участь у багатоманітних процесах. Особливо широко це різноманіття РНК представлено в еукаріотичних організмів. Наведемо стислий огляд інших типів РНК, що є в клітині.

7S РНК — коротка РНК, у великій кількості наявна в цитоплазмі як про-, так й еукаріотичних клітин. Бере участь у перенесенні білкових молекул крізь мембрану клітини (у прокаріотів) чи крізь мембрану ендоплазматичного ретикулуму (в еукаріотів).

Малі інтерферувальні РНК, мікроРНК і піРНК — надзвичайно різноманітні за будовою та походженням молекули РНК. Вони залучені до процесу регуляції синтезу білка, а також забезпечують захист клітини від вірусів та інших шкідливих агентів.

Також, як показали останні дослідження, у клітинах еукаріотів утворюється велика кількість РНК різної довжини. При цьому функція більшості цих РНК невідома. Можливо, вони є таким собі «інформаційним шумом». Сукупність ДНК, що кодує ці молекули РНК, отримала назву «темна матерія геному».

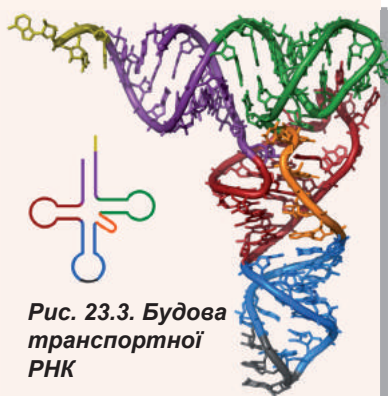


Рис. 23.3. Будова транспортної РНК

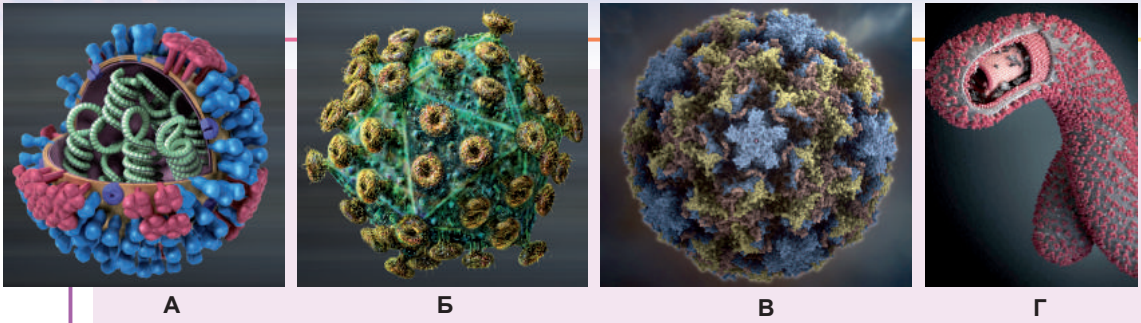


Рис. 23.4. Моделі вірусів, що містять РНК-геном

А. Вірус грипу в розрізі. Під оболонкою видно молекули РНК у комплексі з білками. Незважаючи на буденність, є вкрай смертоносним. Найстрашніша епідемія вірусу грипу — «іспанка» — вбила до 100 мільйонів людей. І нині від вірусу грипу вмирає 250–500 тисяч осіб щороку. Тільки завдяки згадженій роботі медиків і вчених вдається тримати вірус грипу, що постійно еволюціонує, під контролем. **Б.** Вірус імунodefіциту людини. Уражує клітини імунної системи, позбавляючи людський організм природного захисту. Кожна вірусна частинка містить дві ідентичні молекули РНК. У клітині-хазяїні завдяки ферментові — зворотній транскриптазі — на них синтезується ДНК, яка вбудовується у ДНК хазяїна. **В.** Риновірус. Риновіруси спричиняють застуду, оскільки розмножуються в клітинах слизової дихальних шляхів. Зазвичай вони не завдають серйозної шкоди здоров'ю людини, хоча можуть призвести до появи ускладнень у дітей. **Г.** Вірус Ебола. Цей вірус має ниткоподібну форму. Він спричиняє лихоманку Ебола, рідкісне тропічне захворювання, що є одним із найсмертоносніших. Деякі форми вірусу призводять до майже стовідсоткової смерті. У 2014–2015 роках було зареєстровано спалахи захворювання лихоманкою Ебола відразу в кількох місцях земної кулі.

Віруси мають РНК-геноми

Насамкінець ми розглянемо ще одну функцію, яку можуть виконувати РНК у живих системах. У попередньому параграфі ми зазначили, що ДНК стабільніша, а отже, і більше придатна для зберігання інформації, ніж РНК. Проте відносно невеликі молекули РНК часто використовуються для зберігання інформації. Звісно, кількість інформації, що може бути записана в такій молекулі РНК, обмежена. Але її цілком вистачає для забезпечення функціонування найпростіших систем, що розмножуються, — вірусів. Віруси не можуть повною мірою вважатися живими організмами. Це щось на зразок паразитів геному, здатних існувати якийсь час незалежно від клітин. Багато вірусів використовують РНК, а не ДНК для зберігання генетичної інформації. Прикладами таких вірусів є вірус грипу, вірус імунodefіциту людини, риновірус, що спричиняє застуду, та вірус Ебола (рис. 23.4).

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 За доставлення амінокислот до рибосом відповідають
А мРНК **Б** тРНК **В** рРНК **Г** малі ядерні РНК **Д** вірусні РНК

- 2** Молекула РНК складається з
А одного ланцюга
Б одного ланцюга, що може утворювати дволанцюгові фрагменти
В одного ланцюга, що може утворювати триланцюгові фрагменти
Г двох ланцюгів
Д двох ланцюгів, що можуть утворювати дволанцюгові фрагменти
- 3** Вірус Ебола є одним із найнебезпечніших, тому що
А він поширений лише у країнах із високим рівнем життя
Б в інфікованих людей дуже високий рівень смертності
В має надто маленький розмір **Г** має надто великий розмір
Д має ниткоподібну форму
- 4** Для молекули тРНК характерна структура
А чотирилисника, згорненого у вигляді літери Т
Б трилисника, згорненого у вигляді літери Т
В чотирилисника, згорненого у вигляді літери Г
Г трилисника, згорненого у вигляді літери Г
Д трилисника, згорненого у вигляді літери С
- 5** Щоб вбудуватися в ДНК хазяїна вірусів імунодефіциту потрібен фермент, здатний здійснювати
А синтез ДНК за ДНК **Б** синтез РНК за РНК **В** синтез РНК за ДНК
Г синтез ДНК за РНК **Д** синтез РНК та ДНК за РНК

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Які особливості будови молекул РНК дають їм змогу набувати великого різноманіття форм?
- 7** Схарактеризуйте зв'язок між мРНК, тРНК і рРНК у процесі синтезу білка.
- 8** Опишіть відмінності у будові та функціонуванні еукаріотичних і прокаріотичних мРНК.
- 9** Означте відмінності між різними типами РНК. А що є спільного між ними?
- 10** Чому наявність рРНК може вважатися ознакою живого?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** У чому сутність гіпотези «проторибосоми з РНК» і які докази в цієї гіпотези?
- 12** Веретеноподібність бульб картоплі спричинена інфекцією вироїдом — циклічною молекулою РНК. Які особливості таких форм життя та чому вони можуть бути «живими викопними» РНК-світу?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Які особливості будови матричної РНК еукаріотів дають змогу їй виконувати свою функцію? Чому без них вона не працездатна?
- 14** У природі існують особливі РНК — рибозими. У чому їхня особливість порівняно з іншими РНК? Як виявляється їхня здатність до автокаталізу? Яке технологічне застосування можуть мати рибозими?
- 15** Малу інтерферувальну РНК використовують як ліки проти деяких хвороб. Із якими хворобами та як можуть боротися відповідні препарати?

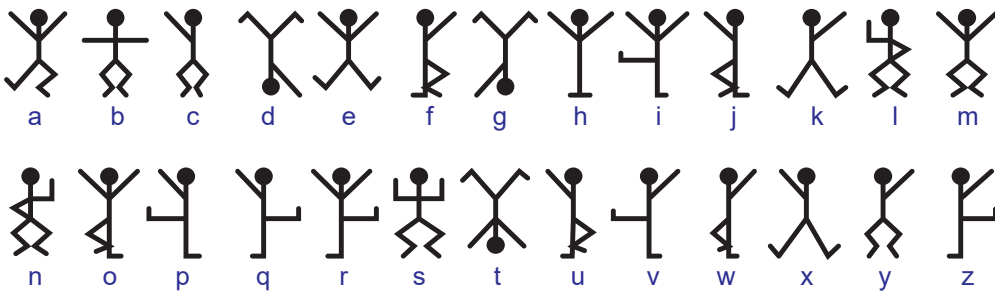
§ 24. Генетичний код

Код — система умовних знаків для зберігання й обробки інформації

«Холмс уже кілька годин мовчки сидів, схилившись над хімічною пробіркою, де клеотіло якесь невимовно смердюче вариво. Голова його схилилася до грудей, і він нагадував мені чудернацького кістлявого птаха з тьмяно-сірими перами й чорним чубом». Так починається одне з оповідань Артура Конан Дойла — «Чоловічки в танці». У садибі Ридлінґ-Торп-Менор починають з'являтися дивні малюнки, на яких зображено вишикуваних у лінію чоловічків під час танцю. Ось приклад одного з таких малюнків.



Господар садиби звертається по допомогу до геніального детектива Шерлока Холмса. Той легко доходить висновку, що малюнки — це закодовані послання. Холмс береться за їх розшифрування, і виявляється, що кожна фігурка відповідає літері англійського алфавіту. Шерлок Холмс складає таблицю коду — таблицю відповідності між позами чоловічків і літерами.



Використавши цей код, можна розшифрувати, що в посланні написано: «приходь сюди терміново» (англ. «*come here at once*»)¹. Цей код був розроблений ватажком чиказької мафії для того, щоб спілкуватися з підлеглими. Проте набагато цікавішу й складнішу роботу провели вчені для розгадування найважливішого коду в живій природі — генетичного коду. Але перш ніж перейти до розгляду цього феномену, дамо визначення поняття «код».

Код — це правило відповідності одному конкретному об'єкту чітко визначеної комбінації символів. Інакше кажучи, код — це правило, згідно з яким символи однієї системи (скажімо, літери) однозначно співвідносяться із символами іншої системи (скажімо, зображеннями чоловічків).

Генетичний код — кодування послідовності амінокислот у білках відповідно до послідовності нуклеотидів у нуклеїнових кислотах

Як ми вже згадували в попередньому параграфі, матрична РНК залучена до процесу біосинтезу білка. Саме вона містить інформацію про послідовність з'єднання амінокислотних залишків у ланцюжок білка. Цю інформацію вона

¹ В українському перекладі Володимира Панченка чоловічкам довелося виконувати ще й інші рухи, адже в нашій абетці більша кількість літер. Цікаво, який вигляд матиме цей код кхмерською мовою, у якій 72 літери?..

отримала від молекули ДНК у процесі транскрипції. Але якщо у випадку транскрипції рибонуклеотиди мРНК потребують відповідності дезоксирибонуклеотидам згідно з принципом комплементарності, то для синтезу молекули білка клітині треба дібрати відповідно до нуклеотидів мРНК амінокислоти. Для цього має бути правило. Це правило й називається **генетичним кодом**.

Негідник АБ Слені користувався кодом чиказької мафії для того, щоб приховати зміст своїх послань від стороннього ока. А клітина використовує генетичний код через необхідність, бо нуклеїнові кислоти та білки «розмовляють різними мовами»: нуклеїнові кислоти — мовою нуклеотидів, а білки — мовою амінокислот. Клітині доводиться перекладати з мови нуклеотидів на мову амінокислот приблизно так, як Шерлок Холмс перекладав із мови «чоловічків у танці» на англійську. Тут важлива одна деталь: фрази у вигляді чоловічків у танці також були записані англійською мовою, просто іншими символами. Можна сказати, що матрична РНК теж написана мовою білків, просто іншими символами — нуклеотидами. Неправильно розглядати переклад із мови нуклеїнових кислот на мову білків як переклад з англійської на українську.

Чиказьким бандитам довелося вигадати 27 поз, аби відобразити 27 літер англійського алфавіту. Перекладач Володимир Панченко вигадав додатково ще 6 поз, аби перекласти оповідання українською. Але клітина має тільки чотири нуклеотиди, аби закодувати 21 амінокислоту. Це нелегко, чи не так?

Проте цю проблему можна розв'язати, якщо добирати у відповідність амінокислоті комбінацію з нуклеотидів. Якщо кодувати амінокислоти двійками нуклеотидів, то вийде $4 \times 4 = 16$ комбінацій. Цього замало, щоб кодувати все різноманіття амінокислот (їх близько 20). Але якщо кодувати їх трійками, то вийде $4 \times 4 \times 4 = 64$ комбінації, тобто цілком достатньо для кодування всіх амінокислот. І справді, для кодування амінокислот клітина використовує трійки нуклеотидів, так звані **триплети**. Таблиця 24.1 демонструє генетичний код клітини.

Таблиця 24.1. Таблиця генетичного коду (мРНК)

Нуклеотид					
1-й	2-й				3-й
	У	Ц	А	Г	
У	Фенілаланін	Серин	Тирозин	Цистеїн	У
	Фенілаланін	Серин	Тирозин	Цистеїн	Ц
	Лейцин	Серин	Стоп-кодон	Стоп-кодон ¹	А
	Лейцин	Серин	Стоп-кодон	Триптофан	Г
Ц	Лейцин	Пролін	Гістидин	Аргінін	У
	Лейцин	Пролін	Гістидин	Аргінін	Ц
	Лейцин	Пролін	Глутамін	Аргінін	А
	Лейцин	Пролін	Глутамін	Аргінін	Г
А	Ізолейцин	Треонін	Аспарагін	Серин	У
	Ізолейцин	Треонін	Аспарагін	Серин	Ц
	Ізолейцин	Треонін	Лізін	Аргінін	А
	Метіонін	Треонін	Лізін	Аргінін	Г
Г	Валін	Аланін	Аспарагінова кислота	Гліцин	У
	Валін	Аланін	Аспарагінова кислота	Гліцин	Ц
	Валін	Аланін	Глутамінова кислота	Гліцин	А
	Валін	Аланін	Глутамінова кислота	Гліцин	Г

1 Цей триплет інколи використовується для кодування амінокислоти селеноцистеїну

Розглянувши цю таблицю, можна зробити такі висновки про властивості генетичного коду. По-перше, генетичний код **триплетний**, тобто трійка нуклеотидів кодує одну амінокислоту. По-друге, генетичний код **надмірний**: триплетів більше, ніж амінокислот. По-третє, генетичний код **вироджений**, тобто одна амінокислота може кодуватися більш ніж одним **кодоном** (кодоном називають комбінацію з трьох нуклеотидів — триплет). По-четверте, генетичний код **однозначний**: один кодон може кодувати тільки одну амінокислоту. По-п'яте, генетичний код **містить розділові знаки**: один «старт» і три «стопи», але при цьому код **безперервний**, тобто між кодонами немає пробілів.

На останній властивості варто зупинитися докладніше. Старт-кодон (АУГ) кодує також одну з амінокислот — метіонін. А отже, всі молекули білка починаються саме з метіоніну¹. Проте часто метіонін розташований і всередині білкового ланцюга. Зазвичай як стартовий використовується перший кодон АУГ від початку матричної РНК, а решта розпізнаються просто як кодони метіоніну. Ще одна особливість: стоп-кодон УГА іноді кодує селеноцистеїн — ту саму 21-шу амінокислоту. Для того, щоб він був розпізнаний як кодон селеноцистеїну, а не «стоп», за ним має бути розташована особлива комбінація нуклеотидів.

Зауважимо ще одну властивість генетичного коду, на якій ми докладніше зупинимося в наступному параграфі. Генетичний код **не перекривається**: той самий нуклеотид не може входити до складу двох або трьох триплетів².

Генетичний код універсальний

Генетичний код — це дуже жорстке правило. Його беззаперечно дотримується кожна клітина організму впродовж усього життя. Спочатку був розшифрований генетичний код кишкової палички, але потім з'ясувалося, що такий самий код мають і людина, і соняшник. Було постульовано **універсальність генетичного коду**: усі живі організми мають однаковий генетичний код. Виходить, що, виникнувши одного разу в спільного предка всіх живих організмів, генетичний код більше не змінювався.

Цей феномен має логічне пояснення: якщо у якогось організму виникає відхилення від генетичного коду, скажімо, триплет ААА починає замість лізину кодувати аргінін, то в усіх його білках майже в половині випадків замість лізину починає з'являтися аргінін (чому в половині випадків — спробуйте відповісти самі, уважно розглянувши таблицю генетичного коду). Це порушить структуру та функцію більшості з них і буде смертельним для істоти-винахідника.

Проте треба зробити кілька зауважень. По-перше, генетичний код виник не відразу. Найімовірніше, на ранніх етапах біологічної еволюції (можливо, ще до виникнення клітини) генетичний код еволюціонував. Зараз є всі підстави вважати, що спочатку генетичний код був дуплетним, тобто амінокислоти кодувалися двійками нуклеотидів (амінокислот було, таким чином, не більше 15), і лише потім став триплетним. Але можна впевнено сказати, що генетичний код останнього спільного предка всіх живих організмів був такий самий, як і в нас із вами.

По-друге, генетичний код усе ж змінюється, хоча й дуже повільно. Уперше відхилення від генетичного коду були виявлені в мітохондрій людини. У них триплет УГА (який у класичному коді зчитується як «стоп») кодує амінокислоту триптофан³,

1 Часто він потім «зрізається» ферментами й у зрілій молекулі білка відсутній.

2 Це правило часто порушується у вірусів.

3 Це характерно для мітохондрій усіх досліджених організмів.

а триплет АУА (у класичному коді — ізолейцин) кодує метіонін. Потім було виявлено незначні відхилення в генетичному коді деяких бактерій і найпростіших, а також мітохондрій рослин і грибів. Однак ці зміни рідкісні та незначні, тому можна говорити про **універсальність** генетичного коду (чи майже універсальність або, як кажуть учені, квазіуніверсальність).

Як читати генетичний код?

Тепер, озброївшись даними таблиці генетичного коду, спробуємо розшифрувати послідовність білка, закодовану в нуклеотидній послідовності матричної РНК.

АУАУАУАУГГУУАУУЦЦАГУГГААГУГ

Спочатку визначимося, де початок цього послання: це не обов'язково перший нуклеотид! Нам потрібно знайти «старт» — кодон АУГ. Позначимо положення першого АУГ.

АУАУАУАУГГГУУАУУЦЦАГУГГААГГЦ

Він кодує метіонін. Далі, якщо послідовно підставити амінокислоти з таблиці генетичного коду відповідно до триплетів нуклеотидів, то вийде ланцюжок: метіонін (АУГ) — валін (ГУГ) — лейцин (УУА) — фенілаланін (УУЦ) — пролін (ЦЦА) — валін (ГУГ) — глютамінова кислота (ГАА) — гліцин (ГГЦ).

Це тільки початок одного з амінокислотних ланцюжків білка. Такі ланцюги можуть містити сотні амінокислот, а синтез одного з них триває в клітині кілька хвилин. Як вона це робить, ми розглянемо в наступному параграфі.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1** Те, що існує 64 триплети нуклеотидів мРНК, а амінокислот усього лише 21, веде до

А виродженості генетичного коду	Б триплетності генетичного коду
В універсальності генетичного коду	Г однозначності генетичного коду
Д безперервності генетичного коду	
- 2** Усі три стоп-кодони — це

А УАГ, УГА, УУУ	Б АУГ, УАГ, УГА
В УАА, АУГ, УГГ	Г УАА, УУУ, УГГ
Д УГА, УАГ, УАА	
- 3** Якщо на мРНК міститься три триплети АУЦ, то білок

А міститиме три залишки ізолейцину	
Б міститиме три залишки метіоніну	
В міститиме три залишки ізолейцину й синтезуватиметься тричі	
Г міститиме два залишки ізолейцину й один залишок метіоніну	
Д міститиме три амінокислотні залишки	
- 4** Послідовність нуклеотидів ААА-УГУ-АЦГ-ЦЦУ відповідає послідовності амінокислот

А аспарагін-цистеїн-треонін-пролін	Б лізин-фенілаланін-пролін-треонін
В лізин-цистеїн-пролін-треонін	Г лізин-цистеїн-треонін-пролін
Д аспарагін-триптофан-пролін-треонін	

5 Метіонін і триптофан, на відміну від інших амінокислот, кодуються лише одним кодоном. Стосовно цих амінокислот НЕ реалізується така властивість генетичного коду, як

A виродженість

B триплетність

B універсальність

Г однозначність

Д неперекривність

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

6 Генетичний код забезпечує відповідність між послідовністю нуклеотидів та амінокислот білка. Схарактеризуйте основні ознаки цієї відповідності.

7 Стоп-кодони ще називають нонсенс-кодонами (від лат. *non* — немає та *sensus* — зміст). Чому в них така друга назва? Наскільки вона виправдана?

8 Що є недоліками триплетного коду? Чому живі організми не можуть використовувати дуплетний генетичний код?

9 Як пояснити те, що в бактерій, рослин і тварин ідентичний генетичний код?

10 Чому генетичний код вважають квазіуніверсальним?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

11 Як розшифрування генетичного коду змінило сприйняття навколишнього світу? Які можливості та технології відкрило?

12 Для багатьох організмів характерне явище «перекосу за кодонами». При цьому з кількох триплетів, що кодують певну амінокислоту, деякі використовуються частіше, ніж інші. Як і для чого може використовуватися таке дивне явище?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

13 Виродженість і надмірність генетичного коду дають деякі переваги організмам порівняно із ситуацією, коли кількість амінокислот і триплетів збігалася б. У чому виявляються ці переваги? Чому, як правило, відрізняється третій нуклеотид кодону?

14 Френсіс Крік колись висунав гіпотезу «замороженого випадку» щодо того, що співвідношення триплетів і кодованих ними амінокислот є першою, випадково зафіксованою системою. Які властивості генетичного коду спростовують таку гіпотезу?

Доповнення VI

Як розшифрували генетичний код?

Структура й активність будь-якого білка в організмі залежать від послідовності амінокислот, що є в його молекулі. До складу білка входить близько 20 амінокислот. Джеймс Вотсон і Френсіс Крік 1953 року виявили, що ДНК складається з двох ланцюгів нуклеотидів, нітрогеновмісні основи яких (А, Т, Г, Ц) з'єднуються водневими зв'язками й утворюють спіраль. Було відомо, що ДНК відповідає за спадкові властивості, що вона у якийсь спосіб кодує білки в організмі. Залишалося незрозумілим,

Денис Кузьмін

Закінчив Харківський фізико-математичний лицей № 27 у 2002 році. Переможець всеукраїнських олімпіад і турнірів з біології. Навчався в Московському державному університеті. Захистив дисертацію на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук в Інституті біоорганічної хімії. Зараз працює науковим співробітником цього ж інституту.



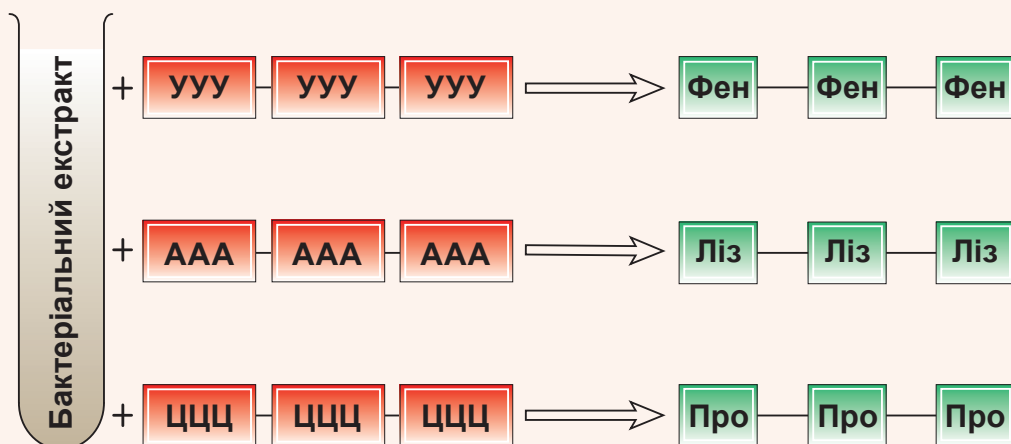


Рис. VI.1. Схема дослідів, що допомогли розшифрувати генетичний код

як структурні одиниці білка — амінокислоти — відповідають структурним одиницям ДНК, що кодують їх, — чотирьом нуклеотидам. Учені припустили, що існує якийсь спеціальний код.

Фізик Георгій Гамов 1954 року звернув увагу на те, що в такому разі одну амінокислоту мають кодувати щонайменше три нуклеотиди. Якби одному нуклеотидові відповідала одна амінокислота, то можна було б закодувати лише 4 амінокислоти. Якби два нуклеотиди відповідали за одну амінокислоту, то з чотирьох нуклеотидів можна було б скласти $4^2 = 16$ дволітерних комбінацій і закодувати лише 16 амінокислот, а їх більше. Отже, код, як мінімум, трілітерний, тобто триплетний.

1961 року Френсіс Крік зі співробітниками досліджували мутації в бактеріофагі, обробивши їх мутагеном — акридином. За допомогою цих дослідів вони підтвердили, що кодони триплетні, між ними немає розділових знаків («ком»); гени, що кодують структуру білків, мають фіксований початок, заданий напрямком і фіксований кінець; існує невелика кількість некодуювальних триплетів. Було спростоване раніше висунуте теоретичне припущення, що код є таким, що перекривається: код не перекривається, кожний нуклеотид є частиною одного кодону-триплету й займає в ньому певну позицію.

Генетичний код кишкової палички був розшифрований у безклітинній системі в 1960-х рр. Маршаллом Ніренбергом і Генріхом Маттеї. Клітинний екстракт бактерій містив усе необхідне для синтезу білка: рибосоми для збирання білка, амінокислоти, ферменти, джерело енергії. Дослідники додавали до системи суміш амінокислот і ланцюги нуклеотидів із заздалегідь відомою структурою (рис. VI.1). У кожній із 20-ти проб у суміші амінокислот була радіоактивно мічена лише одна. Так, наприклад, при додаванні поліуридилової кислоти (містить тільки урацил) як матриці РНК, утворювався амінокислотний ланцюжок, що містив радіоактивно мічений фенілаланін. За допомогою простого підбору було встановлено, що триплети УУУ кодує тільки фенілаланін. Але триплети нуклеотидів із заданою послідовністю отримувати поки що не вміли.

Американський біолог Гар Гобінд Корана до 1965 року навчився синтезувати короткі фрагменти РНК із заданою послідовністю — спочатку дуплети (динуклеотиди), а потім триплети (тринуклеотиди). Після цього почали запускати до системи триплети з відомою структурою. Наприклад, додавши триплети, що містять 2 У та 1 Г, встановили, що валін кодується кодоном ГУУ, а не УГУ та УУГ, і так далі. Так, послідовно, кодон за кодоном, було повністю розшифровано генетичний код кишкової палички.

§ 25. Біосинтез білка

Рибосома — машина для біосинтезу білкових молекул

У попередньому параграфі ми зупинилися на тому, що клітина здатна зчитувати інформацію про будову білкової молекули, записану в послідовності нуклеотидів мРНК, та, відповідно до генетичного коду, синтезувати молекулу білка. Цей процес — **трансляція** — повністю здійснюється дуже давнім і консервативним молекулярним комплексом — рибосомою. Ми вже з'ясували будову рибосоми в § 23. Нагадаємо, що рибосома — молекулярна машина, властива всім живим організмам, від бактерій до вищих рослин і ссавців. Рибосома складається з двох субодиниць, побудованих із молекул особливих рибосомальних РНК та білків. Рибосоми в еукаріотів формуються в особливому відділі ядра — ядерці. Там відбувається синтез рибосомальних РНК, а також здійснюється й збирання субодиниць. Рибосоми прямують до цитоплазми крізь ядерні пори. У цитоплазмі відбувається трансляція — процес, який ми розглянемо в цьому параграфі.

Рибосома створює умови для взаємодії мРНК і тРНК

До трансляції в бактерій залучено багато молекул, але ще більше — в еукаріотів. Проте ми зупинимось на основних учасниках цієї драми в усіх організмах: матричній РНК, рибосомі, амінокислотах, ковалентно приєднаних до молекул транспортної РНК, а також ферментах, що каталізують процеси біосинтезу білка у клітині.

Мономерами для синтезу білка слугують не вільні амінокислоти, а амінокислоти, з'єднані з транспортною РНК. Амінокислоти приєднуються до молекул тРНК особливими ферментами, **кодазами**, які ретельно стежать за дотриманням генетичного коду. На кожну амінокислоту припадає по одній кодазі. Фермент забезпечує відповідність амінокислот і тРНК. Для кожної амінокислоти є одна чи більше тРНК. Кодаза розпізнає потрібну амінокислоту та відповідні їй тРНК, що можуть взаємодіяти з триплетами нуклеотидів у мРНК, які кодують цю амінокислоту. Процес приєднання амінокислоти до тРНК потребує витрати енергії АТФ, а отриманий продукт (тРНК зв'язана зі «своею» амінокислотою) має досить високу енергію для того, аби об'єднати дві амінокислоти між собою¹.

Як ми пам'ятаємо, тРНК має кілька петель і «стебло» й нагадує трилисник конюшини. Амінокислота приєднується до «стебла», а за взаємодію з мРНК відповідає одна з петель, що містить трійку нуклеотидів, яку називають **антикодоном**. Антикодон комплементарний трійці нуклеотидів у мРНК — кодонові. Комплементарна взаємодія між антикодоном і кодоном визначає, яка амінокислота має вбудовуватися у ланцюжок білка, що утворюється. Взаємодію тРНК із мРНК, а також прикріплення амінокислоти до ланцюжка білка здійснює рибосома. Таким чином, для реалізації синтезу білка потрібне виконання трьох умов.

1. Кодози здійснюють приєднання амінокислот до транспортних РНК згідно з правилами генетичного коду.
2. Антикодон тРНК комплементарно взаємодіє з кодоном мРНК.
3. Рибосома забезпечує приєднання амінокислоти до ланцюжка білкової молекули, що утворюється.

¹ Як ми вже зазначали раніше, біосинтез білка не є процесом, оберненим його розпаду.

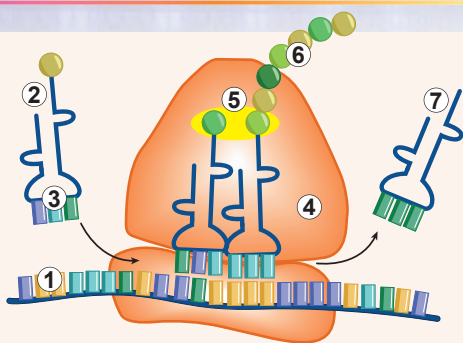


Рис. 25.1. Схема синтезу білка

1. мРНК.
2. тРНК з амінокислотою.
3. Антикодон.
4. Рибосома.
5. Утворення пептидного зв'язку.
6. Амінокислотний ланцюжок.
7. Вільна тРНК.

Об'єднання амінокислот у білкову молекулу відбувається в рибосомі

Розглянемо докладніше, як амінокислоти об'єднуються одна з одною (рис. 25.1). Починається процес біосинтезу білка з того, що мала субодинаця рибосоми зв'язується з особливою молекулою тРНК, яка несе амінокислоту метіонін. Як ви пам'ятаєте, синтез білка починається саме з цієї амінокислоти. Потім мала субодинаця рибосоми з цією тРНК зв'язує молекулу мРНК і починає сканувати її в пошуках старт-кодону, що кодує саме метіонін. Як тільки вона знаходить його, то зупиняється, зв'язує велику субодинацю, і ціла рибосома готується до приєднання нових амінокислот. Вона приймає наступну молекулу тРНК із приєднаною до неї амінокислотою. Антикодон цієї другої тРНК відповідає наступному після метіонінового кодону

в мРНК. У цьому стані рибосома зв'язана з двома молекулами тРНК. А амінокислотні залишки, приєднані до цих тРНК, опиняються в безпосередній близькості один від одного. Саме в цей момент відбувається утворення зв'язку між цими амінокислотами. Цю реакцію здійснює рибосома, але безпосередньо за каталіз цієї реакції відповідає не білок, а рРНК. Це приклад своєрідних біохімічних реакцій, що каталізуються не ферментами, а РНК. Однак при цьому зв'язок між першою амінокислотою (метіоніном) та транспортною РНК розривається. Виходить, що перша амінокислота переноситься зі своєю тРНК на амінокислоту, приєднану до другої тРНК. Перша транспортна РНК, звільнена від своєї амінокислоти, залишає рибосому. Короткий ланцюжок із двох амінокислот виявляється приєднаним до другої тРНК. При цьому рибосома зсувається на один кодон відносно матричної РНК і готова прийняти нову транспортну РНК з амінокислотним залишком. Далі повторюється той самий процес: ланцюжок із двох амінокислот переноситься з другої тРНК на амінокислоту, приєднану до третьої тРНК, і так далі. Так формується довгий амінокислотний ланцюжок білкової молекули. Процес повторюється доти, поки рибосома не виявляє стоп-кодон. При цьому рибосома зупиняється й від'єднує завершений амінокислотний ланцюжок від тРНК, що прийшла останньою. Упродовж свого синтезу молекула білка згортається в тривимірну структуру й після завершення цих процесів готова виконувати свої функції¹. Субодинаці рибосоми відокремлюються одна від одної та вивільняють матричну РНК. На цьому процес трансляції завершується. Подивитися, як здійснюється трансляція, ви можете, [переглянувши відео за посиланням](#).

Біосинтез білка у прокариотів та еукаріотів має просторові відмінності

Трансляція постійно відбувається в живих клітинах і забезпечує їхню потребу в білках. У бактерій процеси транскрипції й



¹ Для деяких білків згортання починається вже після завершення трансляції.

трансляції не розмежовані в просторі: у цитоплазмі молекула матричної РНК синтезується РНК-полімеразою на молекулі ДНК, а рибосоми зчитують із неї інформацію та синтезують білок теж у цитоплазмі (рис. 25.2). При цьому трансляція може починатися ще до завершення транскрипції: рибосоми зв'язуються з мРНК ще до того, як РНК-полімераза завершить її синтез. З еукаріотами дещо складніше. У них є ядерна оболонка, що жорстко розмежовує транскрипцію та трансляцію. При цьому матрична РНК синтезується у вигляді попередника, якому ще необхідно дозріти, щоб бути готовим до зустрічі з рибосомою. Трансляція здійснюється в цитоплазмі, після того як зріла матрична РНК буде вивільнена з ядра крізь ядерну пору.

Є відмінності в біосинтезі білків цитозольних та мембранних і секретованих білків. Трансляція цитозольних білків здійснюється вільними рибосомами безпосередньо в цитозолі. Однак якщо білок мембранний, чи має працювати всередині везикули (або, скажімо, лізосоми або апарату Гольджі), чи має бути спрямований до міжклітинного простору (як, наприклад, травні ферменти чи колаген), то його синтез здійснюватимуть рибосоми ендоплазматичного ретикулуму. Починається трансляція таких білків так само, як і трансляція звичайних цитозольних білків у просторі клітини. Проте перші амінокислоти утворюють сигнальну послідовність. Ця послідовність визначає подальшу долю білка: трансляція зупиняється, а рибосома прямує до ендоплазматичного ретикулуму. Після зв'язування з його мембраною трансляція продовжується, але амінокислотний ланцюжок, що утворюється, рухається безпосередньо всередину ЕПР. Ви можете подивитися, як відбувається цей процес, [переглянувши відео за посиланням](#).

Насамкінець треба зазначити, що в еукаріотичних клітинах також є мітохондрії та хлоропласти, що містять власні рибосоми. Ці рибосоми подібні до прокариотичних, а трансляція, як і у випадку бактерій, просторово не розділена з транскрипцією.

Інформація про будову білка передається в напрямку ДНК → РНК → білок

Узагальнимо процес біосинтезу білка на прикладі клітини тварин. Інформація про порядок з'єднання амінокислот у білку закодована в молекулі ДНК, що перебуває в ядрі. Фермент РНК-полімераза синтезує з неї матричну РНК у вигляді попередника згідно з принципом комплементарності. Попередник матричної РНК «дозріває» в ядрі, а потім «зріла» молекула матричної РНК прямує до цитоплазми. Там вона зустрічається з рибосомами, а також із транспортними РНК, які несуть амінокислоти — майбутні ланки білкового ланцюга. Амінокислоти приєднані до своїх тРНК не

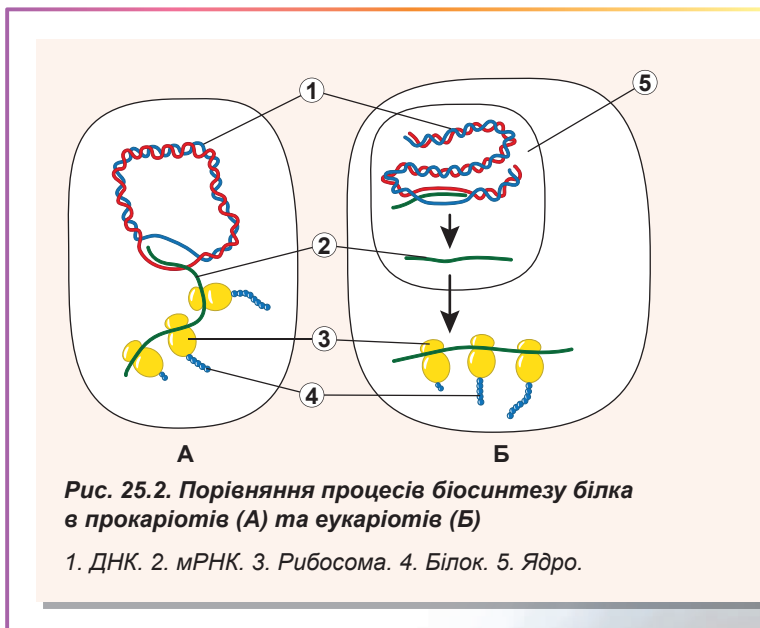


Рис. 25.2. Порівняння процесів біосинтезу білка в прокариотів (А) та еукаріотів (Б)

1. ДНК. 2. мРНК. 3. Рибосома. 4. Білок. 5. Ядро.

випадково, а згідно з правилами генетичного коду. Ферменти, що здійснюють це прикріплення, — кодази. У рибосомі створюються умови, що забезпечують взаємодію антикодону транспортної РНК та кодону матричної РНК відповідно до принципу комплементарності. При цьому амінокислотні залишки опиняються близько один до одного. Рибосома формує зв'язок між двома залишками, при цьому переносить перший амінокислотний залишок із першої тРНК на другу. Рибосома повторює цей процес багаторазово, забезпечуючи синтез довгого амінокислотного ланцюга білка.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1** Амінокислоти отримують енергію для подальшого об'єднання в білок
А під час перенесення з однієї тРНК на іншу в рибосомі
Б під час синтезування в клітині
В під час приєднання до тРНК
Г після потрапляння тРНК з амінокислотою до рибосоми
Д під час об'єднання субодиниць рибосоми
- 2** Якщо кодон для метіоніну АУГ, то антикодон для нього — це
А ГУА **Б** АУГ **В** УГА **Г** ТАЦ **Д** УАЦ
- 3** Правильна послідовність процесів під час синтезу білка така:
А приєднання метіонінової тРНК до малої субодиниці, потім з'єднання малої та великої субодиниць рибосоми
Б з'єднання малої та великої субодиниць рибосоми, потім приєднання мРНК до рибосоми
В вхід другої тРНК до рибосоми, потім приєднання мРНК до рибосоми
Г перенесення амінокислотного залишку метіоніну на другу тРНК, потім з'єднання малої та великої субодиниць рибосоми
Д приєднання мРНК до рибосоми, потім приєднання метіонінової тРНК до малої субодиниці
- 4** Світлосприймальний білок родопсин розташований у клітинній мембрані паличок сітківки ока. Де відбувається його трансляція?
А у рибосомах мітохондрій
Б у рибосомах у цитозолі
В у рибосомах на ендоплазматичному ретикулумі
Г починається в рибосомах у цитозолі, закінчується — у рибосомах на ендоплазматичному ретикулумі
Д починається в рибосомах на ендоплазматичному ретикулумі, закінчується — у рибосомах у цитозолі
- 5** Правильна послідовність подій біосинтезу білка така:
А згортання білка — транскрипція — трансляція
Б трансляція — згортання білка — трансляція
В трансляція — згортання білка — транскрипція
Г транскрипція — трансляція — згортання білка
Д трансляція — транскрипція — згортання білка

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6 Трансляція латинською мовою означає «переклад». Чому процес синтезу білка за матрицею мРНК назвали так дивно?
- 7 Схарактеризуйте основні відмінності в біосинтезі білка еукаріотами в цитозолі та еукаріотами в мітохондріях. У якому із цих процесів утворюється більше різноманіття білків і чому?
- 8 Наскільки різноманітні кодази в клітинах еукаріотів і чим це різноманіття зумовлено? Чи відрізняється набір кодаз в еукаріотів і прокаріотів?
- 9 Які компоненти потрібні для здійснення трансляції в еукаріотів? Чи можливо проводити трансляцію поза клітиною, у пробірці?
- 10 Які компоненти клітини забезпечують точну та чітку відповідність кодонів мРНК і амінокислот, що вбудовуються в білковий ланцюжок? Завдяки яким взаємодіям компоненти це роблять?
- 11 Скільки типів тРНК є у клітині людини? Чому їхня кількість є меншою за кількість кодонів?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 12 Чому клітина не здійснює синтез білка за матрицею ДНК? Яка роль посередника — матричної РНК?
- 13 Навіщо еукаріоти розмежували транскрипцію та трансляцію в просторі? Які недоліки в такого розмежування?
- 14 Як і чому відбувається «дозрівання» мРНК у ядрі в еукаріотів? Які додаткові можливості різноманіття білків дає «дозрівання»?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 15 У трансляції виокремлюють три основні етапи. Що це за етапи та які процеси відбуваються на цих етапах? Який із етапів найшвидший, а який — найповільніший?
- 16 У різні моменти в клітині синтезується неоднакова кількість білків. На яких етапах може здійснюватися регуляція синтезу білка в клітині? Які є способи такої регуляції?

Проект для дружньої компанії

- 17 Модель трансляції.
 - 1) Використовуючи підручні матеріали (картон, папір, коробки, мотузки, кольорові фломастери чи олівці тощо), створіть моделі потрібних елементів трансляції.
 - 2) Якщо вам більше до вподоби робота на комп'ютері, то, використовуючи програми для створення презентацій чи анімацій та зважаючи на поради вчителів інформатики, створіть свою комп'ютерну модель трансляції.
 - 3) Продемонструйте однокласникам процес трансляції з використанням своїх моделей.

Практична робота № 2

Розв'язування елементарних вправ із реплікації, транскрипції та трансляції

Мета: навчитися використовувати знання про реплікацію, транскрипцію та трансляцію для розв'язування вправ.

Хід роботи

Вправи та задачі з реплікації

- 1 Один із ланцюгів ДНК має послідовність АТТ ЦАТ ГАТ ГГГ АЦТ. Визначте послідовність нуклеотидів другого ланцюга й порахуйте, скільки в сумі аденілових нуклеотидів міститиметься в обох молекулах ДНК після реплікації.
- 2 Скільки нових нуклеотидів А, Т, Г та Ц треба використати, аби здійснити реплікацію ДНК, що має послідовність одного з ланцюгів ААА ТГЦ ТГГ ТАЦ?
- 3 Молекула ДНК містить 620 аденілових і 850 гуанілових нуклеотидів. Скільки яких нуклеотидів потрібно для здійснення реплікації?

Вправи та задачі з транскрипції

- 4 Молекула мРНК містить 1244 нуклеотиди. Скільки нуклеотидів міститься у фрагменті ДНК, що кодує цю молекулу мРНК?
- 5 Послідовність нуклеотидів у молекулі мРНК така — УАГ ЦГА УУГ АЦЦ. Визначте послідовність нуклеотидів у фрагменті ДНК, який кодує цей фрагмент мРНК.
- 6 До складу мРНК входить 20 % аденілових нуклеотидів, 16 % уридилових, 31 % цитидилових. Який уміст нуклеотидів у фрагменті ДНК, за яким було синтезовано цю мРНК?

Вправи та задачі з трансляції

- 7 Білок складається з 803 амінокислотних залишків. Скільки нуклеотидів у мРНК і ДНК кодують цей білок?
- 8 Молекула мРНК складається з 1302 нуклеотидів, серед яких є один кодон УАА. Яка максимальна довжина може бути в молекули білка, синтезованої за цією мРНК?
- 9 Визначте послідовність амінокислот у білку, інформація про який записана в мРНК з такою послідовністю нуклеотидів — УУУ АЦГ АГГ АГУ ААЦ ГАУ.
- 10 Як зміниться структура білка, якщо у фрагменті ДНК, що кодує його, — ТАТ ТЦТ ТТТ ТГТ ГГА ЦГА — випаде 11-й нуклеотид?
- 11 Початкова ділянка молекули білка має послідовність валін–лейцин–гістидин–серин–ізолейцин. Припустіть структуру мРНК і ДНК, у яких записано інформацію про цю ділянку білка.
- 12 Визначте антикодони тРНК, які беруть участь у синтезі білка, що кодується фрагментом ДНК із послідовністю АГТ АЦГ АТГ ТЦА АГА.

§ 26. Гени

Дати визначення поняття «ген» не просто

У попередніх параграфах ми розглянули, як інформація про будову ДНК послідовно реалізується в процесах транскрипції, а потім трансляції. Спочатку РНК-полімераза синтезує матричну РНК на молекулі ДНК, а потім рибосома синтезує білок, зчитуючи інформацію з матричної РНК. В еукаріотів одна матрична РНК зазвичай містить інформацію про будову цілого типу білкових молекул. Ця матрична РНК синтезується з особливої ділянки ДНК, що має назву **ген**.

Отже, інформація про послідовність амінокислотних залишків у молекулі білка закодована в особливій ділянці молекули ДНК — гені. Проте гени кодують не тільки матричні РНК. Транспортні РНК, рибосомальні РНК та інші типи РНК також кодуються своїми генами, однак ці РНК ніколи не піддаються трансляції, залишаючись назавжди РНК. Таким чином, ми можемо сформулювати ширше визначення гена: **ген — це ділянка ДНК, що кодує молекулу РНК¹**.

Розглянемо будову звичайного гена, що кодує матричну РНК тваринної клітини (рис. 26.1). Ген, як ми знаємо, є ділянкою дволанцюгової ДНК і лише один із ланцюгів кодує мРНК. Цей ланцюг називають **антизмістовним**. Послідовність нуклеотидів у ньому комплементарна матричній РНК, саме із цим ланцюгом працюватиме РНК-полімераза. Інший ланцюг ДНК за послідовністю нуклеотидів збігається з матричною РНК, що кодується геном. Цей ланцюг називають **змістовним**. При цьому один ланцюг ДНК може бути антизмістовним для одних генів і змістовним — для інших.

Антизмістовний ланцюг ДНК	ТАЦЦАГГГЦТААЦЦГАААЦТ
Змістовний ланцюг ДНК	АТГГТЦЦЦГАТТГГЦТТТГА
Матрична РНК	АУГГУЦЦЦГАУУГГЦУУУГА

Тепер розглянемо, як розташовуються різні ділянки гена вздовж молекули ДНК. Ген починається з ділянки, що відповідає за зв'язування РНК-полімерази та початок транскрипції, — **промотора**. Слідом за промотором розташована ділянка гена, що кодує матричну РНК, — кодувальна частина гена. Як ви пам'ятаєте, у матричній РНК має бути старт-кодон. Такий само старт-кодон є й у гені. За ним розташована послідовність нуклеотидів, що кодує амінокислоти в білку. Урешті-решт,

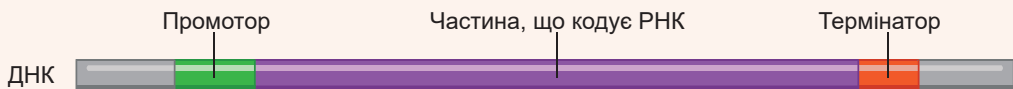


Рис. 26.1. Будова гена еукаріотів

¹ Проте навіть таке визначення неідеальне. Під нього не підпадають, наприклад, гени вірусів із РНК-геномом. Також стало ясно, що часто в еукаріотів з одного гена синтезується кілька різних молекул РНК. У прокаріотів кілька генів можуть кодувати одну молекулу РНК, про що йтиметься в цьому параграфі. Хоча наше визначення поняття «ген» досить стисле, воно розкриває його суть.

кодувальна ділянка закінчується стоп-кодоном¹. Проте навіть після стоп-кодону транскрипція мусить якийсь час продовжуватися: молекула матричної РНК містить довгу ділянку, яка не транслюється рибосоמוю, але є важливою для функціонування матричної РНК. Ген закінчується ділянкою, що відповідає за припинення транскрипції, — **термінатором**. Термінатор забезпечує від'єднання РНК-полімерази від ДНК та припинення транскрипції. Як і у випадку промотора, термінатор може бути по-різному влаштований у різних генах. Цікаво, що послідовність, яка виконує роль термінатора в генах матричної РНК еукаріотів, не припиняє транскрипцію миттєво: РНК-полімераза зчитує ще 100–200 нуклеотидів і тільки тоді «відпадає» від ДНК. Зайві нуклеотиди потім відрізаються ферментами клітини.

Гени прокаріотів та еукаріотів відрізняються за будовою

Як ми вже зазначали, один із ланцюгів ДНК, а саме антизмістовний, є повністю комплементарним молекулі РНК, що синтезується на ньому РНК-полімеразою. Це означає, що якщо в пробірці ми додамо до цього ланцюга синтезовану на ньому РНК, то вони сформують дволанцюгову структуру на зразок тієї, яку формують два ланцюги ДНК. Але якщо ми додамо антизмістовний ланцюг ДНК до зрілої матричної РНК, що кодується цим геном, то виявиться, що кількість комплементарних ділянок буде не така вже й велика. Більша частина антизмістовної ДНК не буде комплементарна матричній РНК і формуватиме петлі. А комплементарна частина буде у вигляді кількох розрізнених ділянок (рис. 26.2).

Це пояснюється тим, що в еукаріотів після синтезу попередника матричної РНК із нього вирізаються невеличкі ділянки. Ці ділянки називають **інтронами**. Інтрони здебільшого не кодують амінокислотну послідовність білка. Вони безповоротно видаляються з молекули РНК у процесі її дозрівання. При цьому кодувальні ділянки, що залишилися, — **екзони** — з'єднуються між собою. Процес вирізання інтронів здійснюється в ядрі за участю малих ядерних РНК. Цей процес є невіддільною частиною дозрівання матричної РНК. Неймовірно, але інколи інтрони становлять до 90 % усієї послідовності гена! Виходить, що в ході дозрівання попередник мРНК укорочується в десять разів. Функції інтронів не до кінця вивчені. Їх вважають нащадками шкідливих послідовностей ДНК, що інфікували геном і безконтрольно розмножились у ньому (так звана егоїстична ДНК). За цією теорією вирізання інтронів — процес очищення генів від некодувальних послідовностей, що заразили їх. Проте клітини навчилися використовувати інтрони для того, аби кодувати кілька білків одним геном, збільшуючи цим різноманіття власних білків. Тому іноді інтрони все ж кодують ділянки амінокислотної послідовності білка. Припустімо, що в процесі вирізання один інтрон залишиться. Тоді інформація, що міститься в ньому, буде використана рибосоמוю для побудови молекули білка.

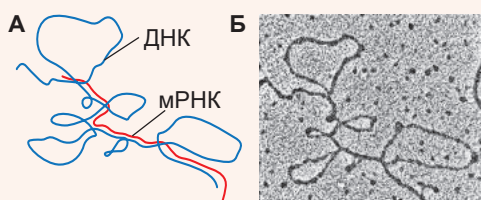


Рис. 26.2. Зв'язування зрілої мРНК та антизмістовного ланцюга ДНК

А. Схема. Б. Мікрофотографія.

1 В еукаріотів може бути багато стоп-кодонів. Зазвичай після головного розташовані кілька додаткових, щоб напевно припинити синтез білка. Більше того, як ми побачимо далі, у гені еукаріотів є ділянки, які будуть вирізані в процесі дозрівання матричної РНК. Ці ділянки не повинні транслюватися й часто містять стоп-кодони, аби запобігти синтезу неправильного білка в разі порушення їх вирізання.

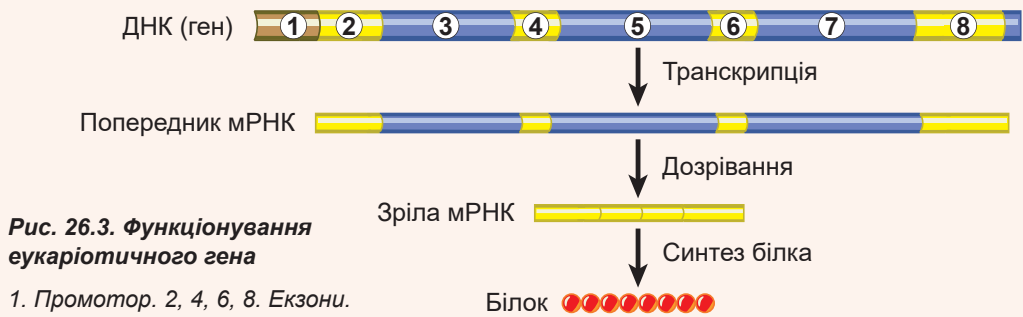


Рис. 26.3. Функціонування еукаріотичного гена

1. Промотор. 2, 4, 6, 8. Екзони.
3, 5, 7. Інтрони.

Цікаво, що в результаті цього процесу з одного гена утворюються різні матричні РНК, а з них — різні білки. Прикладом такого гена може бути ген фібронектину. Він містить фрагмент, що кодує ділянку РНК, яка в більшості клітин не вирізається, тобто розпізнається як екзон. Ця ділянка відповідає за зв'язування з білками міжклітинного матриксу, і її включення до молекули білка веде до формування **нерозчинної** форми фібронектину. Проте в клітинах печінки ця ділянка розпізнається як інтрон і вирізається. Це веде до формування **циркулювальної** форми фібронектину, розчиненої в плазмі крові. Таким чином, один ген кодує два білки. Вважається, що в людини так функціонує більшість генів, тому кількість білків у рази перевищує кількість генів, що кодують білки. Інтрони мають досить стає положення в генах, яке мало змінюється в процесі еволюції. Таким чином, гени, що кодують матричну РНК еукаріотів, мають уривчасту будову (рис. 26.3).

Ген прокаріотів значно відрізняється від еукаріотичного гена за будовою.

По-перше, у прокаріотичних генах немає інтронів. При цьому вся послідовність гена транскрибується безпосередньо до матричної РНК. По-друге, одна молекула матричної РНК зазвичай кодує кілька білків. Ділянка ДНК, що кодує цю мРНК, має назву **оперон** (рис. 26.4). При цьому всі гени, із яких побудований оперон, мають лише один промотор на початку оперону. Оперон об'єднує кілька генів білків, залучених до спільного процесу й тому синтезованих разом. Найвідомішими є лактозний оперон, що кодує три білки, які беруть участь у споживанні лактози, і триптофановий оперон, що кодує п'ять білків, які беруть участь в біосинтезі амінокислоти триптофану. Більшість генів прокаріотів об'єднані в оперони. Цікавим є те, що зрідка оперони трапляються і в еукаріотів.

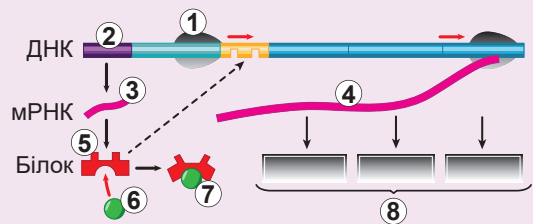


Рис. 26.4. Будова лактозного оперону

1. РНК-полімераза. 2. Ген білка-регулятора. 3. мРНК білка-регулятора. 4. мРНК трьох ферментів травлення лактози. 5. Білок-регулятор. 6. Лактоза. 7. Неактивний білок-регулятор. 8. Ферменти травлення лактози. Зверніть увагу, що білок-регулятор може заблокувати доступ РНК-полімерази до генів ферментів тільки за відсутності лактози в клітині.

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 14** Крім генів, що кодують ферменти, до складу оперонів входять і регуляторні гени. Опиши роботу такої регуляції на прикладі лактозного оперону бактерій.
- 15** Альтернативний сплайсинг значно розширює різноманіття білків організму. У чому суть цього процесу та до яких захворювань може призводити його порушення?

Доповнення VII

Гіпотеза «один ген — один білок»

Раніше вчені вважали, що кожному білку відповідає своя ділянка ДНК, яка має назву ген, і що один ген кодує один білок. Але вже наприкінці минулого століття виявилось, що один ген може кодувати кілька білків одразу, а для деяких ділянок ДНК кінцевим функціональним продуктом є навіть не білок, а молекула РНК.

Молекула РНК, отримана в ході транскрипції ДНК, не відразу бере участь у трансляції та синтезі поліпептидного ланцюга нового білка, а спершу зазнає істотної реорганізації — дозрівання. Щойно синтезована під час транскрипції молекула РНК — транскрипт — містить у собі екзони та інтрони. У ході дозрівання молекули РНК, окрім усього

Антон Абизов

Закінчив Харківський фізико-математичний лицей № 27 у 2005 році. Переможець всеукраїнських олімпіад і турнірів з біології. Ступінь бакалавра з фізики отримав в Московському фізико-технічному інституті, ступінь магістра з біології в Еколь Політехнік (Франція). Дисертацію на здобуття наукового ступеня доктора філософії захистив в Університеті Гренобль-Альпи. Зараз працює в Центрі дослідження запальних процесів INSERM у Франції.

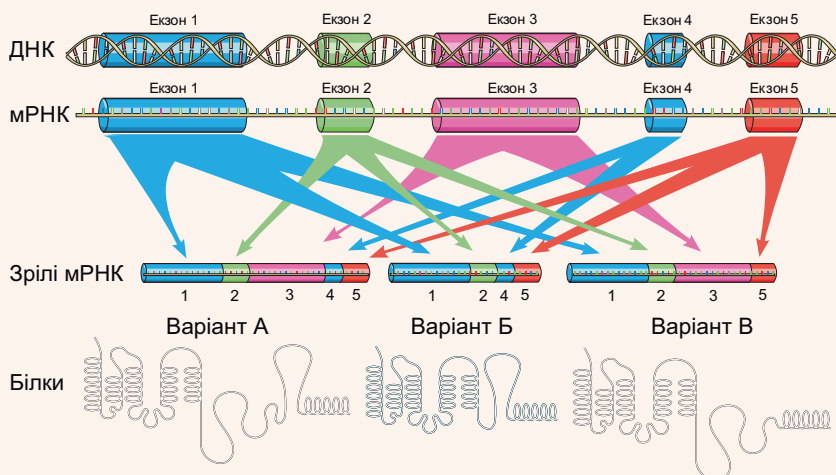


Рис. VII.1. Схема альтернативного сплайсингу гена з п'ятьма екзонами

У ході транскрипції синтезується ланцюг РНК, що містить інтрони та всі п'ять екзонів, але до зрілої мРНК потрапляють лише деякі екзони, тож у результаті виникає три варіанти мРНК, що відповідають трьом формам білкового продукту.

іншого, відбувається її сплайсинг: інтрони вирізаються, а екзони зшиваються разом, і така вже дозріла матрична РНК (мРНК) є основою для трансляції. За процес сплайсингу РНК у клітині відповідає цілий комплекс білків і молекул РНК — сплайсосома.

Але не завжди всі екзони зшиваються та потрапляють до мРНК. Деякі з них за певних умов у ході сплайсингу вирізаються разом з інтронами, а іноді деякі інтрони не вирізаються і залишаються в мРНК. У результаті цього явища, що має назву альтернативний сплайсинг, відбувається трансляція різних варіантів білка з того самого гена. Схематично процес альтернативного сплайсингу зображено на рисунку VII.1.

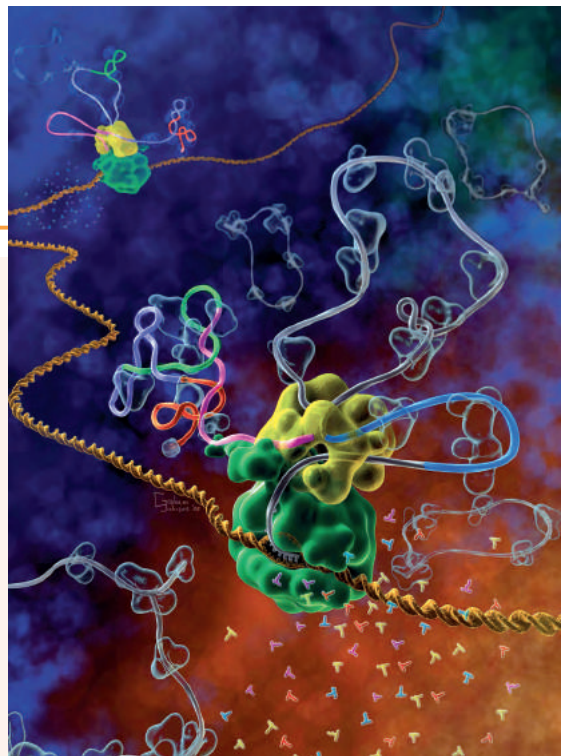
Альтернативний сплайсинг було відкрито наприкінці 1970-х рр. в аденовірусів, але його поширеність і значення для живих організмів вдалося зрозуміти лише нещодавно.

Зокрема, виходячи з гіпотези, що один ген кодує один білок, учені не могли пояснити, чому в людини лише 23 тисячі генів, що не набагато більше, ніж генів у геномі круглого черва *ценорабдітіса* (близько 20 000), але при цьому організм людини організований набагато складніше, ніж у круглих червів. Аналіз матричних РНК, проведений 2008 року вченими із США, показав, що альтернативному сплайсингу піддаються до 94 % генів людини. Водночас у *ценорабдітіса* альтернативний сплайсинг зачіпає лише близько 15 % генів. Виходить, що за подібної кількості генів в організмі людини синтезується набагато більше різних білків.

Найкраще альтернативний сплайсинг був вивчений у дрозофіли, яка впродовж десятиліть є улюбленим об'єктом різноманітних генетичних досліджень. Відмінності між самцями та самицями в цих плодових мушок визначаються каскадом взаємопов'язаних генів, що піддаються альтернативному сплайсингу. Наведемо приклад: стать у дрозофіл визначається кількістю Х-хромосом, яка впливає на альтернативний сплайсинг гена *Sxl*. При цьому функціональний білок *Sxl* зчитується лише в самиць. Цей білок регулює альтернативний сплайсинг гена *Tra*, у результаті його дії відбувається синтез функціонального білка *Tra*, знову-таки, лише в самиць. Своєю чергою, у нервовій системі дрозофіл білок *Tra* регулює альтернативний сплайсинг гена *Fru*, але вже таким чином, що білок на отриманій мРНК у самиць не утворюється. У підсумку функціональний білок *Fru* є лише в самців, і саме він визначає поведінкові навички, що потрібні їм для залицяння до самиць! У ході експерименту було доведено, що самиці-мутантки із «чоловічим» варіантом білка *Fru* теж залицяються до самиць.

Рис. VII.2. Альтернативний сплайсинг очима художника

Дві РНК-полімерази (зелений глобулярний білок) рухаються подвійною спіраллю ДНК (жовтогарячого кольору) у глибину рисунка, синтезуючи молекулу мРНК — транскрипт (зображений як стрічка). Синтезований транскрипт РНК містить різні екзони (кольорові ділянки) та інтрони (сірі ділянки стрічки). Сплайсосома (жовта глобулярна структура) вирізає черговий інтрон (сіра петля вгору) і з'єднує кінці синього та рожевого екзонів. У вже опрацьований ланцюг РНК (ліворуч від сплайсосоми) включений зелений екзон. А друга сплайсосома (у глибині рисунка), навпаки, вирізає зелений екзон зі свого ланцюга РНК. Вирізані інтрони, замкнені в кільця, пливуть геть від сплайсосоми.



§ 27. Геноми

Геном — сукупність спадкової інформації

Нагадаємо, що інформація про будову, розвиток і функціонування організмів зберігається в молекулах ДНК. Часто вона також зберігається у вигляді цитоплазматичних молекул РНК та у вигляді модифікацій білків, пов'язаних із ДНК. Проте частка такої інформації надзвичайно мала. Більша частина ДНК у клітині спаквана у вигляді комплексу з білками — хромосом. У бактерій зазвичай одна хромосома, в еукаріотів — багато.

Також клітини містять позахромосомну ДНК. У бактерій це плазміди — невеликі молекули ДНК, що часто зумовлюють патогенність або стійкість до антибіотиків. Плазміди дуже різноманітні та, як правило, дають ту чи іншу перевагу в середовищі існування. Так, у присутності антибіотика бактерії, що мають плазмід, яка несе гени стійкості, отримують перевагу порівняно з бактеріями, позбавленими такого захисту. На щастя для бактерій (і на жаль для нас!), вони можуть обмінюватися своїми плазмідами, поширюючи гени стійкості. Однак якщо антибіотик вилучити із середовища, у якому ростуть бактерії (тобто стійкі бактерії більше не отримуватимуть переваги), то бактерії поступово почнуть втрачати ці плазміди.

Плазміди також були виявлені в деяких одноклітинних еукаріотів: хлорели, хламідомонади та хлібопекарських дріжджів. Використовуючи методи генної інженерії, учені можуть вводити плазміди до еукаріотичних клітин спеціально, щоб примусити їх синтезувати той чи інший білок або РНК. Проте в еукаріотів у великій кількості наявні позахромосомні ДНК іншого типу — ДНК органел. Мітохондрії та хлоропласти також несуть молекули ДНК, що кодують частину білків і РНК цих органел (рис. 27.1). Із ДНК мітохондрій, хлоропластів і плазмід пов'язана так звана **цитоплазматична спадковість**, тобто така, яку забезпечують структури поза ядром. Сукупність усієї спадкової інформації у вигляді ДНК, що міститься в клітині організму, називають **геномом**¹.

Рис. 27.1. Строкате листя багатьох рослин — яскравий приклад ознаки, яка визначається генами хлоропласта

У білих частинах листя є хлоропласти, у яких у результаті мутації в їхній ДНК порушений синтез зеленого пігменту хлорофілу. Ці хлоропласти не можуть здійснювати фотосинтез, а людина, розводячи такі рослини з декоративною метою, побічно сприяє поширенню цієї мутації.



¹ Нагадаємо, багато вірусів мають РНК-геном. Крім того, у багатьох багатоклітинних організмів сукупності ДНК відрізняються в різних клітинах і тканинах, тому правильніше використовувати визначення геному як сукупності ДНК у зиготі — клітині, що є результатом злиття статевих клітин — гамет.

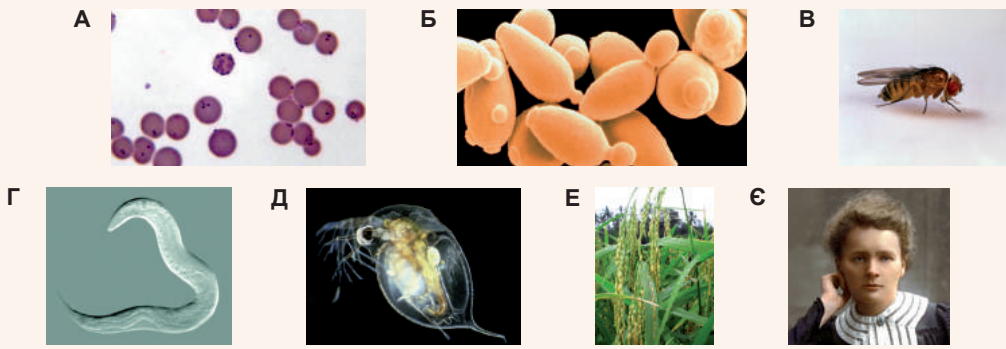


Рис. 27.2. Приклади організмів та розміри їхніх геномів

А. Мікоплазми в еритроцитах людини (500 генів). **Б.** Пекарські дріжджі (5800 генів). **В.** Плодова мушка дрозофіла (13 600 генів). **Г.** Круглий черв ценорабдітіс (18 500 генів). **Д.** Гіллястувусий рачок дафнія (31 000 генів). **Е.** Рис посівний (40 000 генів). **Є.** Людина розумна (23 000 генів).

Кількість генів у клітині не залежить від складності організму

Кількість генів у геномах різних організмів значно варіюється. Зазвичай втримується таке правило: в еукаріотів генів більше, ніж у прокаріотів, у багатоклітинних організмів більше, ніж в одноклітинних (рис. 27.2). Варті уваги внутрішньоклітинні паразити, у яких генів менше, ніж у їхніх непаразитичних родичів. Так, у вільноживучих бактерій мінімальний набір становить приблизно 1500 генів, а у бактерій внутрішньоклітинних паразитів (наприклад, у мікоплазм, різні види яких спричиняють у людини атипову пневмонію та захворювання статевої системи) — приблизно 500 генів. В одноклітинних еукаріотів мінімальна кількість генів становить приблизно 5000, у багатоклітинних — 13 000. У вищих рослин і ссавців — зазвичай 25 000 генів. Однак кількість генів усередині груп може значно варіюватися. Так, геном плодової мушки дрозофіли містить 13 600 генів. А в мікроскопічного круглого черва ценорабдітіса, який мешкає у рослинності, що гниє, — 18 500. Рекордсменом за кількістю генів серед досліджених геномів тварин є крихітний рачок дафнія — 31 000 генів. У цьому він значно випередив людину з її 23 000 генів. Однак геном рису посівного ще більший — 40 000 генів. Пояснюється це тим, що в дафнії та рису більшість генів у геномі мають по кілька копій. Розмір геному також не завжди пропорційний кількості генів. У пекарських дріжджів 5800 генів при розмірі геному у 12,2 млн пар нуклеотидів, а в дріжджів іншого виду — 5000 генів, хоча геном довший — 14,1 млн пар нуклеотидів. Цей парадокс пояснюється тим, що в геномі, окрім генів, є ще й **некодувальна ДНК**.

Не вся ДНК еукаріотів складається з генів

На запитання, що міститься в геномі, перша відповідь, яка спадає на думку, — гени. Справді, гени — це обов'язковий компонент геномів усіх живих організмів¹. Утім гени не розташовані один за одним у вигляді неперервного ланцюга — між ними є **міжгенна ДНК**. Ця частина ДНК не кодує молекули РНК, і транскрипція

¹ У рослин, щоправда, є особливі інфекційні РНК — віроїди, що з датні самостійно розмножуватися, не несучи в собі при цьому жодного гена. Звісно, такі РНК не більше живі, ніж віруси.

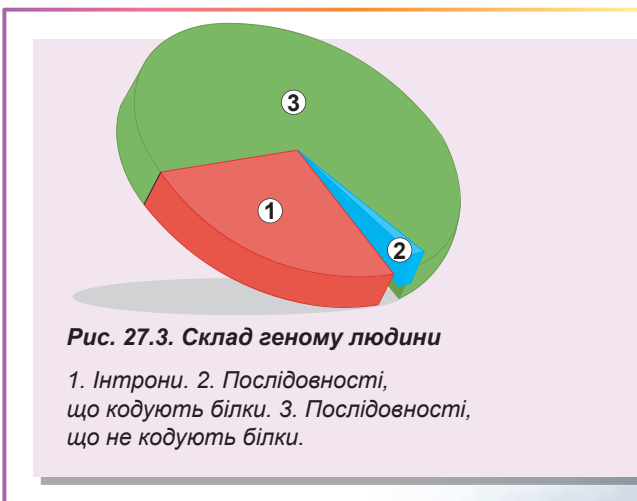
на них відбувається¹. Частота мутацій у цих ділянках дуже висока, адже мутації в них зазвичай не призводять до порушень роботи організму. Такі мутації нешкідливі та, на відміну від мутацій у генах, не видаляються, бо ні на що не впливають. У бактерій такі міжгенні проміжки дуже короткі й представлені лише кількома нуклеотидами. Але якщо ми зазирнемо до послідовностей ДНК людини, то, на свій подив, виявимо, що проміжки між генами можуть бути утворені тисячами, десятками тисяч і навіть сотнями тисяч пар нуклеотидів некодувальної ДНК.

У людини лише невеличка частина ДНК кодує білки

У людини ДНК, що кодує РНК і білки, становить лише 1,5 % від всієї ДНК хромосом. Наявність такого величезного некодувального геному в еукаріотів (особливо багатоклітинних) тривалий час залишалася загадкою для вчених. Спочатку його вважали непотрібним і зневажливо називали «сміттьєвою ДНК». Однак виявилось, що ця ДНК не така вже й непотрібна². Отже, розглянемо, які послідовності є в геномі людини (рис. 27.3).

Як ми вже з'ясували, екзони, що кодують РНК та білки, становлять 1,5 % ДНК. На інтрони припадає приблизно 26 %. Ще приблизно 25 % становить некодувальний міжгенний матеріал, що включає регуляторні елементи, а також мертві нефункціональні гени, що колись працювали. Понад 5 % представлено повторами різного ступеня складності: від простих (типу ...АЦАЦАЦАЦ..., і так сотні разів) до значно складніших.

Проте найбільша частина геному, що залишилася (приблизно 45 %), — це так звана рухлива ДНК. Ця ДНК здатна так чи інакше змінювати своє положення в геномі й навіть розмножуватися в ньому, збільшуючи кількість своїх копій. Значна частина цієї ДНК (понад 8 %) — загиблі віруси, що колись вбудувались у геном наших предків, але втратили свою патогенність. Тепер вони пасивно подорожують із нами в часі. Велика частина цієї рухливої ДНК стала «нерухомою»: отримала мутації, що позбавили її здатності «стрибати» по геному. Але послідовність нуклеотидів свідчить про її походження від більш «динамічних» предків. Рухлива ДНК належить до так званої «егоїстичної» ДНК. Вона живе в геномі власним життям, розмножується, може навіть нашкодити ненавмисно. Уявіть собі, що фрагмент такої «стрибальної» ДНК раптом вбудується до екзону гена, що кодує білок. Це практично невідворотно призведе до того, що ген утратить свою функцію цього гена. Багато «мертвих» генів у нашому геномі несуть у собі сліди подібних «бомбардувань». Щоправда, клітина має системи захисту геному від такої «бурхливої» ДНК і намагається її приборкати. Клітина навіть використовує цю ДНК у своїх цілях. Питання, пов'язані з «егоїстичною» ДНК, учені продовжують активно досліджувати і зараз.



1 Останні дослідження показують, що вона все-таки відбувається, проте здійснюється дуже своєрідно й невідомо навіщо.

2 Хоча сміття там теж багато.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1** У результаті дослідження клітини організму вдалося виявити там усього лише одну хромосому й кілька плазмід. Найімовірніший об'єкт дослідження — це
- А** людина
 - Б** метелик лимонниця
 - В** черв ценорабдітіс
 - Г** хлорела
 - Д** дизентерійна бактерія
- 2** До цитоплазматичної спадковості НЕ належить такий вид спадкового матеріалу, як
- А** ДНК плазмід
 - Б** мітохондріальна ДНК
 - В** ДНК хлоропластів
 - Г** ДНК амілопластів
 - Д** хромосомна ДНК еукаріотів
- 3** Правильний порядок розташування організмів за зростанням кількості генів у їхньому геномі такий:
- А** мікоплазма — ведмідь — амеба
 - Б** туберкульозна паличка — хлібопекарські дріжджі — тушкан
 - В** бактерія ангіни — дафнія — плодова мушка
 - Г** людина — черв ценорабдітіс — хлорела
 - Д** рис — білка — молочнокисла бактерія
- 4** Виберіть правильне твердження.
- А** у геномі паразитів генів більше, ніж у геномі непаразитичних родичів
 - Б** у геномі багатоклітинних еукаріотів генів більше, ніж у геномі одноклітинних
 - В** кількість генів у геномі зменшується через їх копіювання
 - Г** у геномі рису генів стільки ж, скільки і у геномі людини
 - Д** у геномі людини генів більше, ніж у геномі дафнії
- 5** Небезпечність рухливої ДНК у тому, що вона
- А** може розірвати ДНК
 - Б** знищує РНК
 - В** блокує транскрипцію
 - Г** розриває гени білків
 - Д** споживає енергію клітини

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Чому курс приймання антибіотиків потрібно проходити до кінця, навіть якщо симптоми зникли?
- 7** Чому строкати рослини доволі поширені в оранжереях, але їх майже немає в дикій природі?
- 8** Назвіть властивості організму, від яких залежить кількість генів у геномі.

- 9** Які частини геному людини найстабільніші та найконсервативніші й чому?
- 10** У яких формах існує ДНК у клітинах еукаріотичних і прокаріотичних організмів? Чим зумовлені відмінності?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Мітохондріальна міопатія спричинена порушеннями в ДНК мітохондрій людини. Чому захворювання передається від хворої матері до дитини і не передається від хворого батька?
- 12** Як мобільним генетичним елементам удається «подорожувати» геномом? Чи є вони корисними для організму?
- 13** Які гени є в ДНК хлоропластів? Чому для клітини виявилось вигідніше зберігати їх там, ніж у хромосомах ядра?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 14** Міжгенні ділянки в геномі людини можуть бути використані для ідентифікації особи. Які частини геному для цього використовують і як?
- 15** Розмір геному виявляється не пов'язаним із його складністю та неабияк відрізняється навіть у споріднених організмів. Учені називають це парадоксом величини С. Як сучасна наука пояснює цей парадокс?

Доповнення VIII

Які геноми розшифровано?

Розшифрувати геном організму — означає дізнатися послідовність нуклеотидів у його нуклеїнових кислотах. Саме ця послідовність і визначає, як буде влаштований той чи інший організм.

Першим розшифрованим (учені кажуть «секвенованим»¹) геномом був геном бактеріофага MS2. Бактеріофаги — це віруси бактерій, і їм пощастило бути першими розшифрованими не тому, що вони суперважливі. Просто 1976 року, коли геном бактеріофага MS2 розшифрували, була дуже доступна його нуклеїнова кислота — РНК. І ця РНК виявилася надкороткою: лише 3569 нуклеотидів та 4 гени для синтезу чотирьох білків.

Більшість організмів зберігає свою спадкову інформацію у вигляді молекули ДНК, яка більш стабільна. І наступним кроком мало б стати розшифрування її послідовності. І тут знову бактеріофагові пощастило увійти в історію: наукова група Фредеріка Сенгера розшифрувала послідовність нуклеотидів у ДНК бактеріофага фХ174. У ній виявилось 5386 пар нуклеотидів та 11 генів.

Розміри розшифрованих геномів зростали, як і «апетити» дослідників. До 1995 року вдалося розшифрувати геном першого клітинного організму. Ним виявилася бактерія гемофільна паличка, у геномі якої було близько 1,8 млн пар нуклеотидів і 1789 генів.

Микита Каліберда



Закінчив Львівську загальноосвітню школу № 50 імені А. С. Макаренка у 2003 році. Навчався у Львівському національному університеті імені Івана Франка. Магістерську роботу виконав в Інституті біології клітини НАН України. Працює вчителем біології та хімії у Львівській загальноосвітній школі № 50 імені А. С. Макаренка. Член журі Всеукраїнського турніру юних хіміків.

¹ Від англійського *sequence* — послідовність.

Першим еукаріотичним організмом із секвенованим геномом стали хлібопекарські дріжджі. На радість науковому світу, перехід від прокариотів з однією хромосомою до еукаріотів із великою кількістю хромосом (а отже, і молекул ДНК) відбувся легко й без проблем. Для еукаріотів геном — це спадковий матеріал гаплоїдного набору хромосом. Уже 1996 року послідовність усіх 12 млн пар нуклеотидів 16 хромосом дріжджового геному була опублікована в науковому журналі *Science*. Виявилося, що для життя одного з найпростіших ядерних організмів потрібно всього лише 6692 гени!

А як щодо складніших — багатоклітинних організмів? Першою твариною з розшифрованим геномом виявився круглий черв центорабдітіс завдовжки 1 мм. У кожній із його тисячі клітин аж 103 млн пар нуклеотидів і 20,4 тисячі генів. Першою «розшифрованою» рослиною стала різущка Таля (учені називають її арабідопсисом). Ця рослина, що росте і в Україні, у геномі має 5 хромосом із 136 млн пар нуклеотидів, що кодують 27,7 тисяч генів.

Такі успіхи надихнули на секвенування геному найважливішого організму, на думку людини, — Людини розумної! Проект «Геном людини» було розпочато 1990 року, а повний геном опубліковано 2003 року. Однак невеликі ділянки ДНК (близько 1 %) і до сьогодні розшифрувати не вдалося через особливості їхньої організації та методів секвенування. Геном людини містить 3,1 млрд пар нуклеотидів і близько 23 тисяч генів. У жінок, щоправда, менше на 57 млн пар нуклеотидів (близько 2 %) та на 71 ген через відсутність Y-хромосоми. Багатьом ученим виявилось дивним те, що генів у людини майже стільки ж, скільки й в одноміліметрового черва центорабдітіса, хоча пар нуклеотидів у 30 разів більше!

На сьогодні рекордсменом серед розшифрованих геномів є геном ячменю, що містить 5,3 млрд пар нуклеотидів. Хоча є геноми й більші, але вони ще не секвеновані.

На кінець 2016 року було розшифровано нуклеотидні послідовності геномів близько 140 багатоклітинних тварин і 150 найпростіших, 45 рослин, 200 грибів і кількох десятків тисяч видів бактерій та архей.

Щоб геном було розшифровано, організм має бути важливим для науки, побуту чи промисловості. Так, кишкова паличка, плодова мушка, миша чи шимпанзе є модельними організмами, тобто класичними біологічними об'єктами, які використовують для вивчення різноманітних процесів і закономірностей. Тому, аби краще розуміти, що відбувається з ними під час експериментів, треба знати, які гени в них є та як вони працюють. Окрім того, розшифрування геномів вірусу грипу, бактерій туберкульозу та дифтерії, малярійного плазмодія важливі, щоб створювати ліки проти хвороб, які вони спричиняють. Геноми пшениці, картоплі й корови важливі для сільського господарства: знаючи ці геноми, можна поліпшити продуктивність цих видів чи краще захистити їх від хвороб. Ось чому геноми всіх названих організмів уже секвеновано.

Крім того, що менший геном організму, то простіше та дешевше його розшифрувати. Невеличкі геноми бактерій швидко й дешево піддаються секвенуванню. Саме тому геноми багатьох видів бактерій на сьогодні вже розшифровані.

З упровадженням нових, автоматизованих та економніших методик ціна секвенування постійно знижувалася. Якщо на початку 2000-х років ціна розшифрування 1000 нуклеотидів була близько 5000 доларів США, то зараз вона становить менше одного centa. Тобто лише за 15 років ціна впала у півмільйона разів! Сьогодні секвенування людського геному обійдеться лише в 1000 доларів США, хоча весь проект «Геном людини» коштував 18 млн доларів! Імовірно, зовсім скоро за ціною нового смартфона можна буде отримати всю нуклеотидну послідовність власного геному!



Рис. VIII.1 Логотип проекту «Геном людини»

§ 28. Клітинний цикл. Мітоз

Клітинний цикл — період існування клітини від моменту її виникнення до наступного поділу

Розмноження — невіддільна складова життя. Усі живі організми — це самовідтворювані системи, тобто такі, що здатні розмножуватися¹. Розмноження властиве й найдрібнішій одиниці живої природи — клітині. Розмноження клітини потребує реплікації ДНК: клітини розмножуються шляхом поділу з утворенням двох ідентичних. Найпростішим є процес поділу бактеріальної клітини. Здебільшого в бактерій одна-єдина хромосома, подвоєння якої відбувається одночасно з діленням клітини. Плазміді бактерій зазвичай представлені великою кількістю копій (від 10 до 1000 копій на клітину). Вони випадковим чином розподіляються між двома нащадками, проте завдяки великій кількості копій до кожної клітини потрапляє щонайменше кілька з них, що забезпечує їх передавання та збереження. Приблизно в такий самий спосіб здійснюється розподіл мітохондрій і хлоропластів у більшості еукаріотів. Вони розмножуються незалежно від ядерного геному, а потім, у процесі поділу, розподіляються між нащадками².

Але з ядерним геномом усе набагато складніше. Річ у тім, що великі геноми еукаріотів організовані у вигляді кількох окремих хромосом, які наявні в ядрі у фіксованій кількості копій (однієї чи кількох). Для таких клітин виникає проблема розподілу хромосом між клітинами-нащадками. Ця проблема спричинила виникнення в еукаріотів складно організованого процесу поділу ядра зі збереженням кількості хромосом — **мітозу**. У ході мітозу відбувається розподіл хромосом материнської клітини між двома дочірніми, а потім — поділ цитоплазми між дочірніми клітинами. Важливою особливістю еукаріотів є обов'язкове розділення в часі процесів реплікації ДНК і клітинного поділу³. Клітина еукаріотів, чи то самостійний організм, чи то клітина ембріона тварини, послідовно проходить стадії реплікації геному та поділу. Таке чергування в життєвому циклі клітини стадій, що повторюються, називається **клітинним циклом**.

Інтерфаза — період між поділами клітини

Як ми вже з'ясували, клітинний поділ в еукаріотів розподілений у часі з реплікацією ДНК. Тому за проміжок часу між двома мітозами (клітинними поділами) має відбутися реплікація всього ядерного геному. Цей проміжок часу між двома мітозами називають **інтерфазою**. При цьому кількість ДНК у ядрі збільшується вдвічі. Якщо в клітинах організму є по одній копії кожної молекули ДНК, то в процесі реплікації їхня кількість подвоюється. У клітинах хлібопекарських дріжджів одразу після клітинного поділу в ядрі міститься 16 різних молекул ДНК (16 хромосом). Перед наступним поділом кількість молекул ДНК подвоюється — їх стає 32. А от у людини в ядрі є 2 копії⁴ кожної з 23 молекул ДНК (одну копію ми успадкували від батька,

- 1 Цю здатність утрачають деякі особини в суспільних комах і ссавців.
- 2 Виняток становлять деякі одноклітинні водорості, що мають лише один хлоропласт. У такому разі поділ хлоропласта суміщений із поділом клітини.
- 3 У бактерій зазвичай немає особливого обмеження щодо часу реплікації. За найсприятливіших умов вона відбувається практично безперервно, генеруючи нові й нові хромосоми, що розподіляються між нащадками. У подібний спосіб реплікується ДНК мітохондрій і хлоропластів.
- 4 Щоправда, це не ідентичні копії: вони подібні за складом генів і їх розташуванням, але самі гени можуть відрізнитися.

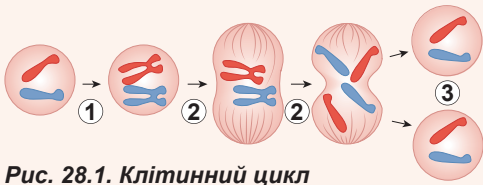


Рис. 28.1. Клітинний цикл

1. Реплікація ДНК.
2. Мітоз.
3. Дві диплоїдні клітини.

другу — від матері), тобто 46 молекул ДНК (хромосом). Перед мітозом кількість їх подвоюється — у клітині з'являється 4 копії кожної з молекул ДНК.

Як ми пам'ятаємо, в еукаріотів ДНК утворює стійкі комплекси з білками — хромосоми, у вигляді яких вона й існує в клітині. Відразу після мітозу ядро клітини людини містить 46 молекул ДНК, організованих у вигляді 46 паличкоподібних хромосом. У такому стані перебуває ДНК більшості клітин нашого тіла. Перед черговим клітинним поділом кількість ДНК, як ми щойно з'я-

сували, має подвоюватися. Але при цьому нова й стара молекули ДНК залишаються фізично з'єднаними одна з одною, не розділяючись на окремі хромосоми. У цей момент паличкоподібна хромосома набуває Х-подібної форми. Про таку хромосому кажуть, що вона складається із двох хроматид. Кожна хроматида відповідає цілій хромосомі до реплікації ДНК. Розподіл хроматид відбудеться тільки під час мітозу¹ (рис. 28.1).

Як ми знаємо, еукаріотичні хромосоми значно довші за прокаріотичні, тому для пришвидшення їхнього подвоєння реплікація ініціюється одразу в кількох точках хромосоми. Реплікативні вилки рухаються назустріч одна одній і потім зливаються. Дуже важливою особливістю реплікації в еукаріотів є те, що кожна точка початку реплікації спрацьовує лише один раз за весь клітинний цикл, тому ДНК подвоюється вся, рівномірно по всій довжині, і тільки один раз. Цим реплікація еукаріотичних хромосом значно відрізняється від реплікації прокаріотичних.

Мітоз відбувається в кілька стадій

Тепер докладніше розглянемо, як відбувається поділ, на прикладі клітини людини. За час інтерфази відбулася реплікація ДНК, і зараз у ядрі 92 молекули ДНК (по 4 копії кожної з 23), які організовані у вигляді 46 Х-подібних хромосом.

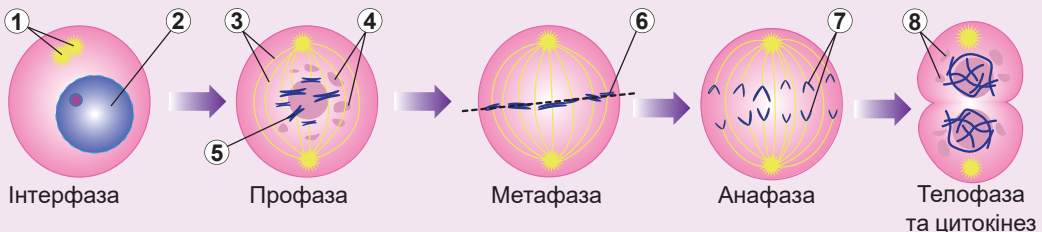


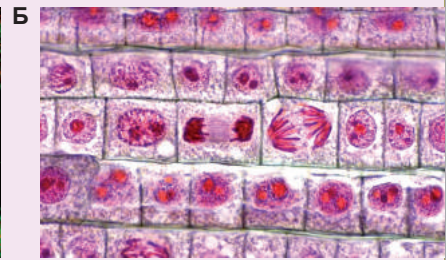
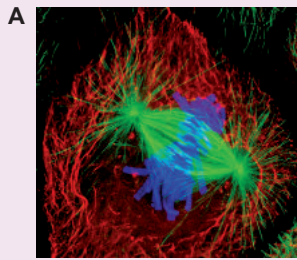
Рис. 28.2. Інтерфаза та фази мітозу

1. Клітинний центр.
2. Ядро.
3. Веретено поділу.
4. Фрагменти ядерної оболонки.
5. Хромосома.
6. Метафазна пластинка.
7. Дочірні хромосоми.
8. Формування ядерної оболонки.

¹ Зрозуміло, що після подвоєння ДНК хромосома людини не набуває точнісінько такої форми: у ядрі вона виглядає пухкою, неупорядкованою. Ущільнення хромосоми та набуття нею гарної Х-подібної форми відбудеться безпосередньо в мітозі.

Рис. 28.3.

А. Метафаза мітозу тваринної клітини, забарвлення флуоресцентними антитілами. Сині — хромосоми, зелені — нитки веретена поділу.
Б. Різні стадії мітозу в клітинах кореня цибулі.



Мітоз відбуватиметься послідовно, у кілька фаз. Довжина й особливості цих фаз відрізняються в різних типів клітин, однак послідовність та основні ознаки залишаються незмінними. Ось стислий опис фаз мітозу (рис. 28.2).

Профаза — перша стадія мітозу. У профазі відбувається ущільнення хромосом: вони набувають Х-подібної форми. Цей процес має назву **спіралізація хромосом**. Під кінець профазы ядерна оболонка розпадається й формується особлива структура цитоскелета — **веретено поділу**. Воно тягнеться від полюсів клітини до її екватора. Веретено поділу відповідальне за чіткий розподіл хромосом між дочірніми клітинами.

Метафаза: усі хромосоми вишиковуються в площині екватора клітини, формуючи метафазну пластинку (на рисунках зазвичай зображують її поперечний зріз, тому вона нагадує лінію). Кожна з хромосом з'єднується з нитками веретена поділу завдяки своїм центромерам, при цьому різні хроматиди взаємодіють із нитками, спрямованими до різних полюсів клітини.

Анафаза — дуже важливий етап мітозу. Тут необхідно зауважити таке. По-перше, набір ДНК у клітинах людини і так подвоєний, до мітозу клітина, насправді, вступає з чотирикратним набором ДНК. Він ділиться на два подвійні. По-друге, хоча кожна з хромосом у людини представлена у вигляді двох копій, проте **ці копії не ідентичні одна одній**. Материнська та батьківська хромосоми відрізняються деякими послідовностями ДНК. В інтерфазі ДНК подвоюється й при цьому Х-подібна хромосома складається з **двох ідентичних хроматид**. В анафазі нитки, приєднані до хроматид, починають скорочуватися, відтягуючи при цьому хроматиди в різні боки. Хроматиди розходяться, перетворюючи Х-подібну хромосому на дві паличкоподібні. У результаті подвоєний набір ДНК розпадається на два однакові. Але тепер кожна хромосома складається не з двох хроматид, як на початку мітозу, а лише з однієї.

Телофаза: кожен набір хромосом починає оточувати власна ядерна оболонка, а веретено поділу остаточно розпадається. Хромосоми втрачають свою ущільнену структуру — деспіралізуються.

Клітина починає фізичний поділ — **цитокінез**. У тварин цитокінез здійснюється завдяки формуванню перетяжки між двома дочірніми клітинами. Ця перетяжка скорочується та розривається, звільняючи клітини одна від одної. Розгляньте рисунок 28.3, де зображено мітоз у тваринній і рослинних клітинах. А поспостерігати за тим, як відбувається мітоз в ембріона плодової мушки, ви можете, **переглянувши відео за посиланням**.....



Результат мітозу — дві нові клітини, ідентичні материнській

У результаті мітозу одна клітина поділяється на дві ідентичні, із такою самою кількістю хромосом, але вдвічі меншою, ніж була до поділу, кількістю ДНК. Потім ці клітини в процесі інтерфази подвоюють набір ДНК, а потім знову приступають до мітозу. Таким чином, клітини, що діляться мітозом, зберігають набір хромосом і залишаються генетично ідентичними одна одній.

Абсолютна більшість клітин нашого тіла не ділиться. Вони мають 46 паличко-подібних хромосом у ядрі. У таких клітинах клітинний цикл зупинився на певному етапі. А є клітини, як-от клітини ростового шару епідермісу шкіри, що діляться безперервно. Деякі з клітин зазвичай не діляться, але можуть приступити до процесу реплікації ДНК і наступного поділу. Такі, наприклад, гепатоцити — клітини печінки. Як відомо, печінка може відновлюватися після вирізання її частин під час хірургічної операції. Але не всі клітини можуть так відновити клітинний цикл. До прикладу, нейрони людини не можуть вступати в мітоз після того, як спеціалізуються й знаходять свої позиції в нервовій системі. Отже, біологічне значення мітозу полягає в забезпеченні росту багатоклітинного організму шляхом утворення нових клітин. Процеси регенерації й оновлення тканин також ґрунтуються на цьому типі клітинного поділу. Ба більше, мітоз — основний спосіб розмноження одноклітинних еукаріотів.

Контрольні точки клітинного циклу — місця перевірки готовності до наступних процесів

Клітинний цикл — доволі складний процес, що потребує суворого контролю з боку клітини. Стадії мають йти одна за одною, при цьому кожна наступна стадія мусить починатися тільки після повного завершення попередньої. Якщо мітоз почнеться до завершення реплікації ДНК, то це невідворотно призведе до розривів ДНК і порушення фізичної цілісності хромосом. Початок розходження хромосом в анафазі до того, як нитки веретена поділу зв'язалися з усіма хромосомами, може призвести до нерівномірного розподілу хромосом між дочірніми клітинами: одна може отримати зайві хромосоми, а інша — недоотримати їх.

У клітинному циклі є певні **контрольні точки**, проходження яких можливе лише після завершення попередньої фази клітинного циклу та гарантує перехід до наступної. Є три основні контрольні точки. Перша з них відповідальна за початок процесу реплікації ДНК і підготовки до поділу. Друга — за перевірку якості та повноти реплікації та готовності до мітозу. Третя вже в самому мітозі — за перевірку приєднання ниток веретена поділу до хромосом. Ця контрольна точка запускає анафазу.

Вивчення проходження першої контрольної точки, відповідальної за вступ до клітинного поділу, допоможе вдосконалити методи регенерації органів і тканин. Однак є й інша причина важливості її дослідження. Неконтрольоване входження клітин до мітозу є однією з основних причин смертності в сучасному світі. Клітина організму, що починає безперервно й неконтрольовано вступати в процес клітинного поділу, у підсумку формує пухлину. Дослідження контролю клітинного циклу можуть пролити світло на те, як стримувати та навіть перемогти рак.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Клітина людини має 92 хромосоми в
А інтерфазі Б профазі В метафазі Г анафазі Д телофазі

- 2 Необхідність мітозу в еукаріотів зумовлена
А високою швидкістю поділу Б довгою хромосомою
В великою кількістю хромосом
Г великою кількістю мітохондрій і хлоропластів у клітині
Д великою кількістю плазмід

- 3 Дві приблизно однакові за об'ємом клітини утворюються в результаті процесу
А конденсації хромосом Б цитокінезу В формування веретена поділу
Г інтерфази Д реплікації

- 4 На мікрофотографії зображено клітину, що перебуває на стадії
А профази
Б метафази
В анафази
Г телофази
Д інтерфази



- 5 Кількість спадкового матеріалу подвоюється під час
А профази Б метафази В анафази Г телофази Д інтерфази

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6 Швидше та частіше поділ клітини відбувається в еукаріотів чи прокариотів? Чим це зумовлено?
- 7 На зображенні стадій мітозу в клітинах кореня цибулі (рис. 28.3) знайдіть різні фази мітозу. Поясніть, на підставі яких критеріїв вам удалося це зробити.
- 8 Хромосоми вихідної клітини подібні, але дещо різняться, оскільки отримані від різних батьків. Чи збережеться така відмінність у клітинах, що утворилися в результаті поділу, і чому?
- 9 Для яких клітин характерні коротка інтерфаза та частий мітоз? Чому неможливе послідовне проходження двох мітозів без інтерфази?
- 10 Чи відбувся б мітоз без однієї з фаз? Спрогнозуйте наслідки вилучення різних фаз із мітозу.

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11 Які клітини організму дорослої людини не здатні ніколи ділитися? Від чого залежить така особливість названих клітин?
- 12 Веретено поділу — це не просто нитки-гумки, а складний механізм. Які частини є у веретена поділу? Як працює веретено, що стягує хромосоми до полюсів?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13 У результаті втрати клітиною контролю за клітинним циклом в організмі починає рости пухлина. Які відмінності між доброякісними та злоякісними пухлинами? Як із пухлинами можна боротися?
- 14 До яких наслідків призводить неправильне розходження хромосом в анафазі? Від чого залежить частота таких порушень?
- 15 Нові клітини можуть утворюватися зі стовбурових клітин, що постійно діляться. Схарактеризуй особливості стовбурових клітин. Як ці клітини використовують у медицині?

Доповнення IX



Арсеній Забірник

Закінчив Харківський фізико-математичний лицей № 27 у 2004 році. Переможець всеукраїнських олімпіад і турнірів з біології. Навчався в Харківському національному університеті імені В. Н. Каразіна. Захистив дисертацію на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук в Інституті молекулярної біології і генетики в Санкт-Петербурзі. Зараз працює в Інституті фундаментальної медицини Університету Осло.

Ракові клітини не можуть припинити ділитися

Рак — це один із різновидів злоякісних пухлин, що виростають із клітин епітеліальної тканини. Проте частіше термін «рак» вживаються у ширшому розумінні — для позначення всього спектру захворювань, пов'язаних із розвитком злоякісних пухлин. Є багато теорій розвитку раку, але всі вони відображають лише різні сторони одного процесу: ушкодження генетичного матеріалу клітини, що призводить до втрати контролю над поділом клітин і в результаті до виникнення пухлини. За оцінками учених, щоб клітина стала раковою, у ній має послідовно накопичитися від

3 до 10 незалежних мутацій. Ці мутації порушують функціонування генів, що пригнічують пухлину і, навпаки, активують гени, що сприяють раковому перетворенню. Щодня в організмі людини утворюються клітини, які мутували та з яких може розвинути рак, але його розвиткові перешкоджає багато бар'єрів. Лише клітина, що здолала їх усі, стає раковою.

Пухлинна клітина має стати самодостатньою щодо отримання сигналів початку поділу, оскільки в нормі для початку поділу клітині потрібно отримати стимул іззовні у вигляді фактору росту. Ракові клітини можуть уникати цієї залежності шляхом синтезу власних факторів росту. Крім того, у деяких ракових клітинах виявляються мутантні форми специфічних білків, які поводяться, як запала кнопка дверного дзвінка: посилають постійні сигнали до поділу клітини. Але цього замало для безконтрольного поділу клітин, оскільки він буде зупинений сигналами припинення росту, що йдуть від нормальних клітин навколо. Проте ракові клітини можуть набувати несприйнятливості до таких сигналів.

Зазвичай пухлина та її численні колонії (метастази) виникають із лише однієї первісної ракової клітини. І для того щоб із мікроскопічної клітини могла виникнути пухлина, ракові клітини повинні мати здатність до постійного поділу та росту. У нормі більшість клітин організму має здатність ділитися обмежену кількість разів (близько 50). Це обмеження зумовлене скороченням при кожному поділі особливих послідовностей на кінцях хромосом — теломер. Після критичного вкорочення теломер клітини гинуть. А ракові клітини можуть синтезувати фермент теломеразу, що «добудовує» теломери після кожного поділу.

У нормі клітина з порушеннями поділу та спеціалізації знищується. Але ракові клітини набувають здатності уникати свого виявлення та знищення. Крім того, ракові клітини стають несприйнятливими до зовнішніх механізмів, що запускають знищення клітини. Вони також успішно маскуються, щоб їх не виявили антитіла й імунні клітини-кілери.

Здавалося б, дивно, що ракова клітина долає всі ці, а також багато інших, не згаданих тут, бар'єрів. Насправді ж, тут нічого дивного немає: вона вже бореться не на самоті! Ракова клітина починає ділитися, і при цьому механізми запобігання мутаціям і геномним перебудовам уже значно порушені. У результаті виникають дочірні клітини зі щоразу новими змінами. І тут ми бачимо, як відбувається своєрідний природний добір усередині організму! Серед мільйонів клітин, що потенційно можуть стати раковими, він уже відібрав клітину, яка має здатність нескінченно та безконтрольно ділитися. А далі перевагу отримують ті, хто найшвидше ділиться, успішніше долає системи стримування та контролю, а також найкраще ховається від виявлення й знищення імунною системою.

Таким чином, із часом ракові клітини не тільки не можуть припинити ділитися, а й навпаки — ростуть швидше, стаючи злоякіснішими й набувають стійкості до заходів, що вживають проти них організм людини чи лікарі.

§ 29. Мейоз

Під час статевого розмноження відбувається об'єднання генетичних матеріалів організмів

Клітини людського організму утворюються з однієї-єдиної клітини — **зиготи** — шляхом серії мітотичних поділів. При цьому набір і структура хромосом клітин не змінюються: усі вони є генетично ідентичними одна одній¹. Ця генетична ідентичність є прямим наслідком мітозу, у результаті якого дві дочірні клітини отримують ідентичний набір хромосом. Багато живих організмів розмножуються тільки шляхом мітозу. Так, клітини амеби діляться лише шляхом мітозу (рис. 29.1, А). При цьому утворюються дві дочірні ідентичні клітини. Якщо помістити одну амебу в пробірку з водою, що містить бактерії — природну їжу амеби, то через якийсь час можна буде помітити, що у пробірці утворюється невеличка популяція амеб. Усі вони будуть генетично ідентичні вихідній амебі. Такі генетично ідентичні організми називають **клонами**. Деякі багатоклітинні організми також розмножуються тільки шляхом мітозу. Такий, наприклад, пліснявий гриб пеніцил, відомий синтезом антибіотика пеніциліну (рис. 29.1, Б). На кінчиках гіфів пеніцилу утворюються ланцюги спороподібних клітин, що формуються в результаті мітозу. Кожна із цих клітин генетично ідентична будь-якій клітині гриба. А гриб, що виріс із цієї спороподібної клітини, буде генетично ідентичний батьківському організмові.

Проте еволюційно вигіднішим виявився спосіб розмноження, коли відбувається обмін генетичним матеріалом між організмами, а потомство отримує різні комбінації цього генетичного матеріалу. При цьому нащадки виявляються не ідентичними своїм батькам. У такий спосіб створюється різноманіття в популяціях живих організмів, що дає їм змогу краще пристосуватися до умов довкілля, які постійно змінюються. Такий підхід вимагав від еукаріотів вироблення відразу двох склад-

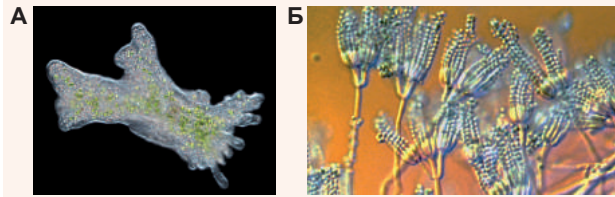


Рис. 29.1.

Амеба протей (А) та мікроскопічний гриб пеніцил (Б) розмножуються тільки шляхом мітотичних поділів.

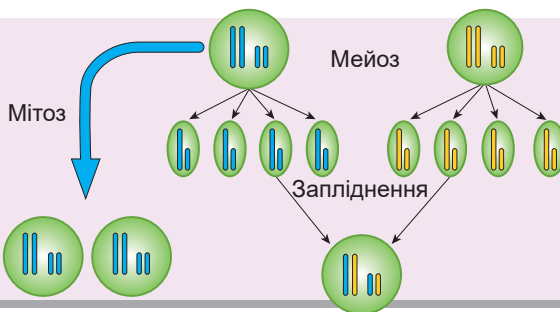


Рис. 29.2. Загальна схема мітозу, мейозу та запліднення для деякого одноклітинного диплоїдного організму, чий набір хромосом складається із двох пар

¹ Якщо не брати до уваги деякі клітини імунної системи, для яких це правило порушується. Проте це явище не пов'язане з мітозом.

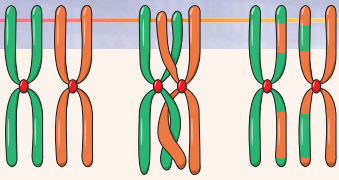


Рис. 29.3. Схема кросинговеру

Гомологічні хромосоми обмінюються ділянками.

них й узгоджених процесів — **запліднення** та **мейозу**. Уявімо, що в нас є два еукаріотичні організми, які не ідентичні один одному та мають подвійний набір хромосом (*рис. 29.2*). Для спрощення припустимо, що організми — одноклітинні, гаплоїдний набір хромосом (одинарний) складається з двох хромосом, а диплоїдний (подвійний) — із чотирьох. Кожен із цих організмів може ділитися шляхом мітозу, створюючи при цьому ідентичних собі клонів. Але є спосіб обміну генетичним матеріалом між подібними неідентич-

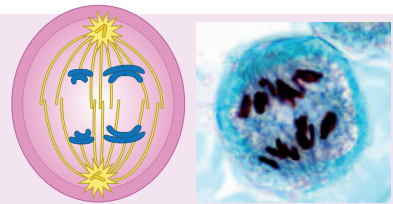
ними організмами з утворенням потомства, що має свій унікальний генетичний матеріал. Для цього наші одноклітинні організми беруться до особливого способу клітинного поділу — мейозу (від грец. *meiosis* — зменшення). У ньому, на відміну від мітозу, утворюється не дві клітини, а чотири. При цьому вони різні й несуть одинарний набір хромосом, у нашому випадку — дві хромосоми. Такі клітини значно відрізняються від вихідних і здатні зливатися одна з одною в процесі, який має назву запліднення. Якщо такі клітини, що утворюються в різних організмів, зливаються одна з одною, то відбувається відновлення подвійного набору хромосом, у якому є хромосоми обох «батьків». Як бачимо, отримані в результаті мейозу та запліднення нащадки відрізняються від обох вихідних «батьків».

Мейоз складається з низки фаз, які послідовно змінюються

А тепер докладніше розглянемо, як відбувається мейоз. Початок мейозу багато в чому нагадує початок мітозу. Так само, як і у випадку з мітозом, спочатку відбувається подвоєння ДНК в інтерфазі. Після цього клітина вступає у профазу мейозу I. Вона нагадує профазу мітотичного поділу, проте має певні відмінності. Основна полягає в тому, що подвоєні хромосоми переплітаються й обмінюються ділянками. Це дуже важливо та суттєво. Як ми пам'ятаємо, у випадку диплоїдного організму в ядрі є по дві копії кожної хромосоми — одна батьківська, друга материнська. Ці копії не ідентичні одна одній, оскільки мають відмінності в послідовностях ДНК. Але під час профазу мейозу I здійснюється процес обміну ділянками між материнською та батьківською хромосомами. При цьому хромосоми, що виникають, виявляються ніби зшитими з фрагментів батьківських і материнських хромосом, як клаптева ковдра. Такий процес називають **кросинговером** (*рис. 29.3*).

Разом із проходженням кросинговеру відбувається ущільнення хромосом (спіралізація) та руйнування ядерної оболонки. Далі клітина вступає в метафазу мейозу I, у процесі якої хромосоми, як і в мітозі, вишиковуються в метафазну пластинку. Слідом за метафазою I іде анафаза I. Тут проявляється ще одна відмінність мейозу від мітозу: якщо в анафазі мітозу відбувалося розходження хроматид, то в мейозі розходяться хромосоми (*рис. 29.4*).

Після закінчення анафазу I настає телофаза I, після якої відбувається цитокінез.



А **Б**

Рис. 29.4. Розходження хромосом в анафазі мейозу I

А. У розходженні беруть участь Х-подібні хромосоми, при цьому їхня цілісність не порушується.
Б. Анафаза мейозу I в клітинах плямака лілії.

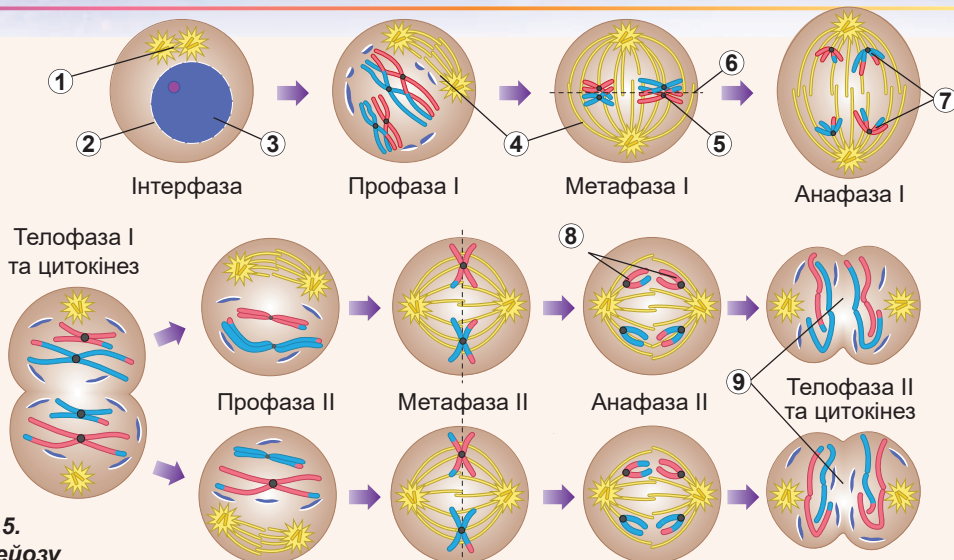


Рис. 29.5.
Фази мейозу

1. Клітинний центр. 2. Ядерна оболонка. 3. Хроматин. 4. Веретено поділу. 5. Гомологічні хромосоми. 6. Метафазна пластинка. 7. Розходження гомологічних хромосом.
8. Розходження сестринських хроматид. 9. Формування дочірніх гаплоїдних клітин.

Неважко дійти висновку, що в результаті виникають дві дочірні клітини, які містять одинарний набір Х-подібних хромосом. Але на цьому процес не завершується. Клітини, що утворилися, вступають у мейоз II. Він також має профазу, метафазу, анафазу та телофазу. Профаза II зазвичай коротка й не має якихось особливостей. Метафаза II та анафаза II відбуваються аналогічно таким фазам у мітозі: хроматиди хромосом, розташованих на екваторі, розходяться, й Х-подібні хромосоми розщеплюються на окремі паличкоподібні. Після завершення телофази II кожна з двох клітин ділиться ще на дві. Після анафази II та телофази II у кожній клітині, що утворилася, виявляється по одній копії кожної хромосоми. Огляд фаз мейозу подано на рисунку 29.5.

Спільні й відмінні ознаки мітозу та мейозу

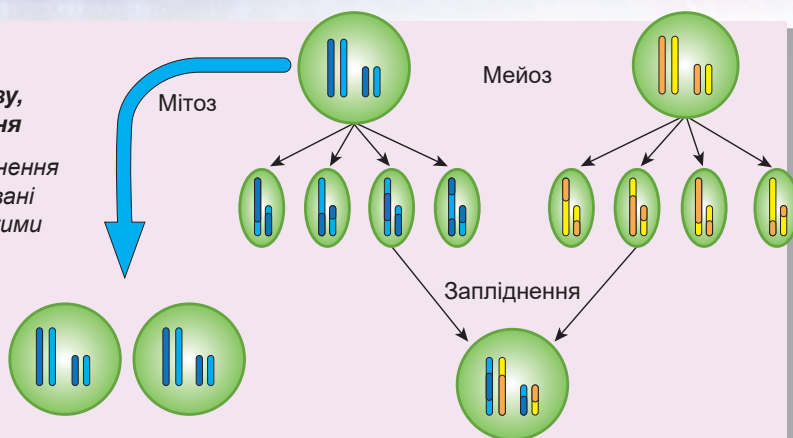
Насамкінець узагальнимо сказане у вигляді порівняльної характеристики мітозу та мейозу. Цю порівняльну характеристику наведено в таблиці 29.1.

Таблиця 29.1. Порівняльна характеристика мітозу й мейозу

	Мітоз	Мейоз I	Мейоз II
<i>Кросинговер</i>	Немає	Є	Немає
<i>Розходження в анафазі</i>	Розходяться хроматиди	Розходяться хромосоми	Розходяться хроматиди
<i>Результат поділу</i>	Дві клітини, ідентичні вихідній. Набір хромосом зберігається	Дві клітини зі зменшеним удвічі набором Х-подібних хромосом, що складаються з двох хроматид	Чотири клітини зі зменшеним удвічі набором паличкоподібних хромосом. Кожна хромосома містить по одній хроматиді

Рис. 29.6. Оновлена загальна схема мітозу, мейозу та запліднення

Утворена після запліднення клітина має перебудовані порівняно з батьківськими хромосомами.



Модифікуємо тепер процес мейозу на схемі, що була представлена раніше на рисунку 29.2, і проаналізуємо її (рис. 29.6). Очевидно, що генетичне різноманіття створюється не лише завдяки формуванню нових комбінацій хромосом, а й завдяки перебудові хромосом у профазі мейозу I під час кросинговеру.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Диплоїдний набір однохроматидних хромосом є в клітині під час
 - А телофази мейозу I
 - Б анафази мейозу I
 - В метафази мейозу II
 - Г анафази мейозу II
 - Д телофази мейозу II
- 2 Клітини людини після телофази мейозу II містять таку кількість хромосом

А 46	Б 23	В 12	Г 44	Д 24
------	------	------	------	------
- 3 Мейоз відбувається в таких клітинах людини, як
 - А епідерміс шкіри
 - Б нервові клітини
 - В клітини — попередники гамет
 - Г клітини стінки кишківника
 - Д клітини сітківки ока
- 4 У результаті кросинговеру
 - А збільшується різноманіття нащадків
 - Б пришвидшується ріст організму
 - В зростає ймовірність запліднення
 - Г збільшується частота мітозу
 - Д зростає подібність хромосом

- 5** Наслідком розходження хромосом замість хроматид у метафазі мейозу I є
- A** збільшення кількості хромосом у клітинах, що утворилися
 - Б** зменшення кількості хромосом у клітинах, що утворилися
 - В** можливість проходження кросинговеру
 - Г** можливість проходження цитокінезу
 - Д** утворення клонів

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Навіщо організмам у процесі розмноження обмінюватися спадковою інформацією?
- 7** Чому в ході еволюції виник мейоз?
- 8** Схарактеризуйте відмінності між профазою мітозу та профазою мейозу I.
- 9** Як змінилося б різноманіття організмів у популяціях, якби мейоз відбувався без кросинговеру?
- 10** Чому під час мейозу про-, мета-, ана- та телофаза відбуваються двічі, а під час мітозу — один?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Чому процеси мітозу та мейозу мають багато спільних ознак?
- 12** Схарактеризуй відмінності в процесах проходження мейозу у тварин та рослин.

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Які наслідки має нерозходження хромосом після кросинговеру під час утворення гамет у людини? Від чого залежить частота таких порушень?
- 14** Мейоз може відбуватися не тільки під час утворення гамет, а й на інших етапах життєвого циклу. Які варіанти життєвих циклів є? Яку роль у них відіграє мейоз?

Проект для дружної компанії

- 15** Порівняння мітозу та мейозу.
- 1) Підготуйте порівняльну таблицю мітозу та мейозу за якомога більшою кількістю параметрів.
 - 2) Презентуйте її в класі під час уроку та визначте, які з критеріїв порівняння найважливіші.
- 16** Модель мейозу.
- 1) Виготовте із сірників або зубочисток моделі хромосом так, щоб хромосоми однієї пари відрізнялися відтінками, а хромосоми різних пар відрізнялися кольором.
 - 2) Підготуйте «смугасті» хромосоми після кросинговеру.
 - 3) Підготуйте оболонки для чотирьох клітин, вирізавши їх із картону чи паперу.
 - 4) Використовуючи ці моделі хромосом та оболонки клітин, продемонструйте однокласникам, як відбувається мейоз.

§ 30. Статеві клітини і життєві цикли

Статеві клітини мають гаплоїдний набір хромосом

Як ми з'ясували в попередньому параграфі, необхідною умовою здійснення статевого розмноження в багатьох еукаріотичних організмів є мейоз. Він здебільшого веде до утворення гаплоїдних клітин. Ці клітини можуть потім зливатися одна з одною в процесі запліднення. Багато одноклітинних організмів (наприклад, хламідомонада) більшу частину свого життєвого циклу існують у вигляді таких гаплоїдних клітин. Вони розмножуються шляхом мітозу з утворенням ідентичних гаплоїдних клітин (набір хромосом у процесі мітозу не змінюється: у результаті мітозу гаплоїдної клітини утворюються дві ідентичні гаплоїдні клітини), але за потреби можуть зливатися одна з одною з утворенням диплоїдної клітини, що вступає в мейоз і завершує цикл (рис. 30.1).

До розгляду життєвих циклів різних живих організмів ми ще повернемося наприкінці параграфа. А зараз зосередимо нашу увагу на життєвому циклі людини. Людина, як і більшість ссавців, розмножується переважно статевим шляхом¹. Усі клітини нашого тіла ди- чи поліплоїдні й утворюються в результаті мітотичних поділів. У процесі мейозу в людини утворюються особливі гаплоїдні клітини, призначені лише для здійснення процесу запліднення. Їх називають **статевими клітинами**,

або **гаметами**. У людини два типи гамет: рухливі чоловічі — **сперматозоїди** та нерухливі жіночі — **яйцеклітини**. Будову яйцеклітини та сперматозоїда зображено на рисунку 30.2.

Статеві клітини людини спеціалізовані для виконання своїх функцій. У сперматозоїді практично немає цитоплазми — увесь корисний об'єм займає ядро, що розташоване в голівці. Інша частина клітини слугує для руху: це джгутик — двигун, що несе сперматозоїд назустріч яйцеклітині, і проміжна частина, що містить величезну спіральну мітохондрію, яка виробляє АТФ для забезпечення джгутика енергією. У передній частині голівки сперматозоїда міститься акросома. Це видозмінений комплекс Гольджі, що містить ферменти, потрібні для розщеплення радіальної корони яйцеклітини перед заплідненням. А яйцеклітина, навпаки, нерухлива й містить багато цитоплазми, яку буде використано для побудови перших клітин майбутнього ембріона. Дозріла яйцеклітина оточена супутніми клітинами —

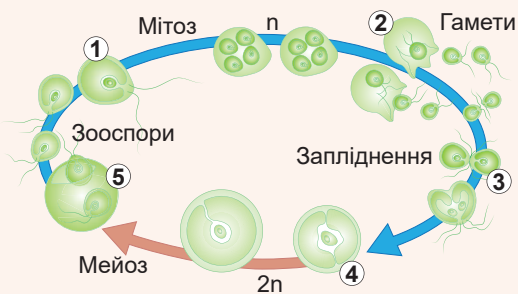


Рис. 30.1. Мітоз, мейоз і запліднення в життєвому циклі хламідомонади

1. Гаплоїдні клітини живуть і розмножуються шляхом мітозу.
2. Неприятливий фактор довкілля стимулює утворення гамет.
3. Гамети протилежної «статі» зливаються.
4. Утворюється диплоїдна зигота з міцною оболонкою.
5. Зигота ділиться шляхом мейозу, утворюючи чотири гаплоїдні зооспори.

¹ Формування однайцевих близнюків можна розглядати як нестатеве розмноження ембріона на ранніх стадіях розвитку. У людини це доволі рідкісне явище, але в деяких тварин, наприклад у дев'ятизмугого броненосця, відбувається регулярно.

фолікулярними клітинами, які обслуговують її. Фолікулярні клітини утворюють довкола яйцеклітини шар, що має красиву назву — **радіальна корона**.

У людини перебіг процесів утворення сперматозоїдів і яйцеклітин має низку відмінностей (рис. 30.3). Під час формування сперматозоїдів усі чотири гаплоїдні клітини, що утворилися в результаті мейозу, стають сперматозоїдами. Під час формування яйцеклітини лише одна клітина стає яйцеклітиною, а решта — полярними тільцями, що в заплідненні участі не беруть. У чоловіка утворення сперматозоїдів і мейоз починаються в процесі статевого дозрівання, а потім відбувається постійно. У жінок усе дещо складніше. Річ у тім, що мейоз у жінок починається ще на ембріональних стадіях розвитку, але потім «завмирає» в профазі мейозу I. Періодично в статевозрілої жінки мейоз «розморозується» й веде до утворення яйцеклітини та трьох полярних тілець.

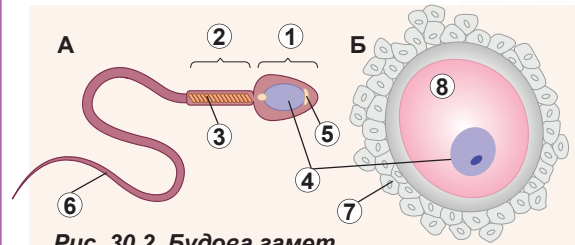


Рис. 30.2. Будова гамет

А. Сперматозоїд. **Б.** Яйцеклітина.

1. Голівка. 2. Шийка. 3. Мітохондріом.

4. Ядро. 5. Акросома. 6. Хвіст (джгутик).

7. Радіальна корона. 8. Цитоплазма.

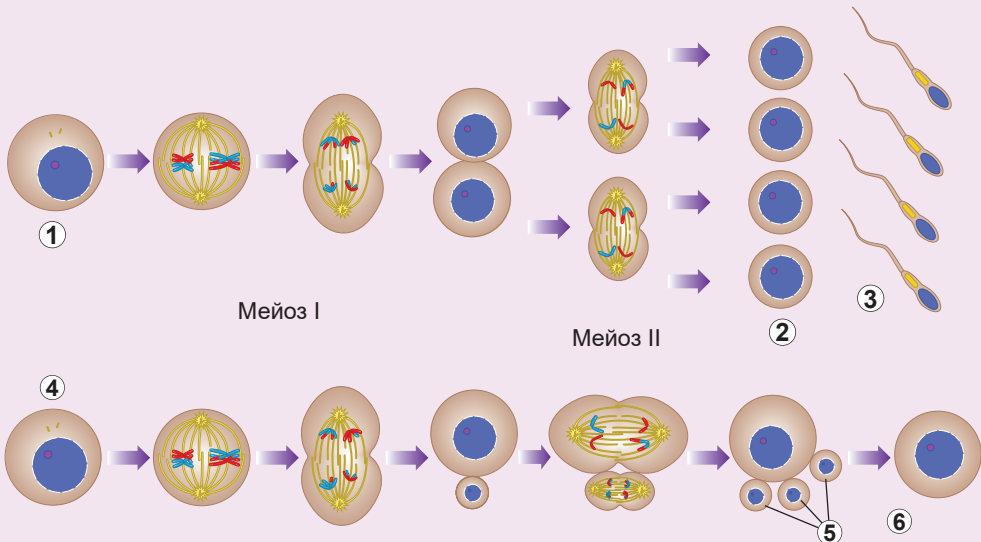


Рис. 30.3. Формування сперматозоїдів і яйцеклітини в результаті мейозу в людини

1. Сперматоцит. 2. Сперматиди. 3. Сперматозоїди. 4. Ооцит. 5. Полярні тільця. 6. Яйцеклітина.

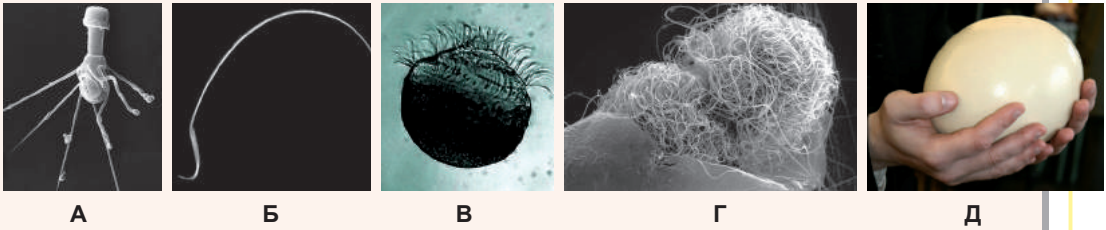


Рис. 30.4. Різноманіття статевих клітин

А. Сперматозоїд рака. У сперматозоїда рака джутика нема, проте він рухливий і має вінець із ниток, завдяки яким пересувається й шукає яйцеклітину. **Б.** Сперматозоїд щура. У багатьох гризунів голівка сперматозоїда вигнута у вигляді гачка. Такі сперматозоїди здатні зчіплятися один з одним та плисти разом. Це збільшує їхню швидкість і шанси дістатися яйцеклітини. **В.** Сперматозоїд гінкго. Сперматозоїд голонасінної рослини гінкго має кілька тисяч джутиків, розташованих по спіралі. На відміну від нього, чоловічі гамети квіткових рослин позбавлені джутиків чи інших рухомих структур. **Г.** Муха дрозофіла має найдовші сперматозоїди в природі — за довжини тіла, трохи більшої за 5 мм, довжина хвоста сперматозоїда становить майже 6 см! Вважають, що такий довгий хвіст заважає сперматозоїдам інших самців запліднити яйцеклітину: після парування самця та самиці сперматозоїди своїми хвостами просто перекривають доступ новим сперматозоїдам до яйцеклітин. **Д.** Яйце африканського страуса. Жовток пташиного яйця — це і є яйцеклітина. Либонь, це одна з найбільших яйцеклітин у світі.

Будова статевих клітин організмів дуже різна

Будова статевих клітин, особливо сперматозоїдів, дуже різноманітна в живих організмів. Наведемо лише кілька яскравих прикладів, що демонструють, наскільки дивовижну будову можуть мати клітини, що беруть участь у статевому розмноженні (рис. 30.4).

Запліднення потрібне для відновлення диплоїдного набору хромосом

Розглянемо процес злиття яйцеклітини й сперматозоїда в людини, який називають заплідненням. У процесі запліднення сперматозоїд підпливає до яйцеклітини, прикріплюється до її поверхні, завдяки чому відбувається злиття плазматичних мембран. Ядро сперматозоїда опиняється всередині цитоплазми яйцеклітини. Джутик і мітохондрія при цьому відпадають (саме тому всі наші мітохондрії дісталися нам від матері, а не від батька). Після цього відбувається об'єднання хромосомних наборів сперматозоїда та яйцеклітини. Це супроводжується відновленням диплоїдного набору хромосом. Отриману клітину називають **зиготою**. Це перша клітина багатоклітинного організму, з якої шляхом мітотичних поділів утворюються решта клітин організму. Усі вони будуть генетично ідентичні одна одній та зиготі. Докладніше вивчити, як відбувається процес запліднення в людини, ви можете, **переглянувши відео за посиланням**.....



Мейоз і запліднення відбуваються в різних організмів на різних етапах життєвого циклу

Як ми вже неодноразово згадували, для здійснення статевого розмноження більшості еукаріотів потрібне проходження двох процесів — мейозу та запліднення. Однак ці процеси можуть відбуватися на різних етапах життєвого циклу організмів. Про життєвий цикл людини й хламідомонади вже йшлося раніше. А зараз розглянемо ці та деякі інші життєві цикли докладніше.

Клітини людини більшу частину життєвого циклу мають диплоїдний набір хромосом (рис. 30.5, А). Ди- чи поліплоїдні клітини тіла утворюються в результаті мітозу. У ході мейозу утворюються спеціалізовані статеві клітини — сперматозоїди та яйцеклітини.

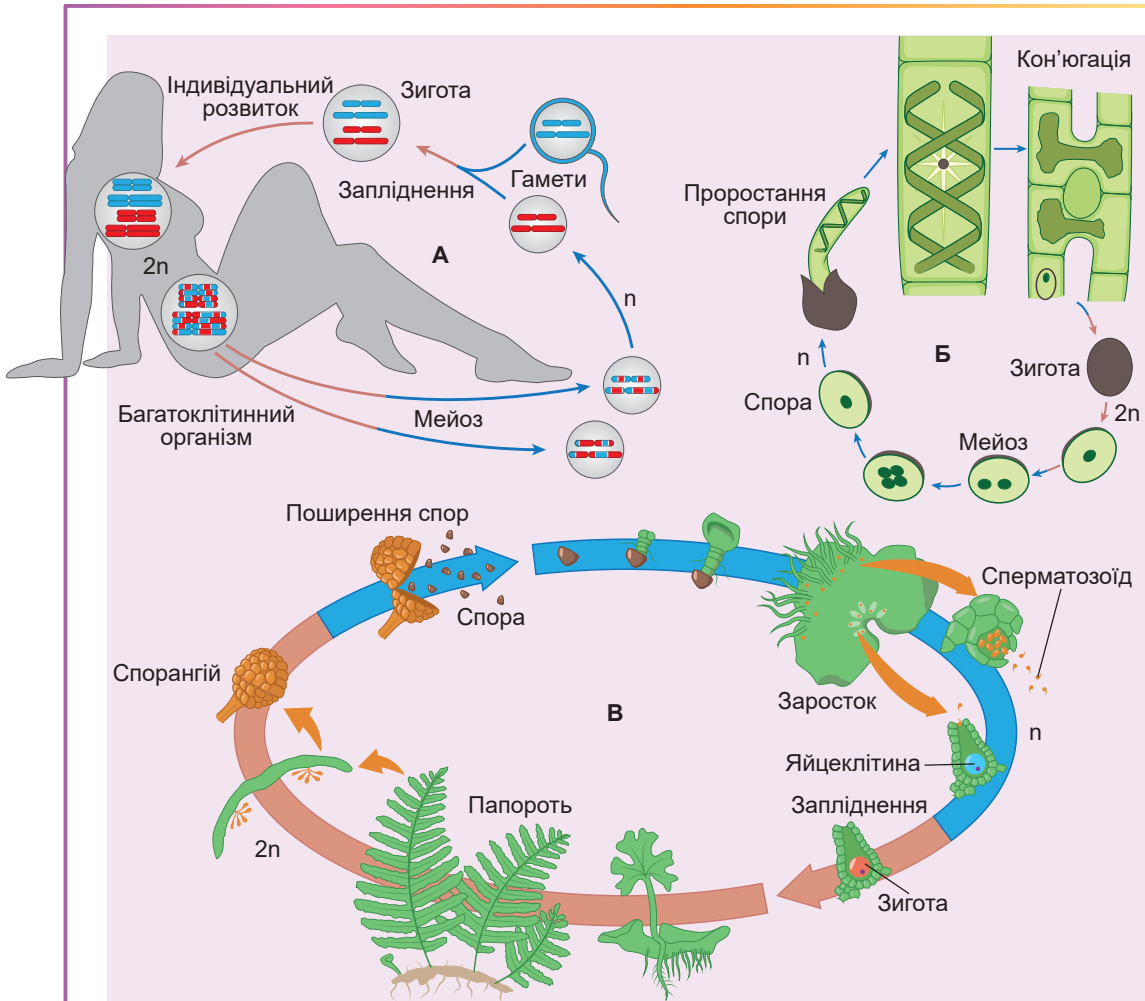


Рис. 30.5. Різноманіття життєвих циклів організмів зі статевим розмноженням

А. Людина. Б. Спірогіра. В. Папороть.

Ці клітини гаплоїдні, вони не діляться й слугують лише для запліднення. У результаті запліднення утворюється диплоїдна зигота, із якої розвивається весь багатоклітинний організм. Такий життєвий цикл властивий тваринам.

У нитчастої водорості спірогіри (її ви можете регулярно бачити в прісних водоймах, вона утворює тонкі зелені нитки, що нагадують волосся) клітини більшу частину життєвого циклу мають гаплоїдний набір хромосом (рис. 30.5, Б). Саме з гаплоїдних клітин побудовано її нитки. Ці гаплоїдні клітини діляться мітозом, утворюючи собі подібних. У спірогіри немає спеціалізованих статевих клітин, проте клітини сусідніх ниток можуть зливатися одна з одною. Такий процес має назву **кон'югація** й, по суті, є заплідненням. Після кон'югації утворюється диплоїдна зигота, яка ділиться мейозом з утворенням чотирьох гаплоїдних клітин. Ці гаплоїдні клітини ділитимуться мітозом, утворюючи нові нитки спірогіри.

Чи не найскладніші життєві цикли у вищих рослин. Розглянемо життєвий цикл папороті (рис. 30.5, В). Власне, зелена рослина, яку ми можемо спостерігати в лісі, диплоїдна. Але на нижньому боці листа папороті відбувається процес мейозу, що веде до утворення гаплоїдних спор. Ці спори розносяться вітром. Якщо спора потрапляє у вологий ґрунт, то вона береться до мітотичних поділів. У результаті цих поділів формується багатоклітинна пластинка — **заросток**. Усі клітини заростка гаплоїдні. Заросток здатний утворювати спеціалізовані гамети, але робить він це шляхом мітозу, а не мейозу. У результаті злиття гамет утворюється диплоїдна зигота, із якої розів'ється відома нам рослина. Таким чином, у життєвому циклі папороті відбувається чергування двох багатоклітинних поколінь: диплоїдного, що утворює спори шляхом мейозу, і гаплоїдного, що утворює гамети шляхом мітозу. Такий життєвий цикл характерний для вищих рослин, тільки співвідношення фаз життєвого циклу сильно варіюється.

У багатьох організмів розвиток від моменту виникнення (при заплідненні чи при відокремленні від батьківського організму) до закінчення існування включає два етапи: **ембріональний** і **постембріональний**. На першому з них відбувається розвиток від зиготи до народження (вилуплення, проростання), а на другому — власне існування та розмноження.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Якщо клітина хлібопекарських дріжджів ділиться мейозом, то це означає, що
 - А вона мала диплоїдний набір хромосом
 - Б вона мала гаплоїдний набір хромосом
 - В утвориться зигота
 - Г вона брунькуватиметься
 - Д вона незабаром загине
- 2 Мейоз для утворення сперматозоїдів у людини відбувається, починаючи з періоду
 - А ембріонального розвитку
 - Б ембріонального розвитку, а потім періодично припиняється
 - В статевого дозрівання
 - Г статевого дозрівання, а потім періодично припиняється
 - Д постембріонального розвитку

- 3** Для утворення зиготи в людини необхідним є
- А** проникнення ядра яйцеклітини до сперматозоїда
 - Б** мітотичний поділ сперматозоїдів
 - В** злиття плазматичних мембран гамет
 - Г** проникнення джгутика сперматозоїда в яйцеклітину
 - Д** злиття двох ядер сперматозоїдів з одним ядром яйцеклітини
- 4** У папоротей гаплоїдною клітиною є
- А** клітина стебла зеленої рослини
 - Б** спора
 - В** зигота
 - Г** клітина спорангії, де утворюються спори
 - Д** клітина кореневища папороті
- 5** Нервові клітини мозку генетично ідентичні
- А** сперматозоїдам
 - Б** яйцеклітині
 - В** зиготі
 - Г** материнській яйцеклітині
 - Д** батьківським сперматозоїдам

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

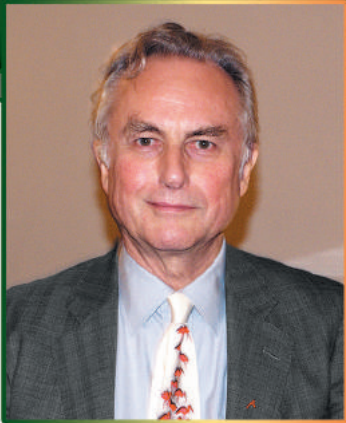
- 6** Чому в людини в результаті мейозу утворюються три полярні тільця й лише одна яйцеклітина?
- 7** Який хромосомний набір і чому мають клітини хламідомонади, що утворюються в результаті мітозу?
- 8** Які особливості будови сперматозоїда вказують на те, що він призначений лише для запліднення?
- 9** Як має відбуватися життєвий цикл диплоїдного організму з диплоїдними гаметами?
- 10** У чому схожість і відмінність життєвих циклів спірогіри та папороті?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Деякі сперматозоїди, наприклад, у квіткових рослин, не мають рухомих структур. А як же вони дістаються до яйцеклітини?
- 12** Чому організми різних статей у ссавців утворюють різну кількість гамет: самець — багато, а самиця — мало?
- 13** Чому всередину яйцеклітини проникає лише один сперматозоїд? Як забезпечується таке обмеження?

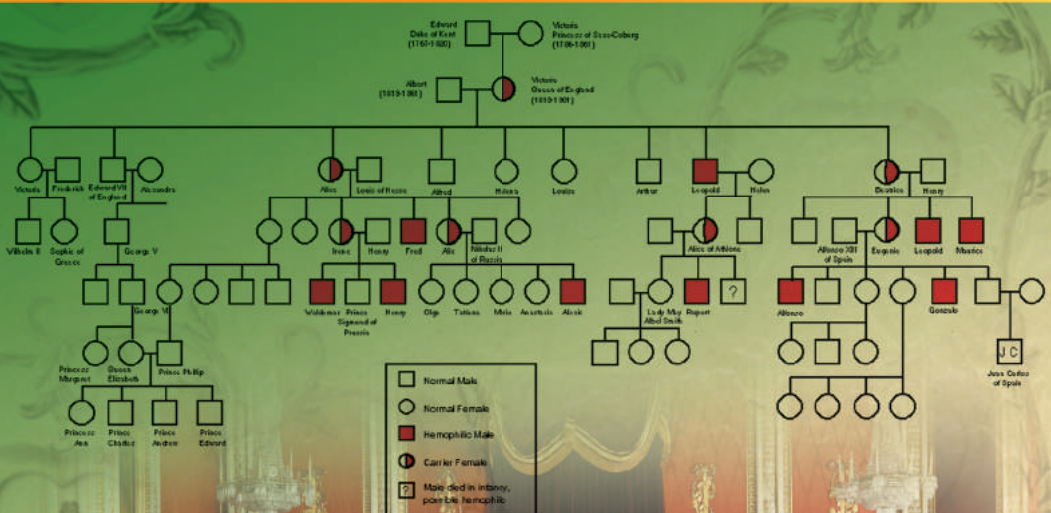
Дізнайся самостійно та розкажи іншим

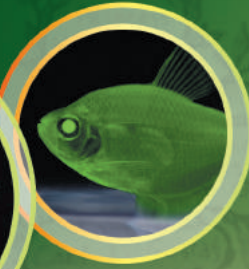
- 14** У чому відмінність між однояйцевими та різнояйцевими близнюками? Який варіант трапляється в людини частіше й чому?
- 15** Як змінюється співвідношення тривалості та розмірів гаплоїдної й диплоїдної фаз у вищих рослин різних груп?



We are survival machines — robot vehicles blindly programmed to preserve the selfish molecules known as genes. This is a truth which still fills me with astonishment.

Richard Dawkins





Gregor Mendel

РОЗДІЛ 5

Закономірності успадкування ознак



§ 31. Генотип і фенотип. Алелі

Гени мають різні варіанти — алелі

З цього параграфу ми розпочинаємо вивчення класичної генетики.

Генетика — це наука, що вивчає закономірності спадковості та мінливості. **Спадковість** — це здатність організмів передавати свої ознаки нащадкам, а **мінливість** — різноманіття прояву ознаки серед особин однієї групи — популяції чи виду. Наприклад, така ознака, як колір квіток, виявляє мінливість у популяції, якщо там є особини з різним забарвленням квіток.

Ми вже ознайомилися з основами молекулярної генетики, предметом вивчення якої є реалізація спадкової інформації, закодованої в ДНК, а також її передавання на молекулярному рівні. На відміну від молекулярної, класична генетика не досліджує природу та тонкі аспекти функціонування носія генетичної інформації. Вона працює з результатом реалізації закодованої інформації — ознаками, а також із принципами успадкування ознак. Історично класична генетика з'явилася раніше за молекулярну. Тоді дослідники (насамперед, Грегор Мендель у своїх дослідках із посівним горохом) намагалися визначити закони успадкування ознак живими організмами. Але відкриті закони не мали пояснень. Лише потім з'ясувалося, що всі закони є наслідком молекулярної генетики. Проте ми з вами, володіючи знанням молекулярної генетики та клітинної біології, зможемо глибше зрозуміти зміст цих закономірностей, аніж якби розглядали їх поверхово, лише з поглядом класичної генетики.

Відразу зауважимо: у цьому розділі ми розглядатимемо генетику тільки еукаріотів, до того ж переважно багатоклітинних. Віруси та бактерії не будуть предметом нашого вивчення. Отже, спершу згадаймо центральну догму молекулярної біології (в її спрощеному вигляді), що описує зв'язок ДНК, РНК і білка (рис. 31.1).

Ділянка ДНК, що кодує РНК, а з нею і білок (або поліпептидний ланцюг), називається «**ген**». Із цим поняттям ми працювали в попередніх параграфах. Кожен білок (чи окремий поліпептидний ланцюг) кодується своїм геном. Є ген інсуліну, міоглобіну, каталази, гени окремих ланцюгів гемоглобіну. Проте, як ми знаємо, послідовності того самого гена в різних організмах одного виду можуть дещо різнитися: причиною цього є постійні мутації. Два варіанти гена, що відрізняються своїми нуклеотидними послідовностями, називають **алелями**. Якщо відмінності в нуклеотидних послідовностях стосуються кодувальної ділянки гена (інакше кажучи, розташовані в одному з екзонів), то білкові продукти алелів будуть різнитися своїми амінокислотними

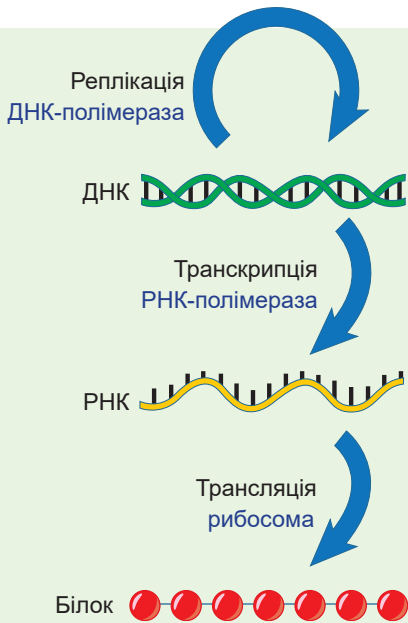
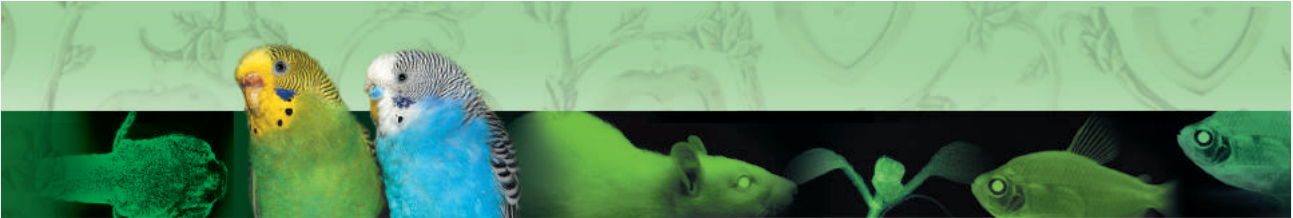
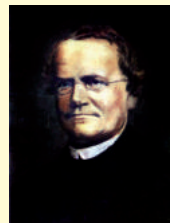


Рис. 31.1. Центральна догма молекулярної біології



Грегор Мендель

Народився 1822 року в Силезії в місті Хайнцендорф (нині Чехія). Здобув богословську освіту в Брюнні (нині місто Брно в Чехії). Прийняв монаший постриг і згодом став священником. Мендель самостійно опановував науки й викладав у школі математику й грецьку мову. Цікаво, що Мендель кілька разів намагався скласти іспит на право викладати в школі біологію і щоразу отримував «незадовільно». Водночас допитливий монах зацікавився схрещуванням рослин і почав експериментувати з горохом. Результати цих дослідів сьогодні відомі всьому світу як закони Менделя — перші узагальнення в науці про спадковість і мінливість організмів. Проте сучасники не оцінили відкриття Менделя. Справжня слава прийшла через 35 років після публікації законів і через 16 років після смерті самого автора, коли ці закони були повторно відкриті. Таким чином, Грегора Менделя справедливо вважають засновником генетики, хоча він і не побачив тріумфального розвитку цієї науки. Помер Мендель 1884 року в Брюнні.



послідовностями¹. Як ми пам'ятаємо з § 3, тривимірна структура білка визначається послідовністю амінокислот у ланцюгу. Тому робимо висновок, що тривимірна структура білкових молекул, які кодуються різними алелями, різняться. Також нам відомо, що тривимірна структура білка, тобто його форма, визначає функцію цього білка. Отже, особливості функціонування білків, які кодуються різними алелями, різняться. Виконуючи свої функції, білки визначають появу ознак живих організмів. Припустимо, що ген кодує фермент, який бере участь у синтезі якоїсь речовини, яка надає забарвлення квіткам рослини. При цьому є лише два алеля цього гена. Один із них кодує нормальний, функціональний фермент, а другий — неактивний фермент. Таким чином, якщо в геномі рослини є тільки функціональні алелі, то кольорова речовина утворюється, квітки мають забарвлення. Якщо тільки нефункціональні алелі, то кольорової речовини немає й квітки білі. Схему зв'язку між алелями та ознаками показано на рисунку 31.2.

Моногібридне схрещування проводять за однією ознакою

Щойно ми простежили зв'язок між алелями та проявом ознак. Але, як ми пам'ятаємо, більшість багатоклітинних еукаріотичних організмів диплоїдні, тобто в них є по дві копії кожного гена.



¹ Насправді це не зовсім так. Багато замін нуклеотидів навіть у кодувальних ділянках генів не змінюють послідовності амінокислот у білкових продуктах алелів. Спробуйте відповісти чому, згадавши таблицю генетичного коду.

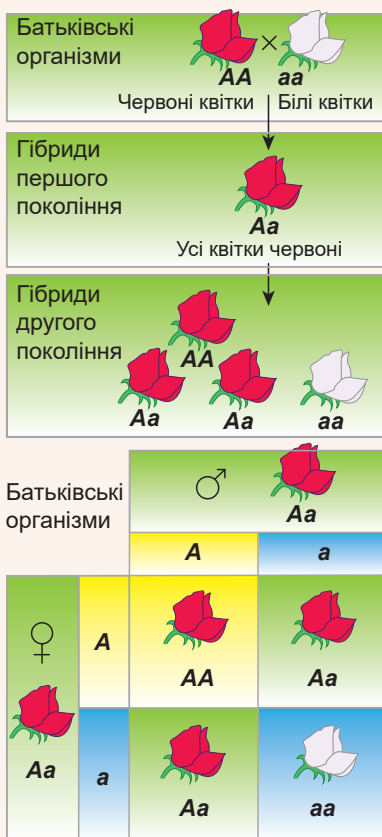


Рис. 31.3. Схема моногібридного схрещування (пояснення у тексті)

Сукупність алелів досліджуваних генів організму називають **генотипом**¹. А **фенотипом** називають сукупність ознак організму, що вивчаються².

Якщо обидві копії гена однакові, або, інакше кажучи, представлені ідентичними алелями, то ознака визначається однозначно. Такий генотип називають **гомозиготним**, а організм — **гомозиготою** (від грец. *homos* — подібний). Інша ситуація спостерігається тоді, коли в геномі наявні два різні алелі. Генотип, у якому є різні алелі того самого гена, називають **гетерозиготним**, а організм — **гетерозиготою** (від грец. *heteros* — відмінний). Алелі прийнято позначати літерами латинського алфавіту. Зазвичай алелі одного гена позначають тією самою літерою чи групою літер. Для розрізнення можна використовувати великі та малі літери, наприклад A та a³.

Спочатку розглянемо найпростіший спосіб взаємодії алелів у гетерозиготі — коли один із них повністю маскує ефект другого. У цьому випадку алель, що проявляється у фенотипі, називають **домінантним**, а замаскований — **рецесивним**. Наприклад, рослина з генотипом AA має червоні квітки, із генотипом aa — білі, а з генотипом Aa — теж червоні. Таке явище дуже поширене в природі й має назву **повне домінування**⁴. (Спробуйте пояснити це явище термінами молекулярної генетики та біохімії — це не так уже й важко! Згадайте описаний випадок із забарвленими та незабарвленими квітками.) У такому випадку є два фенотипи на три генотипи.

Тепер розглянемо, як здійснюється успадкування таких ознак, тобто передавання їх від покоління до покоління. Виявляється, що закономірності спадковості є прямим наслідком механізмів мейозу

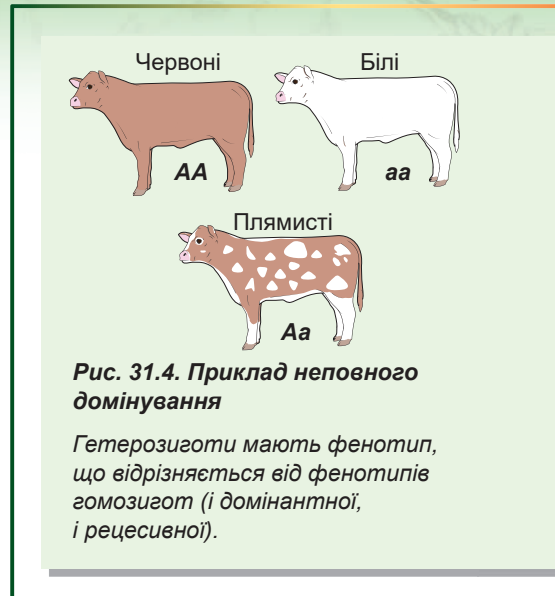
та запліднення. Найпростішим варіантом успадкування є успадкування при моногібридному схрещуванні (запиленні рослин чи спаровуванні тварин). **Моногібридне схрещування** — схрещування організмів, що різняться однією ознакою, за яку відповідають алелі одного гена.

Розглянемо приклад на рисунку 31.3. Нехай є рослина, особини якої мають різне забарвлення квіток — червоне та біле. Ця ознака визначається одним геном, що має різні алелі. Гомозиготи AA мають червоні квітки, гомозиготи aa — білі. Схрестимо ці гомозиготи одну з одною. Схрещування позначається знаком «×». Під схрещуванням ми розуміємо, що кожний із організмів утворює гамети в процесі мейозу, а потім гамети різних організмів зливаються одна з одною в процесі запліднення.

- 1 У ширшому розумінні кажуть, що генотип — це сукупність усіх послідовностей ДНК зиготи.
- 2 І знову в ширшому сенсі, фенотип — це сукупність усіх спадкових ознак організму.
- 3 Ця історично перша система позначення алелів. Вона зручна, коли наявні два алелі. Проте в живій природі дуже поширений множинний алелізм, коли в популяції організму є кілька алелів одного гена. Тоді для їх позначення використовують числові покажчики: A₁, A₂, A₃ і т. д.
- 4 Мається на увазі, що алель A повністю домінує над алелем a.

Гамети, на відміну від організмів, гапліодні, тобто містять лише одну хромосому з пари, а тому лише один алель. Очевидно, що особина з генотипом AA вироблятиме лише гамети, що містять алель A , а організми з генотипом aa — гамети, що містять алель a . Злиття гамет двох організмів веде до утворення диплоїдних організмів із генотипом Aa — гетерозигот. Усі особини, отримані після схрещування (гібриди) в першому поколінні, мають однаковий генотип та однаковий фенотип. Це правило називають **законом однамітності гібридів першого покоління**, а також **першим законом Менделя**.

Розглянемо, що станеться, якщо дозволити отриманим гібридам схрещуватися між собою. Будьте уважні: гетерозиготи утворюють не один, а два типи гамет в однаковій кількості. А при злитті цих гамет відбувається формування як гомо-, так і гетерозигот. При цьому співвідношення генотипів буде таке: $1AA : 2Aa : 1aa$. Отримане співвідношення пояснює **закон розщеплення ознак гібридів другого покоління**, або **другий закон Менделя**: при схрещуванні гетерозиготних організмів (отриманих при схрещуванні гомозигот) у нащадків спостерігається розщеплення за фенотипом у співвідношенні $3 : 1$. І справді, особини з генотипами AA та Aa мають червоні квітки (їх $\frac{3}{4}$, або 75%), а особини з генотипом aa — білі (їх $\frac{1}{4}$, або 25%).



У разі неповного домінування виникає три фенотипи

Ми розглянули випадок взаємодії алелів, коли один алель (домінантний) повністю маскує прояв другого алеля (рецесивного). Є й інші типи взаємодії алелів. Один із них — **неповне домінування**. У разі неповного домінування фенотип гетерозигот є середнім між фенотипами гомозигот. Прикладом неповного домінування є успадкування забарвлення шерсті в корів (рис. 31.4). У результаті схрещування червоної корови та білого бика народжуються гетерозиготні телята лише з плямистим забарвленням. Це означає, що перший закон Менделя в наведеному раніше формулюванні виконується й у випадку неповного домінування.

Як бачимо, у разі неповного домінування у фенотипі гібридів проявляються і домінантний, і рецесивний алелі, але кожен проявляється частково. А в другому поколінні гібридів розщеплення за генотипом (AA — до Aa — до aa) і фенотипом (червоних — до плямистих — до білих) $1 : 2 : 1$ збігається.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1) Один ген зумовлює резус-позитивну кров, а другий кодує один із ланцюгів гемоглобіну. Ці гени є
- A** алельними **Б** однаковими **В** диплоїдними
- Г** розщепленими **Д** неалельними

- 2** Об'єктом вивчення класичної генетики є
А механізм реплікації ДНК
Б структура молекул РНК
В успадкування кольору очей
Г реалізація спадкової інформації
Д передавання спадкової інформації під час поділу клітини
- 3** При схрещуванні двох гетерозиготних організмів за повного домінування у нащадків спостерігається розщеплення за фенотипом
А 1 : 1 **Б** 1 : 2 : 1 **В** 3 : 1 **Г** 1 : 1 : 1 **Д** 2 : 2
- 4** При схрещуванні гетерозиготного організму й організму з гомозиготним за рецесивним алелем генотипом розщеплення буде
А 1 : 1 **Б** 1 : 2 : 1 **В** 3 : 1 **Г** 1 : 1 : 1 **Д** 2 : 6
- 5** При схрещуванні білоkwіткових і червонокwіткових рослин ротиків у жодного нащадка немає ані червоних, ані білих kwіток. Це пояснюється
А повним домінуванням
Б неповним домінуванням і законом одноманітності гібридів у першому поколінні
В повним домінуванням і першим законом Менделя
Г неповним домінуванням і законом розщеплення гібридів у другому поколінні
Д повним домінуванням і другим законом Менделя

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Поясніть з погляду молекулярної генетики, використовуючи рисунок 31.2, чому гетерозигота за забарвленням kwітки має кольорові kwітки, а не білі.
- 7** Чи є аельними два гени, що мають відмінності в інтронах? Чому?
- 8** Сформулюйте перший закон Менделя та поясніть причини виникнення цієї закономірності.
- 9** Гомозиготні організми за певною ознакою називають ще «чисті лінії». Поясніть таку назву, проаналізувавши схрещування гомозигот між собою.
- 10** Чому в другому поколінні при моногібридному схрещуванні та повному домінуванні спостерігається різне розщеплення за генотипом і фенотипом?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Деякі гени в гомозиготному стані можуть спричиняти загибель організмів. Як у такому разі змінюються закони Менделя?
- 12** Скільки алелів теоретично може бути в одного гена? Чому алелів у природі в рази менше?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Яке домінування спостерігається при успадкуванні груп крові?
- 14** Які ознаки людини успадковуються з повним домінуванням, а які з неповним? Порівняй себе та своїх батьків за деякими з цих ознак і зроби висновки.

§ 32. Закон незалежного успадкування

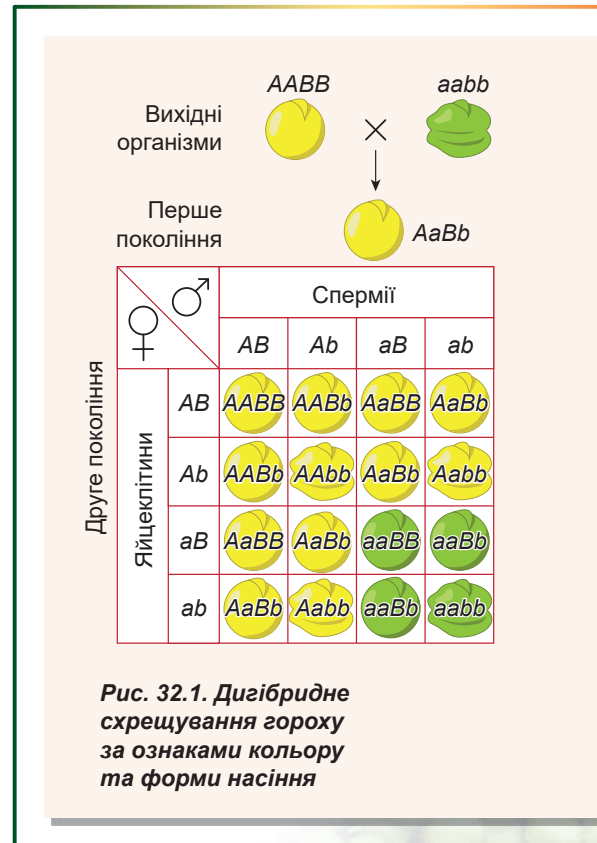
Дигібридне схрещування проводять за двома різними ознаками

У попередньому параграфі ми розглянули ситуацію, коли відбувається схрещування організмів, що різняться за однією досліджуваною ознакою, за яку відповідають алелі одного гена. У цьому параграфі ми обговоримо дещо цікавішу ситуацію — схрещування організмів, що різняться за двома ознаками, кожна з яких кодується своїм геном. Такий варіант схрещування називають **дигібридним схрещуванням**. Візьмемо класичний об'єкт, використаний засновником генетики Менделем у його дослідках, — горох посівний. У цьому випадку нас цікавитиме пара ознак — колір і форма насіння. Ознака колір насіння (горошин) має два альтернативні прояви — жовті та зелені насінини. Відмінності між цими проявами пов'язані з алелями одного гена. Алель A — домінуючий алель, відповідає за жовтий колір насіння, алель a — рецесивний, відповідає за зелений колір. Для цієї ознаки спостерігається повне домінування. Відповідно особини з генотипами AA та Aa мають жовте забарвлення насіння, а особини з генотипом aa — зелене. Аналогічно успадковується форма насіння, що може бути гладким чи зморшкуватим. Особини з генотипами BB та Bb мають гладкі насінини, а особини з генотипом bb — зморшкуваті.

Дізнаємося, яким буде результат схрещування двох особин із генотипами $AABB$ (жовте гладке насіння) та $aabb$ (зелене зморшкувате насіння). Якщо розглядати успадкування кожної ознаки (колір і форма насінин) окремо, то побачимо класичне моногенне успадкування з повним домінуванням: у першому поколінні буде одноманітність, у другому — розщеплення 3 : 1.

Розглянемо успадкування обох ознак одразу (рис. 32.1). Очевидно, що особина з генотипом $AABB$ вироблятиме гамети лише одного типу — AB , особина з генотипом $aabb$ — гамети ab . У процесі запліднення утворюються зиготи із генотипом $AaBb$. Особин з таким генотипом називають **дигетерозиготами**. Оскільки в генотипі містяться домінуючі алелі обох генів, усі нащадки першого покоління матимуть однаковий фенотип, який повторює генотип одного з батьків: усі горошини будуть жовті та гладкі. А як розподіляться фенотипи нащадків у другому поколінні, якщо розглядати обидві ознаки водночас?

Перш ніж перейти до розгляду цього цікавого питання, зауважимо: **гени, відповідальні за прояв ознак, що успадковуються, розташовані в різних хромосомах**, тобто в процесі мейозу ці гени розподіляються між гаметами незалежно один від одного разом зі своїми хромосомами. Отже, імовірність



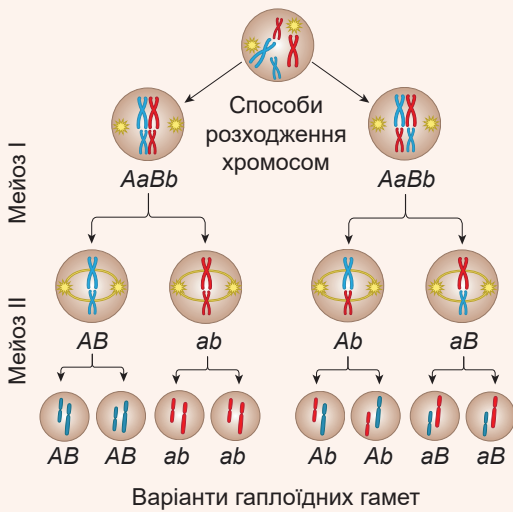


Рис. 32.2. Незалежне розходження хромосом у мейозі

потрапляння алеля *B* до гамети не залежить від того, потрапив до неї алель *A* чи *a*. Розглянемо, які типи гамет утворюватимуть особини з генотипом *AaBb* (рис. 32.2). Половина гамет міститиме алель *A*, половина — *a*. Таке саме співвідношення буде й для алелів *B* та *b*. Оскільки алелі обох генів розподіляються між гаметами незалежно один від одного, то всього утворюватиметься **4 комбінації алелей у рівних співвідношеннях: *AB*, *Ab*, *aB* та *ab*.**

Отже, кожна з особин із генотипом *AaBb* виробляє чотири типи гамет. Які ж варіанти комбінацій алелів утворюватимуться в процесі злиття гамет одна з одною? Уявити це наочно допоможе спеціальна таблиця, що називається **решіткою Пеннета** (рис. 32.1). Ми вже стикалися з решіткою Пеннета в попередньому параграфі — тоді ми використовували її для опису розщеплення генотипів у випадку моногібридного схрещування. Верхній рядок таблиці від-

ведено генотипам гамет, що утворюються одним організмом, лівий стовпчик — генотипам гамет, що утворюються іншим організмом. У випадку схрещування двох дигетерозигот перший рядок і перший стовпчик решітки Пеннета збігаються. У комірках записують отримувані генотипи зигот. На рисунку 32.1 зображено решітку Пеннета для цього випадку.

Як ми бачимо, решітка містить $4 \times 4 = 16$ комірок, але все ж генотипи та фенотипи, отримувані в деяких комірках, збігаються. Розщеплення генотипів буде $1AABB : 2AaBB : 2AaBb : 4AaBb : 2aaBb : 1aaBB : 2Aabb : 1AAbb : 1aabb$. Розщеплення фенотипів у разі повного домінування матиме вигляд $9A_B_ : 3A_bb : 3aaB_ : 1aabb$. Подібне співвідношення фенотипів можна було отримати й в інший спосіб, просто перемножуючи розподіл фенотипів для кожної ознаки окремо: $(3A_ + 1aa) \cdot (3B_ + 1bb) = 9A_B_ : 3A_bb : 3aaB_ : 1aabb$. Побудова решітки Пеннета й перемноження ймовірностей еквівалентні одне одному. Отже, у разі незалежного успадкування та повного домінування при схрещуванні двох дигетерозигот у потомстві буде чотири фенотипи в співвідношенні $9 : 3 : 3 : 1$. Таке розщеплення вперше отримав Грегор Мендель у своїх дослідях із посівним горохом. Тоді ще не було відомо про ДНК, хромосоми та мейоз, але, провівши ретельний аналіз результатів експерименту, науковець дійшов висновку про незалежне успадкування ознак. Подібна закономірність, що, як ми бачимо, є прямим наслідком розходження хромосом у мейозі, була встановлена в XIX столітті та відома як **третій закон Менделя**.

Закони Менделя виконуються не завжди

Ми з вами розглянули закономірності, з відкриття яких розпочалася генетика. Ці закони було відкрито в 60-х роках позаминулого століття та на честь їх відкривача названо законами Менделя. Перелічимо їх ще раз.

Закон одноманітності гібридів першого покоління (перший закон Менделя). При схрещуванні двох гомозиготних організмів, що різняться за однієї парою альтернативних проявів ознаки, усе перше покоління гібридів виявиться одноманітним і нестиме прояв ознаки одного з батьків.

Закон розщеплення ознак гібридів другого покоління (другий закон Менделя). При схрещуванні двох гетерозиготних нащадків першого покоління між собою в другому поколінні спостерігається розщеплення за фенотипом 3 : 1 у разі повного домінування.

Закон незалежного успадкування (третій закон Менделя). При схрещуванні двох особин, що різняться за двома (та більше) ознаками, ознаки (і відповідні їм гени) успадковуються незалежно одна від одної та комбінуються в усіх можливих поєднаннях.

Закони Менделя було виведено в другій половині XIX століття, коли знань про ДНК, гени, хромосоми та мейоз ще не було або вони тільки зароджувалися. На початку XX століття було з'ясовано принципи, які пояснюють кожен із законів Менделя. Проте знання людства про генетику розширилися, і було досліджено ситуації, коли закони Менделя не підтверджуються. Не треба сприймати це як крах менделізму й генетики, просто ці закони описують лише певне коло явищ, за межами якого в наведених формулюваннях вони вже не діють. Ці ситуації ми вивчатимемо в наступних параграфах, але спершу визначимо умови, за яких закони Менделя справджуються.

1. **Моногенне успадкування.** Альтернативні прояви однієї ознаки в особин, що схрещуються, визначаються відмінністю алелів лише одного гена.

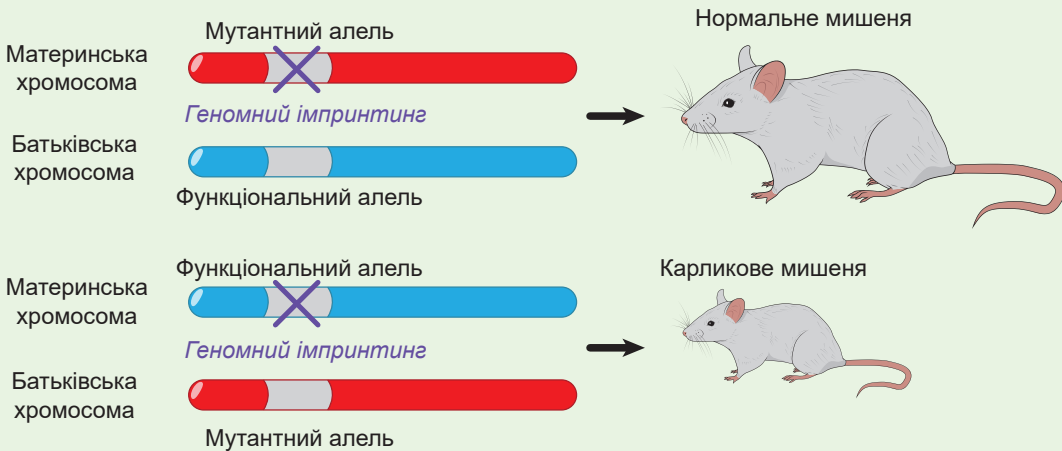


Рис. 32.3. Геномний імпринтинг

Функціональний алель гена фактора росту зумовлює нормальний розмір тіла мишеняти, мутантний алель спричиняє карликовість. Якщо мутантний алель розташований у материнській хромосомі, то він «замовчується» й мишеня матиме нормальний розмір тіла. Якщо ж мутантний алель розташований у батьківській хромосомі, то він проявиться у фенотипі й народиться карликове мишеня.



Гуго де Фріз

Народився 1848 року в місті Гарлем, що на заході Нідерландів. Навчався в Лейденському університеті, де вивчав ботаніку. Був професором Амстердамського університету та директором Амстердамського ботанічного саду. Де Фріз відомий як дослідник осмотичного тиску в рослинних організмах, явищ плазмолізу й деплазмолізу. У 1900 році підтвердив результати дослідів Грегора Менделя, чим дав поштовх бурхливому розвитку генетики.

Проте головним досягненням Гуго де Фріза є створення мутаційної теорії. Учений вважав, що нові види утворюються внаслідок змін спадкового матеріалу — мутацій. Помер де Фріз 1935 року в своєму маєтку Люттерн на сході Нідерландів.

2. **Два альтернативні алелі.** У схрещуванні розглядаються лише два альтернативні алелі. Це впливає з умови про схрещування на початку двох чистих ліній, тобто гомозиготних організмів.
3. **Диплоїдні організми.** Розглядаються диплоїдні організми. Насправді, якщо організми тетраплоїдні, то в першому поколінні ми отримаємо одноманітність, але розщеплення в другому поколінні відрізняться від 3 : 1.
4. **Гени успадковуються незалежно.** Імовірність потрапляння алеля одного гена до гамети не залежить від потрапляння алеля іншого гена до гамети. Для цього гени мають бути розташовані в різних хромосомах.
5. **Ядерна спадковість.** Гени, відповідальні за прояв ознак, містяться в ядерних хромосомах. Справді, як ми знаємо, поряд із ядерною є й цитоплазматична спадковість. Прикладом можуть слугувати гени мітохондрій. Мітохондрії людини успадковуються за материнською лінією (через яйцеклітину), тож у зиготі є мітохондріальні гени лише одного з батьків (у людини — материнські).
6. **Відсутність геномного запам'ятовування.** Деякі гени активні залежно від того, у якій хромосомі ген розташований — материнській чи батьківській. Для таких алелів немає поняття домінування — прояв ефекту залежить лише від хромосоми. Таке явище має назву **геномний імпринтинг** і є поширеним, особливо серед ссавців (рис. 32.3).
7. **Відсутність материнського ефекту.** Материнський ефект — явище, коли фенотип потомства визначається генотипом матері й не залежить від генів, успадкованих від батька. Материнський ефект може бути пов'язаний із тим, що на ранніх стадіях ембріонального розвитку в організмі майже не працюють власні гени — уся ДНК залучена до реплікації. Таким чином, більшість генів, що працюють в ембріоні, — материнські, мРНК яких залишаються в цитоплазмі яйцеклітини. Із цього випливає, що низка ознак, які пов'язані з початковими етапами ембріонального розвитку, повністю визначається геномом матері.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Правильна формула розщеплення при схрещуванні двох дигетерозигот
А 3 : 1 Б 9 : 9 : 3 : 1 В (3 : 1)³ Г 9 : 3 : 1 Д 9 : 3 : 1 : 1

- 2** Біологічне підґрунтя для третього закону Менделя — це те, що
А гени розташовані в одній хромосомі
Б при мейозі до одної гамети потрапляють обидві хромосоми з пари
В спостерігається повне домінування
Г різні гени розташовані в різних хромосомах
Д кожна гамета унікальна, не схожа на іншу
- 3** При перенесенні пилку з рослини, що має зелене листя, на рослину, що має мозаїчне біло-зелене листя, усі нащадки мають мозаїчне листя. При перенесенні пилку з мозаїчних на зелені рослини — усі нащадки матимуть зелене листя. Таке успадкування
А відповідає законам Менделя
Б не відповідає законам Менделя
В відповідає розщепленню 3 : 1
Г відповідає тільки першому закону Менделя
Д відповідає розщепленню 1 : 1
- 4** Геномне запам'ятовування Не веде до
А прояву рецесивних ознак за наявності домінантних
Б успадкування за материнською лінією
В порушення домінування **Г** інактивації генів одного з батьків
Д зникнення генів

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 5** Як сучасні знання допомагають нам пояснити закони Менделя?
- 6** Скільки видів гамет може утворити при мейозі гетерозигота за 10-ма генами, якщо всі вони розташовані в різних хромосомах?
- 7** Чому загальне розщеплення після схрещування дигетерозигот дорівнює добутку розщеплень від моногібридного схрещування гетерозигот?
- 8** Чому розщеплення за генотипом і розщеплення за фенотипом відрізняються при схрещуванні дигетерозигот?
- 9** Які умови потрібні для появи «материнського ефекту», коли ознаки успадковуватимуться за материнською лінією?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 10** Яке розщеплення буде в другому поколінні при дигібридному схрещуванні двох чистих ліній, якщо організми тетраплоїдні (містять чотири копії кожної хромосоми), а їхні гамети диплоїдні?
- 11** Чому генетика бактерій не підпорядковується законам Менделя?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

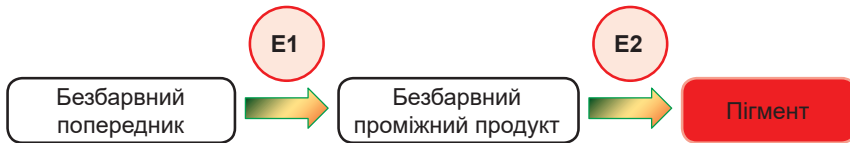
- 12** Вважають, що закони Менделя мають статистичний характер. Чим це пояснюється й чому Менделеві для з'ясування закономірностей доводилося підраховувати по кілька тисяч горошин?
- 13** Чому схрещування з рецесивною гомозиготою називають аналізуючим схрещуванням? Які результати варто очікувати від аналізуючого схрещування різновидів гороху, отриманих Менделем?

§ 33. Взаємодія генів

Ознаки можуть формуватися під впливом кількох генів

У попередніх параграфах ми розглядали вплив одного гена на розвиток ознаки. Проте, як правило, фенотипна ознака є результатом взаємодії відразу кількох генів. Тому варто розглянути ситуацію, коли на розвиток ознаки впливають одразу кілька генів.

Отже, проаналізуємо біохімічний шлях, відповідальний за синтез деякої кольорової речовини — пігменту, який надає забарвлення квіткам.



Утворення пігменту, згідно з наведеною схемою, відбувається у два етапи, що каталізуються ферментами E1 та E2. Припустимо, що фермент E1 кодується геном A, а фермент E2 — геном B. При цьому в кожного з генів є по два алелі: домінантний (A та B) і рецесивний (a та b). Домінантний алель кожного гена кодує функціональний фермент, здатний здійснити свою реакцію, а рецесивний — нефункціональний, не здатний до каталізу. Розглянемо, які фенотипи матимуть рослини з різними генотипами (табл. 33.1).

Таблиця 33.1. Генотипи та фенотипи рослин (варіант 1)

Генотип	Функціональний фермент E1	Функціональний фермент E2	Пігмент	Колір квіток
<i>AABB</i>	+	+	+	Червоний
<i>AaBB</i>	+	+	+	Червоний
<i>AABb</i>	+	+	+	Червоний
<i>AaBb</i>	+	+	+	Червоний
<i>aaBB</i>	-	+	-	Білий
<i>aaBb</i>	-	+	-	Білий
<i>AAbb</i>	+	-	-	Білий
<i>Aabb</i>	+	-	-	Білий
<i>aabb</i>	-	-	-	Білий

Як бачимо, для утворення пігменту та розвитку червоного забарвлення квітки потрібна наявність одразу двох функціональних ферментів E1 та E2, що кодуються різними генами.

А тепер розглянемо, які розщеплення матимемо у випадку схрещування двох чистих ліній: *AABB* та *aabb*. Та перш ніж приступати до розгляду, зауважимо, що ми розглядаємо незалежне успадкування обох генів. Таким чином, розподіл генотипів збігатиметься з таким розподілом для дигібридного схрещування. Також у всіх випадках спостерігатиметься одноманітність у першому поколінні та розщеплення в другому. Розщеплення генотипів у другому поколінні буде однаковим у всіх



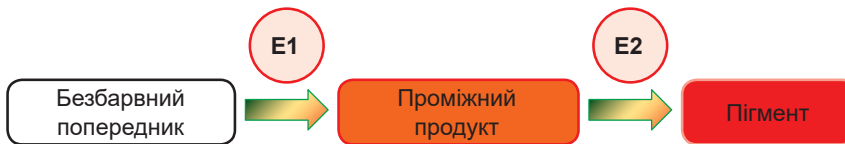
випадках та відобразатиметься на решітці Пеннета для дигібридного схрещування. Усе, що від нас треба, — розфарбувати решітку Пеннета у відповідні кольори, щоб відобразити фенотипи.

Для другого покоління запишемо решітку Пеннета, використовуючи дані таблиці 33.1.

Таким чином, ми отримали розщеплення фенотипів у другому поколінні **9 : 7**.

Спробуємо дещо модифікувати запропоновану схему утворення кольору. Нехай проміжний продукт теж забарвлений і має колір, відмінний від кінцевого пігменту.

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



Тепер ознака «колір квітки» має три альтернативні прояви: білий, жовтогарячий і червоний. Заповнимо аналогічну таблицю для цієї схеми біосинтезу пігменту (табл. 33.2).

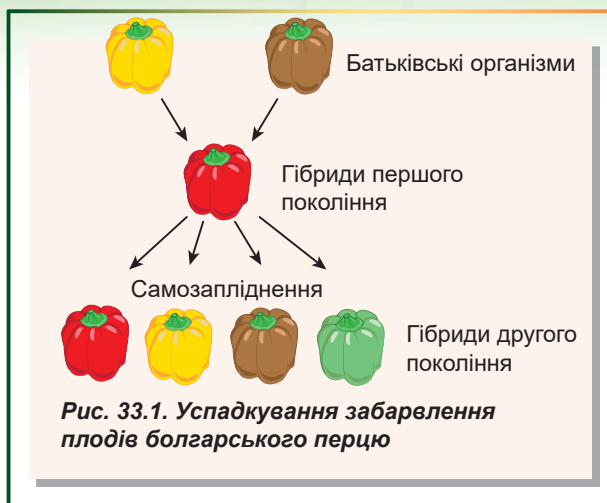
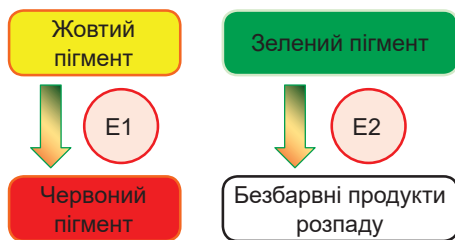
Таблиця 33.2. Генотипи та фенотипи рослин (варіант 2)

Генотип	Функціональний фермент E1	Функціональний фермент E2	Жовтогарячий проміжний продукт	Червоний пігмент	Колір квіток
AABB	+	+	+	+	Червоний
AaBB	+	+	+	+	Червоний
AABb	+	+	+	+	Червоний
AaBb	+	+	+	+	Червоний
aaBB	-	+	-	-	Білий
aaBb	-	+	-	-	Білий
AAbb	+	-	+	-	Жовтогарячий
Aabb	+	-	+	-	Жовтогарячий
aabb	-	-	-	-	Білий

Як бачимо, за наявності ферменту E1, але відсутності E2 синтез переривається на жовтогарячому пігменті, тому забарвлення квіток виходить жовтогарячим. При схрещуванні в першому поколінні всі особини мають генотип AaBb та квітки забарвлені в червоний колір. Для другого покоління запишемо решітку Пеннета, використовуючи дані таблиці 33.2. Отже, у другому поколінні маємо розщеплення **9 : 3 : 4**.

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

Насамкінець розглянемо складнішу схему успадкування забарвлення плодів у болгарського перцю (рис. 33.1). У формуванні кольору задіяні відразу два різні біохімічні шляхи.



Отже, фермент E1 відповідає за синтез червоного пігменту з жовтого, а фермент E2 — за розпад зеленого пігменту. За наявності одночасно зеленого та жовтого пігментів зелений маскує жовтий. За наявності червоного та зеленого пігментів плоди мають коричневий колір. Заповнимо аналогічну таблицю для цього випадку (табл. 33.3).

Таблиця 33.3. Генотипи та фенотипи рослин (варіант 3)

Генотип	Функціональний фермент E1	Функціональний фермент E2	Жовтий пігмент	Червоний пігмент	Зелений пігмент	Колір плодів
AABB	+	+	-	+	-	Червоний
AaBB	+	+	-	+	-	Червоний
AABb	+	+	-	+	-	Червоний
AaBb	+	+	-	+	-	Червоний
aaBB	-	+	+	-	-	Жовтий
aaBb	-	+	+	-	-	Жовтий
AAbb	+	-	-	+	+	Коричневий
Aabb	+	-	-	+	+	Коричневий
aabb	-	-	+	-	+	Зелений

Якщо використати дані таблиці 33.3, то решітка Пеннета матиме такий самий вигляд, як і на сторінці 185.

У цьому випадку маємо розщеплення **9 : 3 : 3 : 1**. Це дуже нагадує розщеплення при дигібридному схрещуванні, лише з тією відмінністю, що аналізуються не дві ознаки (як, наприклад, колір і форма насінин), а одна (колір плоду).







Усі розщеплення, розглянуті вище, є модифікацією схеми 9 : 3 : 3 : 1. Справді, $9 : 7 = 9 : (3 + 3 + 1)$, а $9 : 3 : 4 = 9 : 3 : (3 + 1)$. Це відображає характер дигенного успадкування. Варіант дигенного успадкування, коли поява ознаки в організмі зумовлена обов'язковою наявністю двох генів у певному стані (зазвичай домінантному), називають **комплементарністю**.

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

Кількісні ознаки успадковуються полігенно

Для деяких ознак характерний різний ступінь прояву залежно від генотипу. Так, колір шкіри людини, зумовлений чотирма основними генами (табл. 33.4). Кожен із цих генів у вигляді домінантного алеля зумовлює синтез темного пігменту меланіну. Що більше домінантних алелів у генотипі, то більше пігменту в клітинах шкіри й шкіра темніша: темношкірі люди мають 7–8 домінантних алелів, мулати — 4–6, а світлошкірі — 1–3. Між алелями одного гена домінування неповне, інакше неможлива поступова зміна ознаки. Такий варіант успадкування, за якого ступінь прояву ознаки залежить від кількості генів у певному стані, називають **полімерією**.

Таблиця 33.4. Успадкування кольору шкіри в людини

Кількість домінантних алелів синтезу меланіну					
1	3	4	6	7	8
					

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- Для розщеплення 9 : 3 : 4 треба, щоб було
 - більше двох алелів одного гена
 - три альтернативні прояви ознаки
 - більше двох генів із двома алелями кожен
 - неповне домінування хоча б в одній парі алелів
 - незалежне успадкування трьох генів
- У людини один ген відповідає за формування внутрішнього вуха (ген *R*), а другий за формування слухового нерва (ген *T*), а їхні рецесивні алелі спричиняють глухоту. Людина з генотипом *rrTt* матиме такий фенотип:
 - глуха, без сформованого слухового нерва
 - чує, але без сформованого внутрішнього вуха
 - глуха, без сформованого внутрішнього вуха
 - глуха, без сформованого внутрішнього вуха та без сформованого слухового нерва
 - чує, із нормальним вухом

- 3** У кролів синтез темного пігменту визначається наявністю домінантного алеля *C*, за його відсутності колір шерсті білий. Інший неалельний ген визначає розподіл пігменту волосиною: домінантний алель *A* зумовлює сірий колір, а рецесивний *a* — чорний. При схрещуванні двох дигетерозиготних за забарвленням шерсті кролів треба очікувати на таке розщеплення, як
A 9 : 3 : 3 : 1 **B** 9 : 7 **B** 9 : 3 : 4 **Г** 1 : 1 **Д** 3 : 1
- 4** Різноманітність забарвлення плодів болгарського перцю зумовлена
A неповним домінуванням алелів одного гена
B полімерним успадкуванням забарвлення
B зчепленим успадкуванням забарвлення
Г геномним імпринтингом алелів одного гена
Д комплементарним успадкуванням забарвлення
- 5** При схрещуванні червоного дигомозиготного перцю із зеленим дигомозиготним нащадки будуть
A усі червоні **B** усі зелені
B червоні та зелені в співвідношенні 1 : 1
Г червоні та жовті в співвідношенні 3 : 1
Д червоні, жовті та зелені в співвідношенні 9 : 3 : 4

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Чому в першому випадку схрещування, що був описаний у параграфі, забарвлених рослин більше, ніж незабарвлених, хоча в таблиці різноманітності генотипів для цього випадку (*табл. 33.1*) їх менше?
- 7** Чому в болгарського перцю неможлива поява жовтогарячого кольору плодів змішуванням жовтого та червоного кольорів?
- 8** Яка причина того, що розщеплення за комплементарної взаємодії генів є похідними від класичного розщеплення 9 : 3 : 3 : 1?
- 9** Слово «комплемент» має латинський корінь, що означає «додаток». Поясніть, чому взаємодію генів називають комплементарною.
- 10** Чи важливо при полімерії, домінантні гени яких алелів є в генотипі? Схарактеризуйте біохімічний механізм полімерії.

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Чому не завжди можна визначити, який тип взаємодії наявний між генами?
- 12** Чому можлива ситуація, коли один ген визначає відразу кілька фенотипних ознак? Наведи приклади таких генів.
- 13** Якого розщеплення треба чекати від схрещування двох дигетерозигот, якщо домінантні алелі генів визначають послідовний синтез пігментів, як у першій схемі успадкування в параграфі, але всі форми пігменту забарвлені в різні кольори?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 14** Крім комплементарності та полімерії, можлива взаємодія генів у вигляді епістазу. Чим схожі й чим відрізняються всі три типи взаємодії?
- 15** Який біологічний сенс взаємодії неалельних генів?

§ 34. Зчеплення генів і кросинговер

Гени, розташовані в одній хромосомі, успадковуються зчеплено

У попередніх параграфів ми розглядали гени як елементарні носії генетичної інформації. Та чи інша комбінація алелів визначає прояв фенотипної ознаки. Проте не варто забувати, що гени є ділянками ДНК, а фізичним носієм ДНК є хромосоми. Закон незалежного успадкування Менделя може бути пояснений незалежним розподілом хромосом у процесі мейозу. Таким чином, розподіл алелів під час утворення гамет точно повторює поведінку хромосом у процесі мейозу.

Кількість генів значно перевищує кількість хромосом. Очевидно, що в одній хромосомі є сотні й навіть тисячі генів. Можна припустити, що гени, розташовані в одній

хромосомі, мають тенденцію успадковуватися разом. Такі гени отримали назву **зчеплених генів**. Щоб дізнатися, як зчеплення генів впливає на генотипи нащадків, розглянемо успадкування двох генів плодової мушки, розташованих в одній хромосомі. Один із цих генів відповідає за забарвлення тіла, другий — за форму крил. Алель *A* відповідає за нормальне сіре забарвлення тіла, алель *a* — за чорне забарвлення, алель *B* — за нормальну форму крил, алель *b* — за вкорочені крила. При схрещуванні мушки із сірим тілом і нормальними крилами (генотип *AABB*)

із мушкою з чорним тілом і вкороченими крилами (генотип *aabb*) усе потомство мало фенотип дикого типу: сіре тіло й нормальні крила¹ (рис. 34.1). Такий перебіг схрещування відповідає закону одноманітності гібридів першого покоління. Потім мушок з отриманого потомства схрестили із чорними мушками з укороченими крилами. У потомстві були особини з усіма можливими комбінаціями забарвлення та форми крил, але явно переважали особини з фенотипами батьків, тобто із сірим забарвленням і нормальними крилами та з чорним тілом і короткими крилами.

Таким чином, ми спостерігаємо явне відхилення від розподілу 1 : 1 : 1 : 1, який диктує третій закон Менделя. Переважання в потомстві особин із батьківськи-

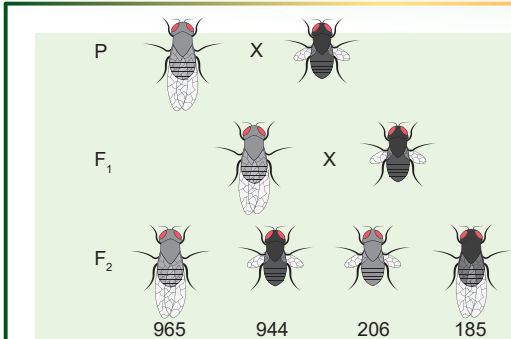


Рис. 34.1. Дослід Томаса Моргана зі схрещування плодкових мушок

Цифри позначають кількість особин з певним фенотипом.

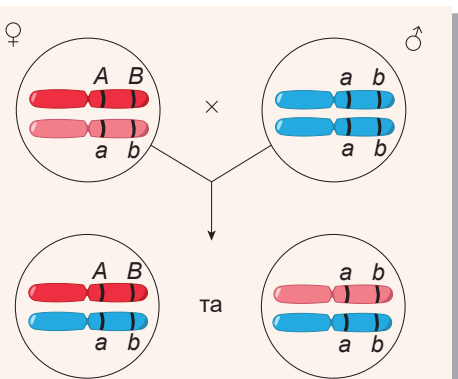


Рис. 34.2. Утворення нащадків із батьківськими фенотипами

¹ Такий фенотип найпоширеніший у природі, тому його називають «диким типом».



Томас Морган

Народився 1866 року в Лексингтоні (штат Кентуккі, США). Освіту здобув у Державному коледжі штату Кентуккі. Студіював на морських біологічних станціях, де займався зоологічними дослідженнями. Після відвідин саду Гуго де Фріза в Амстердамі Морган зацікавився мутаціями, а згодом і загалом генетичними дослідженнями. Саме він увів у науку новий об'єкт досліджень — плодону мушку дрозофілу. Усі подальші досліді Томас Морган проводив саме з нею. Ученому вдалося зібрати талановиту групу дослідників, разом із якими він сформулював основні положення хромосомної теорії спадковості. 1933 року Моргану було присуджено Нобелівську премію «за відкриття, пов'язані з роллю хромосом у спадковості». Помер Томас Морган 1945 року в Пасадені (штат Каліфорнія, США).

ми фенотипами (так званими **нерекомбінантними фенотипами**) можна пояснити розташуванням генів в одній хромосомі. Справді, якщо особина з генотипом $AaBb$ містить домінантні алелі в одній хромосомі й рецесивні — в другій, то вона утворюватиме два типи гамет: AB та ab . Це пояснюється тим, що домінантні алелі разом потрапляють до однієї гаметі в процесі мейозу. Те саме відбувається з двома рецесивними алелями.

Проте, якби зчеплення між генами було повним, то дигетерозигота утворювала б лише два види гамет. А в потомстві від схрещування з рецесивною дигомозиготою було б лише два фенотипні класи. Однак ми спостерігаємо наявність особин із фенотипами, що відрізняються від батьківських (так званими **рекомбінантними фенотипами**), хоча їхня частка й менша, ніж за незалежного успадкування ознак. Це означає наявність механізму, завдяки якому алелі одного гена можуть мінятися місцями в гомологічних хромосомах.

Кросинговер порушує зчеплення

У схрещуванні мушок з'ясувалося, що поряд із нерекомбінантним потомством наявна також незначна кількість рекомбінантних потомків. Пояснити їх появу за умови зчеплення генів проблемно. Насправді ж у мейозі відбувається процес перебудови хромосом, що має назву **кросинговер** (про нього вже йшлося в § 29). Під час кросинговеру гомологічні хромосоми об'єднуються одна з одною. При цьому відбувається обмін ідентичними ділянками між хромосомами (рис. 34.3). У такий

спосіб алелі, розташовані в різних хромосомах, міняються місцями.

Кросинговер може пояснити появу рекомбінантного потомства в розглянутому вище схрещуванні (рис. 34.4). Оскільки кросинговер між генами A та B відбувається лише в деяких, але не в усіх парах хромосом, більша частина потомства залишається нерекомбінантною.

У дигетерозигот $AaBb$, коли домінантні алелі розташовані в одній хромосомі, а рецесивні — в другій, більшість гамет містить або AB , або ab хромосому. Проте в 17 % випадків між цими генами відбувається кросинговер, за якого домінантні

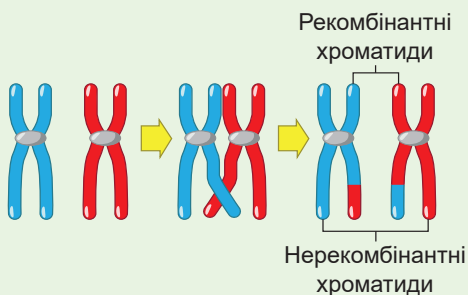


Рис. 34.3. Схема кросинговеру

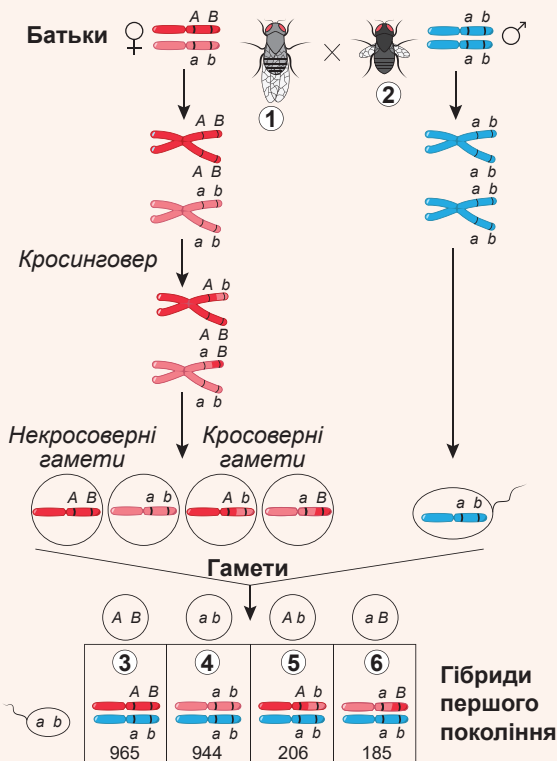


Рис. 34.4. Пояснення появи рекомбінантних мух у потомстві при схрещуванні дигетерозиготної самиці з мутантним самцем

1. Сіре забарвлення тіла й нормальні крила.
2. Чорне забарвлення тіла й укорочені крила.
3. Сіре забарвлення тіла й нормальні крила.
4. Чорне забарвлення тіла й укорочені крила.
5. Сіре забарвлення тіла й укорочені крила.
6. Чорне забарвлення тіла й нормальні крила.

Частота рекомбінації

$$\frac{206 + 185}{965 + 944 + 206 + 185} \cdot 100\% = 17\%$$

та рецесивні алелі міняються хромосомами. У результаті виникають кросоверні гамети Ab та aB . Гомозигота утворює лише один тип гамет — ab . У разі запліднення за участю некросоверних гамет формуються особини з батьківськими фенотипами. А в 17 % випадків утворюються особини з рекомбінантними фенотипами.

Що далі гени розташовані один від одного, то вища частота кросинговеру. Якщо частота кросинговеру становить 50 %, то успадкування таких генів, навіть якщо вони розташовані в одній хромосомі, виявляється незалежним.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

1. За кросинговеру своє положення міняють

A одна пара хромосом	B алелі лише одного гена	B алелі різних генів
Г лише гени однієї пари хромосом		Д різні гамети
2. Якщо гени розташовані на протилежних кінцях довгої хромосоми, то

A ймовірність кросинговеру 1 %	B ймовірність кросинговеру 50 %
B ймовірність кросинговеру 0,1 %	Г ймовірність кросинговеру 17 %
Д кросинговер відбувається завжди	

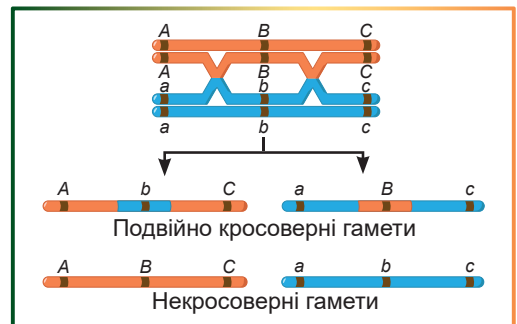
- 3** Дикий тип плодової мушки має
A сіре забарвлення, укорочені крила та генотип $AaBb$
B сіре забарвлення, укорочені крила та генотип $AAbb$
B сіре забарвлення, нормальні крила та генотип $aabb$
Г сіре забарвлення, нормальні крила та генотип $AABB$
D сіре забарвлення, нормальні крила та генотип $AABb$
- 4** При схрещуванні дигетерозиготи з рецесивною дигомозиготою за генами плодової мушки A та B ймовірність появи в другому поколінні мушок з одним із батьківських фенотипів становить
A 8,5 % **B** 17 % **B** 41,5 % **Г** 50 % **D** 83 %
- 5** Частота кросинговеру між генами C та D — 5 %. Від схрещування дигетерозиготи $CcDd$ з рецесивною дигомозиготою $ccdd$ варто чекати розщеплення
A 1 : 1 : 1 : 1 **B** 95 : 95 : 1 : 1 **B** 19 : 19 : 1 : 1 **Г** 40 : 40 : 10 : 10 **D** 95 : 5

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** За яких умов зчеплені гени успадкуються незалежно?
- 7** Що є причиною збільшення частоти кросинговеру при збільшенні відстані між генами?
- 8** Чому домінуючі та рецесивні алелі в досліді Моргана з плодовими мушками виявилися в різних хромосомах у гібридів першого покоління?
- 9** Чому організмів із рекомбінантними фенотипами не буває більше, ніж організмів із нерекомбінантними?
- 10** Які фенотипи та в якому співвідношенні мали б нащадки в досліді з плодовими мушками, якби кросинговер не відбувався?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Між трьома генами можливі два перехрещення при кросинговері (як на рисунку). Поясни причини того, що відсоток подвійних кросоверних гамет менший, ніж очікувалося теоретично.
- 12** Чи в усіх організмів гени розташовані в хромосомі лінійно та не перекриваються?



Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Як дані про ймовірність кросинговеру допомогли побудувати хромосомні карти?
- 14** Від яких чинників залежить частота кросинговеру для пари генів?
- 15** Розкрий хромосомну теорію спадковості. Яке значення вона мала для розвитку біології?

§ 35. Генетика статі

У природі трапляються гермафродити й роздільностатеві організми

Більшість багатоклітинних еукаріотичних організмів розмножується статевим шляхом. Статеве розмноження багатоклітинних включає утворення чоловічих і жіночих гамет, які зливаються одна з одною в процесі запліднення. Гамети у тварин зазвичай утворюються в спеціалізованих багатоклітинних органах, які називають **гонадами**, або **статевими залозами**.

Деякі види мають і чоловічі, і жіночі гонади в одній особині. Такі організми називають **гермафродитами**. Гермафродити поширені у тваринному царстві: популяції багатьох молюсків і черв'яків представлені лише гермафродитними особинами. Однак більшість гермафродитів практикує перехресне запліднення. У цьому разі організм-гермафродит у процесі парування відіграє жіночу або чоловічу роль, тобто є джерелом сперматозоїдів чи яйцеклітин. Його партнер-гермафродит виконує відповідно роль протилежної статі. Лише незначна частина гермафродитів здійснює самозапліднення.

А якщо жіночі та чоловічі статеві залози розташовані в різних особин, то організми **роздільностатеві**. При цьому кожна особина виробляє статеві клітини лише одного типу — або яйцеклітини, або сперматозоїди¹.

Стать майбутнього організму визначається під час запліднення

Після запліднення виникає запитання, якої статі буде новий організм. У природі є різні способи визначення статі. Приклади деяких з них наведено на рисунку 35.1.

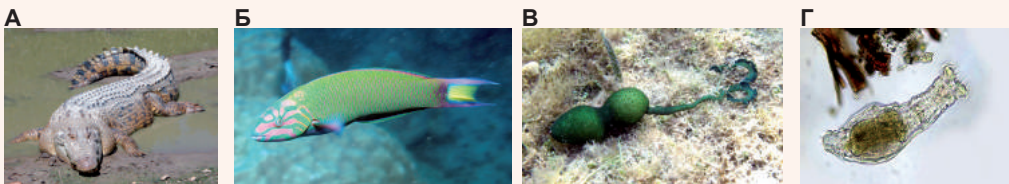


Рис. 35.1. Організми з різними способами визначення статі

А. Стать у крокодила визначається температурою, за якої розвиваються яйця. Якщо яйце зберігалося за температури 31–32 °С, то вилуплюються самці, якщо за вищої чи нижчої — то самиці. **Б.** У більшості видів губанів усі мальки розвиваються в самиць, але потім, якщо не вистачає самців у популяції, деякі з них міняють свою стать. **В.** У безхребетного бонелії зеленої якщо личинка осідає на ґрунт, вона перетворюється на самицю, а якщо на хоботок самиці — то розвивається в мікроскопічного самця, що паразитує в самиці. **Г.** Багато коловерток — мікроскопічних водних безхребетних — більшу частину року представлені самицями, що розвиваються з незапліднених яєць. Але за несприятливих умов, наприклад, якщо похолодання чи засуха, самиці відкладають дрібні яйця, із яких розвиваються самці.

¹ Популяції деяких багатоклітинних організмів представлені тільки самицями. Наприклад, у вірменської скельної ящірки самців не виявлено, потомство розвивається з незапліднених яєць. У попелиць і гіллястовусих рачків дафній більшу частину року наявні лише самиці, самці з'являються тільки восени та запліднюють яйця. Однак розвиток самиць із незапліднених яєць — **партеногенез** — вважають статевим розмноженням, оскільки він включає мейоз та утворення гамет, нехай й одного типу.

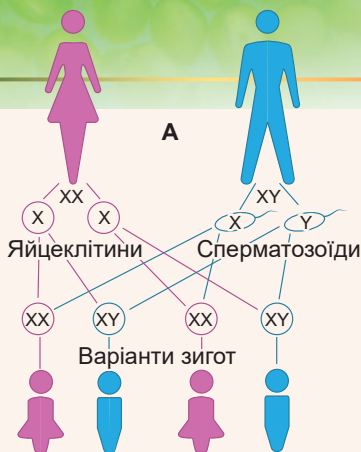


Рис. 35.2.

А. Визначення статі в людини.

Б. Мікрофотографія Х-хромосоми (ліворуч) та Y-хромосоми (праворуч).



Незважаючи на різноманіття механізмів визначення статі, у більшості випадків вона задається генетично. Це означає, що розвиток жіночого чи чоловічого організму залежить від наявності певних генів. У багатьох організмів є спеціалізовані **статеві хромосоми**, наявність чи відсутність яких визначає розвиток ознак тої чи тої статі. У людини є пара статевих хромосом, які позначають літерами X та Y. При цьому в жінок є дві X-хромосоми, а в чоловіків — одна X-хромосома та одна Y-хромосома (рис. 35.2). Хоча X- та Y-хромосоми доволі відрізняються одна від одної, вони є гомологічними хромосомами й поведуться в мітозі та мейозі подібно до інших гомологічних хромосом¹. Неважко здогадатися, що всі яйцеклітини в людини містять одну X-хромосому, тобто подібні за каріотипом. Тому жіночу стать називають **гомогаметною**. А сперматозоїди містять або X-, або Y-хромосому. Тому чоловічу стать у людини називають **гетерогаметною** — чоловіки виробляють сперматозоїди двох типів. Очевидно, що стать майбутньої дитини визначається тим, сперматозоїд із якою статевою хромосомою зливається з яйцеклітиною.

Так само визначається стать і в улюбленого об'єкта генетичних досліджень — плодової мушки. У неї самиці мають дві X-хромосоми, а самці — X- та Y-хромосоми². Але не завжди чоловіча стать є гетерогаметною. У птахів, наприклад, гетерогаметною є жіноча стать, а чоловіча — гомогаметна.

Гени, зчеплені зі статтю, розташовані в статевих хромосомах

Як видно на рисунку 35.2, Б, X-хромосома в людини значно більша за розміром, ніж Y-хромосома. Це пов'язано з тим, що в ній міститься більше генів: у X-хромосомі їх приблизно 1400, а в Y-хромосомі лише 71. Крім того, X-хромосома функціонує в усіх людей, незалежно від статі, тому більшість генів, які вона містить, визначає ознаки, не пов'язані безпосередньо з розвитком жіночого чи чоловічого організму. Так, у людини в X-хромосомі розташовані гени, що кодують компоненти системи згортання крові, дихального ланцюга мітохондрії, системи синтезу зорових пігментів. Можна сказати, що жіночою її називають лише умовно. Проте успадкування ознак, гени яких розташовані в X-хромосомі, різняться в чоловіків і жінок.

Розглянемо, наприклад, успадкування **гемофілії** — захворювання, пов'язаного з порушенням згортання крові. У гемофіліків є мутація в гені, що кодує один із компонентів системи згортання крові. Цей ген розташований саме в X-хромосомі. Нормальний алель *H* домінує над мутантним *h*, тому в жінок із генотипом *Hh* гемофілія не розвивається. Проте в чоловіків лише одна X-хромосома й один алель цього гена. Якщо цей алель *H*, то чоловік здоровий, а якщо *h* — то хворий на гемо-

¹ Але кросингвер між ними не відбувається.

² Тут, щоправда, є істотна відмінність. У людини стать визначається наявністю Y-хромосоми, тому особина, що має хромосомний набір XXУ (таке поєднання хромосом іноді виникає внаслідок порушення мейозу), буде чоловіком. У плодової мушки роль Y-хромосоми в розвитку чоловічого фенотипу значно скромніша: для визначення статі важлива кількість X-хромосом. Тому особина з хромосомним набором XXУ буде самицею.

філію. Це є поясненням того факту, що гемофілія набагато частіше трапляється у чоловіків, ніж у жінок (рис. 35.3).

Ще одним захворюванням, зчепленим із X-хромосомою, є **дальтонізм** — порушення синтезу зорових пігментів, що призводить до порушення кольоросприймання. Аналогічно попередньому випадку рецесивний ген зумовлює прояв дальтонізму. Як і за гемофілії, чоловіки-дальтоніки трапляються набагато частіше, ніж жінки, які страждають на це захворювання.

Ознаки, обмежені статтю, розвиваються лише в особини однієї статі

Не секрет, що прояв багатьох ознак пов'язаний зі статтю організму. Прикладами таких ознак є розвиток надхвістя в павича, вимені у корови чи бороди та вусів у чоловіків. Ці ознаки розвиваються лише в особин однієї статі, хоча їхні гени можуть бути розташовані й не в статевих хромосомах. Такі ознаки називають **обмеженими статтю**. Іноді ознака може проявитись у представників обох статей, але з різною частотою. Так, роги в баранів (самців) трапляються набагато частіше, ніж в овець (самиць). Річ у тім, що алель, відповідальний за розвиток рогів у баранів, проявляється як домінуючий, а в овець — як рецесивний. Тому гетерозиготні барани мають роги, а вівці — ні. Приблизно так само успадковується облісіння в людей: у чоловіків ця ознака домінуюча, а в жінок, на їхнє щастя (і на щастя чоловіків!), — рецесивна.

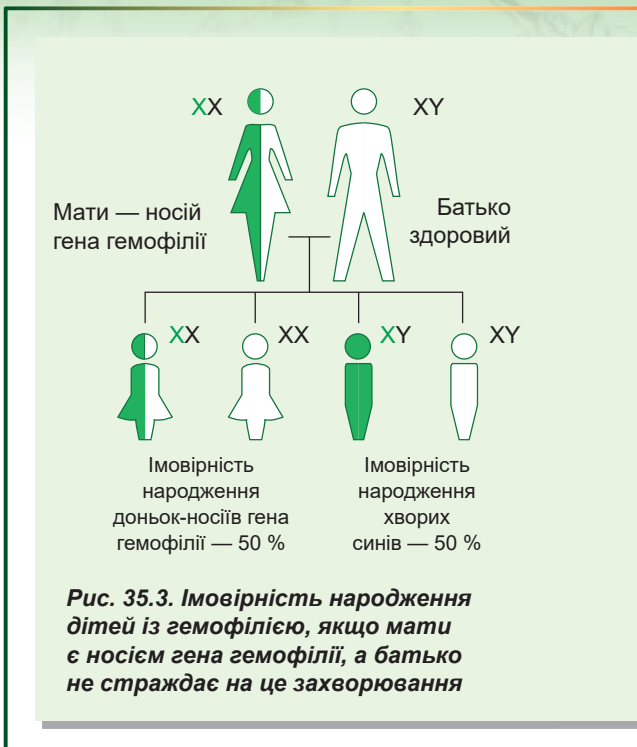


Рис. 35.3. Імовірність народження дітей із гемофілією, якщо мати є носієм гена гемофілії, а батько не страждає на це захворювання

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 При паруванні більшість гермафродитів виступає як
 - А самиця для себе
 - Б самець для іншого партнера
 - В самиця для іншого партнера
 - Г самиця або як самець для іншого партнера
 - Д самиця та самець одночасно для самого себе
- 2 Чоловіки є гетерогаметною статтю і їхні гамети різні, бо
 - А до них потрапляє по одній гомологічній хромосомі з пари
 - Б половина з них має X-хромосому, а половина — Y-хромосому
 - В більшість із них містить Y-хромосому
 - Г більшість із них містить X-хромосому
 - Д їх гамети утворюються в результаті мейозу

- 3** Самцею буде плодова мушка з набором статевих хромосом
A XX **Б** YY **В** XY **Г** XYY **Д** XO
- 4** Імовірність народження хворої на гемофілію дитини в родині, у якій батько страждає на гемофілію, а мати є носієм гена гемофілії, але не страждає на неї, становить
A 0 % **Б** 25 % **В** 33 % **Г** 50 % **Д** 100 %
- 5** Якщо в заплідненій яйцеклітині ссавця є Y-хромосома, але немає X-хромосоми, то
A народиться самець **Б** народиться самиця
В народиться безстатевий організм **Г** народиться гермафродит
Д зародок загине

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Чому при хромосомному визначенні статі статистичне співвідношення самиць і самців серед нащадків становить 1 : 1?
- 7** Як відрізняється імовірність народження дітей із дальтонізмом у родині, де дальтонік лише батько, від імовірності для родини, де на дальтонізм хвора лише мати?
- 8** Як зміниться успадкування ознак, зчеплених зі статтю, якщо вони, на відміну від гемофілії та дальтонізму, будуть зумовлені домінантними алелями?
- 9** Яка відмінність між ознаками, зчепленими зі статтю, й ознаками, обмеженими статтю? Чи бувають ознаки, зчеплені зі статтю, обмеженими статтю?
- 10** Якими особливостями життєдіяльності та хромосомного набору мають володіти організми, у яких стать визначається зовнішньою температурою, за якої розвиваються яйця?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Чому більшість одностатевих популяцій, особини яких розмножуються статевим шляхом, використовує партеногенез?
- 12** Чи є стать в одноклітинних організмів? Як вона визначається?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Які переваги та недоліки має гермафродитизм порівняно з різностатевістю?
- 14** Чому Y-хромосома в людини набагато менша за X-хромосому, хоча вони гомологічні?

Проект для дружної компанії

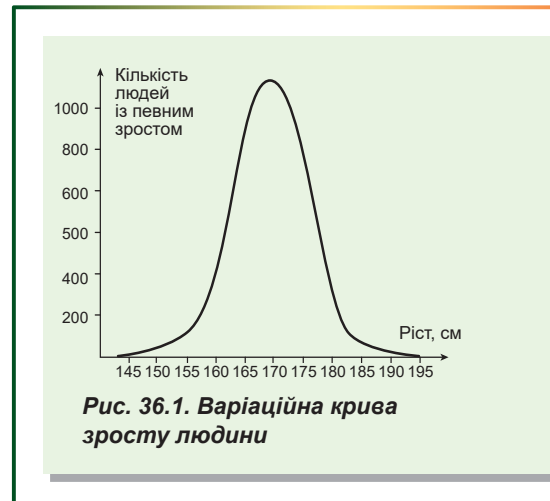
- 15** Дерево походження різних способів визначення статі.
- Зберіть інформацію про різні способи визначення статі в природі та про організми, для яких вони характерні.
 - На підставі зібраних даних побудуйте дерево походження різних способів визначення статі, використовуючи ознаки подібності між способами та ознаки спорідненості між живими організмами. Дерево має бути побудоване так, щоб споріднені організми з подібним визначенням статі розташовувалися поряд, а неспоріднені — були віддалені.
 - Презентуйте своє дерево в класі й обговоріть зв'язок між способами визначення статі та спорідненістю організмів.

§ 36. Мінливість

Мінливість буває спадкова й неспадкова

У природі неможливо знайти два абсолютно однакові організми. Причиною цього є **мінливість**, тобто здатність організму набувати нових ознак. Мінливість — обов'язкова характеристика індивідуального розвитку організму. Відмінності, що виникають між організмами, залежать від унікальної комбінації зовнішніх і внутрішніх чинників, які діють на організми. Такі чинники довкілля, як температура, режим харчування, кількість сонячного світла, можуть значно мірою впливати на будову організму. Вони визначають **неспадкову**, або **модифікаційну**, **мінливість**. Навіть генетично ідентичні організми, наприклад однояйцеві близнюки, мають певні відмінності в масі, розвитку м'язів, зрості тощо. Із двох близнюків, що виконують фізичні вправи, вищим на зріст буде той, хто щодня підтягується, а не той, який щодня піднімає штангу. Забарвлення пір'я у фламінго залежить від їхнього раціону. У природі фламінго харчуються планктонними рачками, що містять червоний пігмент лютеїн, тому їхнє пір'я забарвлене в червоний або рожевий колір. У зоопарку цих птахів можуть годувати їжею без лютеїну, через що їхнє пір'я світлішає. Проте це зовсім не є хворобою.

Треба зазначити, що багато кількісних ознак (тобто таких, що їх можна виміряти), як-от зріст, розмір частин тіла чи маса, можуть варіюватися. Якщо ми побудуємо графік розподілу значень ознаки в особин однієї популяції, то побачимо, що такий розподіл має форму дзвона (рис. 36.1). Отриманий графік називають **варіаційною кривою**. Ви можете самостійно отримати подібний розподіл, вимірявши, наприклад, зріст усіх учнів одного віку в школі та побудувавши графік. При цьому ознаки набувають значень у межах деякого інтервалу, який називають **нормою реакції**. Норма реакції для різних ознак має різну ширину. Також ми виявимо, що в більшості особин ознака набуває значень навколо якогось середнього значення.



Модифікаційна мінливість має адаптивний, масовий і спрямований характер

Модифікаційна мінливість забезпечує пристосування організмів до мінливих умов довкілля. Такі неспадкові зміни називають **адаптивними**. Так, багато рослин одного виду за умов високогір'я нижчі, ніж рослини передгір'я. Це дає змогу першим краще протистояти нічним морозам у горах. Ще один яскравий приклад адаптивних змін — стрілиця. Ця трава росте в прибережній зоні прісних водойм. Залежно від ступеня занурення у воду рослини утворюють листки принципово різної форми: підводні, плавучі та надводні. Кожен тип листка найбільше пристосований до функціонування в тому чи тому середовищі: тонке підводне листя легко

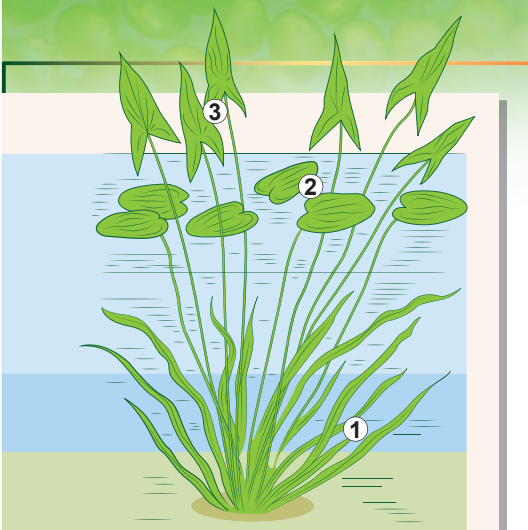


Рис. 36.2. Стрілиця

1. Підводні листки.
2. Плаучі листки.
3. Надводні листки.

обтікається водою, еліптичне плавуче листя не тоне, а надводне — велике та за формою схоже на стрілу — ефективно фотосинтезує (рис. 36.2).

Яскравим прикладом адаптивної мінливості в людини є поява засмаги для пристосування до інтенсивного опромінювання шкіри. Інший приклад — це підвищення кількості еритроцитів у крові за умов гірської місцевості. Воно виникає для поліпшення ефективності перенесення кисню, якого в гірському повітрі міститься замало.

Модифікаційна мінливість має масовий і спрямований характер, тобто всі організми цього виду за однакових умов зазнають однакових модифікацій. Таким чином, у всіх рослин стрілиці мінятиметься форма листя під водою та над водою, а в усіх людей, що потрапили до високогірних районів, збільшуватиметься вміст еритроцитів у крові.

Масовість неспадкової мінливості зумовлена механізмом її виникнення. Під впливом середовища генетична інформація, записана в ДНК, реалізується різними способами, спричиняючи мінливість.

Тобто гени ті самі, а фенотип різнитиметься. Наприклад, обидва світлошкірі брати мають гени ферментів синтезу темного пігменту шкіри — меланіну. Але якщо лише один із них поїде на море засмагати, то тільки в нього ферменти синтезу активуються під впливом сонячного випромінювання й меланін інтенсивно вироблятиметься. У результаті, повернувшись додому, один брат буде засмаглий, а другий залишиться таким само світлошкірим, як і був. Оскільки гени ферментів синтезу меланіну є в усіх людей (окрім альбіносів), то інтенсивне засмагання діятиме на всіх світлошкірих людей так само, як і на того брата, що відпочив на морі: шкіра потемнішає внаслідок активізації в ній синтезу меланіну.

Багато модифікаційних змін є зворотними. Якщо людина повернеться з високогір'я в долину, то кількість еритроцитів у її крові знову зменшиться. Але деякі зміни, особливо набуті в ранньому віці, незворотні. Таким прикладом є викривлення хребта, набуте в шкільному віці через носіння сумки на одному плечі. Ця набута ознака залишається в людини назавжди (якщо не провести складну хірургічну операцію), навіть якщо ця людина надалі все життя носитиме рюкзак на обох плечах.

Часто ступінь набуті змін залежить від інтенсивності та тривалості дії чинника: що довше носити сумку й що важча вона, то більший ступінь викривлення хребта. Те саме й із засмагою: світлошкірі мешканці півдня до кінця літа засмагають сильніше, аніж світлошкірі мешканці півночі.

Насамкінець зауважимо, що модифікаційна мінливість є неспадковою й набуті ознаки не можуть бути передані наступним поколінням. Август Вейсман, який довів це, у кількох поколіннях поспіль відрізав мишам хвост та дозволяв цим мишам схрецьуватися між собою. Але всі новонароджені мишенята

Рис. 36.3. Комбінативна мінливість кольору шерсті кішок



мали хвости, незважаючи на набуту безхвостість їхніх батьків. Таким чином, при успадкуванні модифікаційної мінливості нащадкам передається не конкретний стан ознаки (світла шкіра), а норма реакції (наскільки темною чи світлою може бути шкіра світлошкірої людини).

Комбінативна мінливість зумовлена «перемішуванням» батьківських генів

Інші види мінливості визначаються генами організму та передаються нащадкам спадково. Таку мінливість називають **спадковою**. Є дві форми спадкової мінливості — **комбінативна** та **мутаційна**.

Комбінативна мінливість визначається формуванням нових комбінацій генів у процесі статевого розмноження. При цьому нові алелі не виникають, а в потомства формуються нові комбінації батьківських алелів. Саме з комбінативною мінливістю пов'язані розщеплення при менделівському успадкуванні, відмінності у зовнішньому вигляді сестер і братів, різноманітне забарвлення кошенят білої кішки і темного кота (рис. 36.3). Формування нових комбінацій алелів відбувається на різних етапах статевого розмноження.

1. Кросинговер спричиняє перебудовування хромосом із перетасуванням алелів. У результаті на кожній хромосомі формується новий, ще не бачений у природі набір алелів генів.
2. Незалежне розходження хромосом у мейозі веде до формування різних комбінацій хромосом у гаметах (рис. 36.4, 32.2). До гамети може потрапити одна хромосома з пари. Тому організм із двома хромосомами в гаплоїдному наборі може виробляти чотири типи гамет лише тому, що відбулося незалежне розходження хромосом. У людини 23 хромосоми в гаплоїдному наборі, отже, кількість можливих комбінацій становить 2^{23} (а це 8 388 608). При цьому кожна хромосома несе свої алелі, які можуть відрізнятися від алелів гомологічної хромосоми!
3. Випадкова зустріч гамет під час запліднення. Якщо кожен із батьків виробляє 2^{23} гамет у результаті незалежного розходження хромосом, то з урахуванням випадкової зустрічі гамет виходитиме $2^{23} \times 2^{23} = 2^{46}$ можливих комбінацій хромосом у нащадків. А якщо враховувати кросинговер, то кількість комбінацій стає майже безмежною.

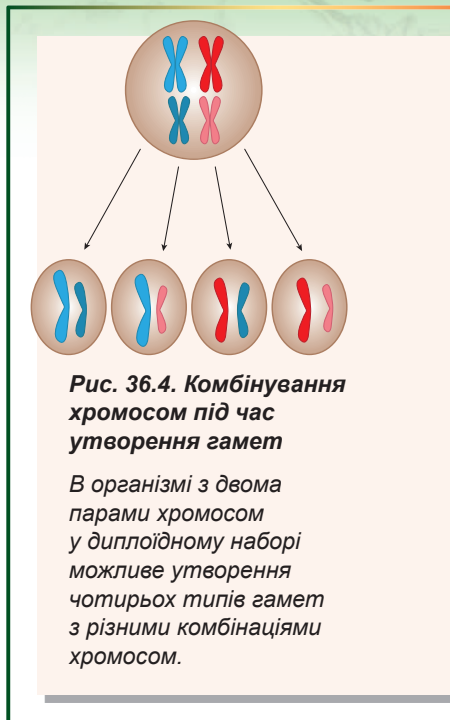


Рис. 36.4. Комбінування хромосом під час утворення гамет

В організмі з двома парами хромосом у диплоїдному наборі можливе утворення чотирьох типів гамет з різними комбінаціями хромосом.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1) Листки стрілиці, що виростили під водою, змінюють свою форму, щоб
- А їх не ламала течія
 - Б зменшити площу листка для покращення ефективності фотосинтезу
 - В не тонути
 - Г бути непомітнішими для рослиноїдних риб
 - Д займати менше місця у водоймі

- 2** Приклад модифікаційної мінливості — це
A поява блакитноокої дитини в родині, де батьки мають карі очі
B однакова довжина крил у плодовій мушці, коли личинки розвиваються за різних температур
B різний колір волосося в дітей однієї батьківської пари
Г зміна забарвлення хутра зайця-біляка на зиму
Д жовтий колір горошин у нащадків від схрещування гороху із жовтими горошинами з горохом, що має зелені горошини
- 3** Норма реакції на рисунку 36.1 складає
A від 0 до 1000 см **Б** 140 см **В** близько 170 см
Г від 140–195 см **Д** 195 см
- 4** Якщо в стрілиці в кількох поколіннях поспіль зрізати надводне листя та дозволити рослинам без нього схрещуватися між собою, то в нащадків
A зникне надводне листя **Б** зникне підводне листя
B зникне плавуче листя
Г усі типи листя розвиватимуться, як розвивалися **Д** нащадків не буде
- 5** У заплідненій яйцеклітині плодовій мушці, яка має 8 хромосом у диплоїдному наборі, можливих комбінацій хромосом (без урахування кросинговеру)
A 8 **Б** 16 **В** 64 **Г** 256 **Д** 65 536

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Чи можна застосувати поняття норми реакції та середнього значення для деяких не кількісних ознак, що зазнають модифікаційної мінливості: форми листя стрілиці, кольору хутра в зайця-біляка? Якої форми для таких ознак набуває варіаційна крива?
- 7** Чому світлошкіра людина, навіть мешкаючи на півдні весь рік, ніколи не стане настільки темною, щоб її не можна було відрізнити від темношкірої?
- 8** Чому комбінативна мінливість, на відміну від модифікаційної, не має масового та спрямованого характеру?
- 9** Яка причина відмінностей у зовнішності між рідними братом і сестрою, незважаючи на той самий генний набір у батьків?
- 10** Чому безхвості миші в досліді Вейсмана народжували хвостатих, а не безхвостих мишенят?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Для яких ознак характерна широка норма реакції, а для яких вузька та чому?
- 12** Чому норма реакції завжди має межі й у жодного організму немає настільки широкої норми реакції, щоб витримати всі можливі впливи середовища?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Деякі набуті модифікації можуть виявлятися й у кількох наступних поколіннях. При цьому спадкова інформація не змінюється. Як досягається таке «успадкування» в різних груп організмів?
- 14** За яких умов поширенішими будуть організми із широкою нормою реакції, а за яких — із вузькою? Чому жодна із цих груп не стала на Землі панівною?

§ 37. Мутації та хвороби

Мутації зумовлені змінами в самому носії генетичної інформації

На відміну від комбінативної мінливості, у випадку мутаційної мінливості відбувається зміна самого носія генетичної інформації, що спричиняє виникнення нових алелів, зміну кількості генів у геномі чи зміну послідовності генів у хромосомах.

Нині під терміном **мутація** розуміють будь-які зміни генетичного матеріалу, які можуть бути передані спадково. Мутації неминуче виникають у результаті помилок реплікації. Такі мутації називають **спонтанними**, про їх появу та виправлення йшлося в § 21. Інша група мутацій виникає під впливом хімічних речовин чи опромінювання. Ці мутації отримали назву **індукованих**, а чинники, що їх зумовлюють, називають **мутагенними**, або просто **мутагенами**.

Хімічні мутагени, такі як фенол, формальдегід, наркотичні речовини та компоненти тютюнового диму, порушують процес реплікації чи безпосередньо змінюють нуклеотиди в ДНК. Інтенсивне опромінювання також призводить до зміни послідовностей нуклеотидів, розриву чи злиття цілих хромосом.

Мутації зручно класифікувати за тими рівнями організації генетичного матеріалу, на яких вони відбуваються. Отож мутації за масштабом змін можна розділити на **точкові (генні)**, **хромосомні** та **геномні**.

Генні (точкові) мутації можуть призводити до помітних наслідків

Генні, або точкові, мутації передбачають зміни ДНК на рівні окремих генів. Це може бути заміна, а також втрата чи вбудовування нуклеотидів. Деякі точкові мутації називають **мовчазними**. Мовчазні мутації виникають у некодувальних ділянках ДНК (наприклад, в інтронах або в міжгенних ділянках). Багато мовчазних мутацій трапляється й у ділянках ДНК, що кодують білок. Якщо в результаті точкової мутації триплет ТГТ буде замінений на ТГЦ, то амінокислотна послідовність білка не зміниться, оскільки обидва триплети кодують цистеїн. Така мутація буде мовчазною. А якщо триплет ТГТ буде замінений на ТГГ, то на місці цистеїну в амінокислотному ланцюгу білка стоятиме триптофан. Якщо ТГТ буде змінений на ТГА, то виникне стоп-кодон. На цьому місці синтез амінокислотного ланцюжка буде припинений і утвориться вкорочений білок.

Прикладом захворювання людини, спричиненого точковою мутацією, є **серпуватоклітинна анемія** (рис. 37.1). У результаті поодинокі нуклеотидної заміни аденіну на тимін у гені гемоглобіну відбувається заміна глутамінової кислоти на валін в амінокислотному ланцюгу. Такий гемоглобін, що мутував, називають **гемоглобіном S** (від англ. *sickle* — серп). Еритроцити з гемоглобіном S набувають форми серпа, гірше переносять кисень, швидше та частіше руйнуються, особливо під час проходження крізь капіляри, що призводить до формування численних тромбів. Гомозиготи за цієї мутації часто гинуть від нестачі гемоглобіну в крові — анемії. Гетерозиготи не проявляють патологічних ознак, хоча в їхніх еритроцитах

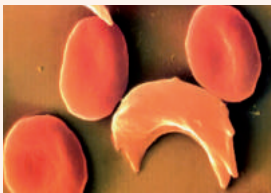


Рис. 37.1. Серпуватий та нормальні еритроцити

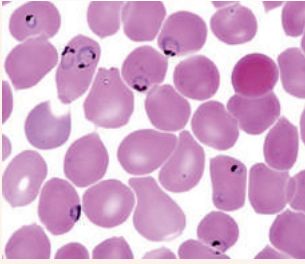


Рис. 37.2. Еритроцити з малярійним плазмодієм серед звичайних

також міститься певна кількість гемоглобіну S. Цікаво, що найчастіше мутантний алель трапляється в тропічному поясі й найбільше його поширення збігається з поширенням малярійного плазмодія, що спричиняє найтяжчу — тропічну — малярію. Малярійний плазмодій — кров'яний паразит, частину свого життєвого циклу проводить в еритроциті, харчуючись його вмістом (рис. 37.2). За кілька днів дозрілий плазмодій руйнує еритроцит і потрапляє в плазму крові. У гетерозигот, що несуть алель гемоглобіну S, виникає стійкість до малярії.

Це пов'язано з тим, що їхні еритроцити гинуть до того, як паразит встигає дозріти. Тому наявність алеля гемоглобіну S дає змогу виживати за умов бурхливої тропічної малярії. А в помірному кліматі, де малярія не поширена, цей алель не наділяє гетерозигот жодними перевагами й не поширений (рис. 37.3).

Вбудовування та втрати нуклеотидів можуть призвести до більш серйозних наслідків для генів. Вбудовування одного нуклеотиду в кодувальній частині гена спричинить так званий **зсув рамки зчитування**. Ось приклад такої мутації. Нехай у нас є послідовність гуаніну, тиміну й аденіну, що повторюється та кодує кілька послідовно з'єднаних залишків амінокислоти гістидину.

ГТА ГТА ГТА ГТА ГТА
Гіс Гіс Гіс Гіс Гіс

Припустімо, що в одному місці цієї ділянки відбулося вбудовування додаткового нуклеотиду (тиміну). Це призведе до зміни кодованої послідовності амінокислот: через зсув триплетів на місці гістидину опиняється треонін, а потім серин.

ГТА **ТГТ** АГТ АГТ АГТ
Гіс **Тре** Сер Сер Сер

Така сама ситуація і з втратою нуклеотиду: змінюється рамка зчитування, що призводить до синтезу зовсім іншого білка.

Хромосомні мутації зумовлюють суттєві зміни будови хромосом

Хромосомні мутації — це перебудови хромосом, пов'язані зі зміною послідовності чи кількості генів у хромосомах. Найхарактернішими хромосомними мутаціями є **дуплікації**, **делеції**, **інверсії** та **транслокації**. У результаті дуплікації якась ділянка хромосоми подвоюється. Під час делеції відбувається втрата ділянки хромосоми. Під час інверсії ділянка хромосоми змінює свою орієнтацію. Під час транслокації ділянка хромосоми змінює своє розташування (рис. 37.4).

Більшість делецій летальні, оскільки спричиняють безповоротну втрату відразу кількох генів. У людини делеції зазвичай призводять до загибелі ембріона на ранніх стадіях розвитку, але іноді ембріонів вдається дожити до народження. Так, делеція кінцевої ділянки п'ятої хромосоми спричиняє розвиток синдрому котячого крику. Синдром має таку дивну назву, оскільки в немовляти видозмінена будова гортані, через

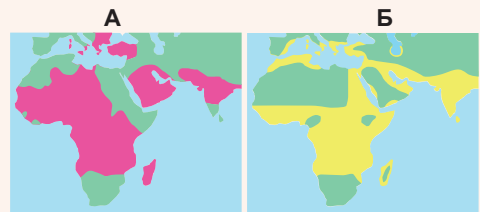


Рис. 37.3. Поширення людей з алелем гемоглобіну S (А) і поширення малярії (Б)

що плач нагадує котяче нявчання. Деякі делеції можуть позитивно позначитися на життєздатності організму. Так, делеція гена білка-рецептора CCR5 зумовлює несприйнятливість до ВІЛ. Річ у тім, що ВІЛ використовує цей білок на поверхні клітини як основу для проникнення в клітину. Можливо, втрата CCR5 має й негативні наслідки (можна помітити паралелі із серпуватоклітинною анемією, чи не так?).

Дуплікації, навпаки, можуть бути основою для розвитку подальшого генетичного різноманіття: у разі «невдалої» мутації в гені в геномі є ще одна, «резервна», копія. Інакше кажучи, наявність кількох копій гена дає змогу «експериментувати» з однією з них без істотної шкоди для організму. І в якусь мить, можливо, «резервна» копія стане для організму кориснішою, ніж основна.

Транслокації та інверсії зазвичай не призводять до змін фенотипу, але відіграють важливу роль у процесі виникнення нових видів. Іноді в процесі транслокації відбувається злиття цілих хромосом. Так, у шимпанзе й інших людиноподібних мавп 24 пари хромосом. Доведено, що в процесі еволюції людини дві хромосоми різних пар злилися з утворенням однієї великої (в упорядкованому каріотипі людини вона у другій парі). Тому каріотип людини складається з 23 пар хромосом.

Геномні мутації змінюють кількість хромосом у геномі

Геномні мутації пов'язані зі зміною кількості хромосом у геномі. Найпоширенішим прикладом геномних мутацій є кратне збільшення гаплоїдних наборів хромосом — **поліплоїдія**. У результаті поліплоїдії виникають організми з три-, тетра- (4), пента- (5), гексаплоїдними (6) та ще більшими наборами хромосом. Це явище найпоширеніше в рослин (рис. 37.5). Зазвичай поліплоїдні рослини більші за диплоїдні за розміром, тому сільське господарство зацікавлене в отриманні поліплоїдних рослин (докладніше про це в § 59). На щастя, цього можна досягти простою хімічною обробкою, що веде до руйнування веретена поділу. У результаті цього мітозу не завершується, і збільшений удвічі (наприклад, тетраплоїдний) набір хромосом зберігається в одному ядрі. Цікаво, що особини, які містять непарну кількість наборів хромосом, стерильні, бо не можуть здійснити мейоз. Так, при схрещуванні тетраплоїдних рослин кавуна з диплоїдними матимемо триплоїдні кавуни без насіння. Однак це не заважає розмножувати такі рослини у вегетативний спосіб.

До геномних мутацій належать і зміни кількості окремих хромосом. Одна з таких найпоширеніших у людини геномних мутацій — трисомія за 21-ю хромосомою, що призводить до розвитку **синдрому Дауна**. Трисомія означає, що замість двох копій 21-ї хромосоми, які є в здоровій людини, у пацієнта — три копії (рис. 37.6, Б). Така аномалія спричиняє розвиток патологічного стану: у дітей спостерігається серйозне відставання в розумовому та психічному розвитку.

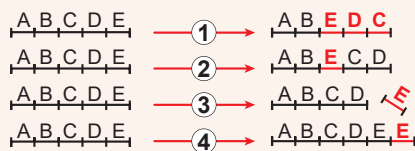


Рис. 37.4. Різні варіанти хромосомних мутацій

1. Інверсія. 2. Транслокація.
3. Делеція. 4. Дуплікація.

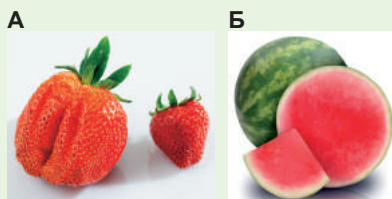


Рис. 37.5. Поліплоїдні організми

- А. Порівняння розмірів поліплоїдної та диплоїдної суниці.
- Б. Триплоїдний кавун без кісточок.

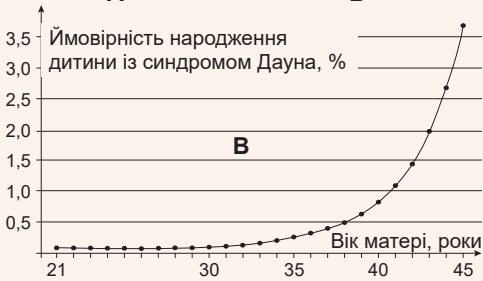
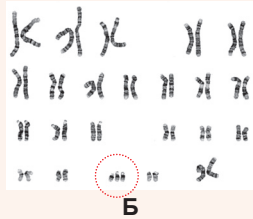


Рис. 37.6. Синдром Дауна

- А. Обличчя дитини із синдромом Дауна.
- Б. Хромосомний набір при синдромі Дауна.
- В. Залежність імовірності народження дитини із синдромом Дауна від віку матері.

Проте є чимало випадків, коли люди із синдромом Дауна здобувають вищу університетську освіту, стають талановитими акторами та музикантами. Синдром Дауна — нерідкісне явище, у середньому воно буває один раз на 1000 вагітностей (рис. 37.6, В). Дуже важливою є залежність імовірності народження дитини із синдромом Дауна від віку матері. У жінки віком 25 років імовірність народження такої дитини близько 1 : 1500, віком 40 років — 1 : 100, віком 45 — 1 : 25.

Заслужують уваги геномні мутації, що призводять до зміни кількості статевих хромосом. Як ви пам'ятаєте з § 35, жінки мають статеві хромосоми XX, а чоловіки — XY.

При моносомії за X-хромосою набір статевих хромосом буде X0 (є лише одна X-хромосома, відсутня хромосома в парі позначається нулем), і розвивається **синдром Шерешевського-Тернера** (рис. 37.7). При цьому організм розвивається за жіночим типом — народжується дівчинка. У пацієнтки наявні численні аномалії розвитку, низький зріст, нездатність мати дітей. Щоправда, правильна гормональна терапія може значно полегшити прояв симптомів.

Поєднання статевих хромосом XXУ призводить до розвитку **синдрому Клайнфельтера**. Організм розвивається за чоловічим типом — народжується хлопчик. Патологія зазвичай не виявляється до періоду статевого дозрівання. З дозріванням проявляється порушення функції статевих залоз, непропорційний розвиток молочних залоз, висока ймовірність ожиріння та розвитку цукрового діабету, безпліддя.

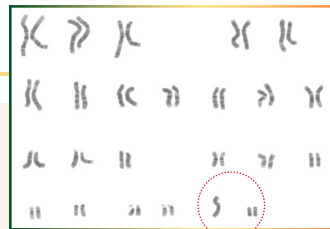
Цікавими випадками є поєднання хромосом ХУУ, ХУУУ та ХУУУУ, що мають назву **полісомії за Y-хромосою**. У чоловіків з таким набором хромосом немає жодних істотних відхилень у розвитку, але вони більш неврівноважені та схильні до агресії. Доведено, що серед ув'язнених частка чоловіків із полісомією за Y-хромосою вища, ніж загалом у популяції людей.



Синдром Шерешевського-Тернера



Синдром Клайнфельтера



Полісомія за Y-хромосою

Рис. 37.7. Хромосомні набори за різних геномних мутацій

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1** До збільшення кількості індукованих мутацій призводить
А збільшення кількості помилок під час реплікації
Б зменшення кількості хімічних мутагенів, що поглинаються організмом
В збільшення кількості хромосом у клітинах
Г збільшення дози рентгенівського опромінення
Д збільшення частоти поділу клітини
- 2** При незасвоєнні організмом амінокислоти фенілаланіну (захворювання має назву фенілкетонурія) у гені ферменту фенілаланін-4-гідроксилази виникають мутації. Вони належать до типу
А мовчазних **Б** точкових **В** хромосомних **Г** геномних **Д** поліплоїдних
- 3** Найчастіше з-поміж хромосомних мутацій негативні наслідки має
А делеція **Б** транслокація **В** інверсія
Г дуплікація **Д** вбудовування копії ділянки хромосоми
- 4** Пшениця однозернянка має 14 хромосом, пшениця тверда — 28 хромосом, а пшениця м'яка — 42 хромосоми. Механізм утворення різних видів пшениці — це
А транслокація **Б** делеція **В** полісомія **Г** поліплоїдія **Д** полімерія

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 5** За дотримання яких умов мутація, що виникла, буде мовчазною?
- 6** Чому багато важливих генів у нашому геномі містяться в кількох копіях?
- 7** Спираючись на знання про властивості поліплоїдних рослин, спрогнозуйте властивості гаплоїдів, тобто сортів рослин, у яких замість нормального диплоїдного набору — гаплоїдний.
- 8** Чому рослини з непарним набором хромосом зазвичай не можуть здійснити мейоз під час утворення статевих клітин?
- 9** Чому організм людини за відсутності однієї хромосоми з пари, як при синдромі Шерешевського-Тернера, залишається життєздатним?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 10** Чому зі збільшенням віку матері зростає ймовірність народження дитини із синдромом Дауна? Чи є така сама залежність для віку батька?
- 11** Чому зайва хромосома в одній парі призводить до негативних наслідків, адже всі необхідні гени організм має, а деякі ще й у «запасному» варіанті?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 12** Які ще є способи класифікації мутацій, окрім описаних у параграфі? У кожному способі класифікації зазнач той вид мутацій, що відбувається найчастіше.
- 13** Чому в споріднених видів (що належать до одного роду) є подібні набори наслідків мутацій?

§ 38. Класичні методи генетики



Рис. 38.1. Картина «Королівська родина в 1846 році» зображує родину королеви Вікторії та принца Альберта



Рис. 38.2. Російська імператорська родина

У шлюбі імператора Миколи II та імператриці Олександри (онуки королеви Вікторії) народилися чотири здорові доньки та син — царевич Олексій, який страждав на гемофілію.

Метод схрещування є найдавнішим методом генетичних досліджень

Першим методом генетичних досліджень, що його запровадив сам Мендель, є **метод схрещувань**. Сутність цього методу, з яким ви вже ознайомились у попередніх параграфах, полягає в схрещуванні індивідів із певним фенотипом з метою отримання потомства. Після цього роблять аналіз розподілення фенотипів потомства, а на його підставі — висновок про характер успадкування ознаки. Саме в такий спосіб було встановлено основні закони генетики — закони Менделя та закони зчепленого успадкування. Однак метод схрещувань не втратив своєї актуальності, його й досі використовують учені для встановлення характеру успадкування тієї чи тієї ознаки.

Генеалогічний метод дає змогу вивчати генетику людини

Метод схрещування дуже зручний для вивчення успадкування ознак у тварин і рослин, але непридатний для дослідження людини. Проте важливість проведення таких досліджень не викликає сумніву. Тому для таких досліджень використовують інші методи. Один із них — **генеалогічний метод**, що полягає в аналізі родоводів. Розглянемо, як, аналізуючи родовід, можна дійти висновку про характер успадкування ознаки. Найвідоміший приклад наслідування генетичних захворювань — це успадкування **гемофілії** в потомків королеви Вікторії (рис. 38.1). Нагадаємо, що гемофілія — це спадкове захворювання, що виявляється в порушенні згортання крові. Шлюби дев'ятьох дітей Вікторії з

представниками європейських королівських родин дали підставу називати її «бабусею Європи». Загалом у королеви Вікторії було 42 онуки та 85 правнуків¹. Із плином часу з'ясувалося, що багато нащадків королеви страждають на гемофілію. При цьому простежується дивна закономірність: хворіли лише чоловіки, навіть якщо

¹ Багато монархів Європи, що живуть нині, є нащадками королеви Вікторії. Серед них королева Великої Британії Єлизавета II, король Норвегії Гаральд V, король Швеції Карл XVI Густав, королева Данії Маргрете II, король Іспанії Філіп VI.

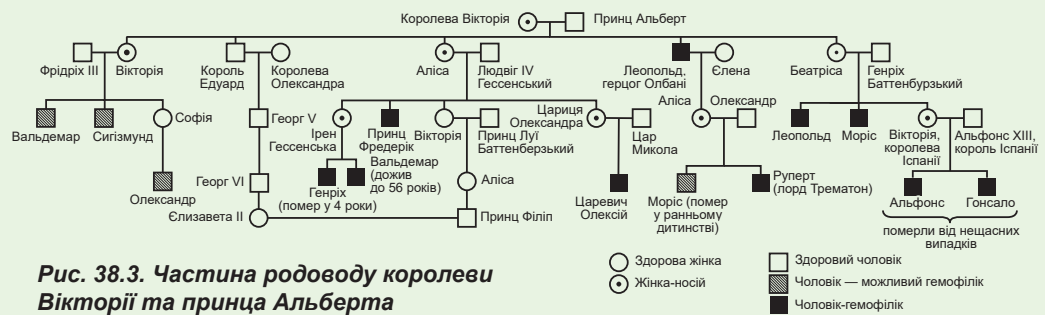


Рис. 38.3. Частина родовету королеви Вікторії та принца Альберта

обоє батьків були здорові. Так, із-поміж дітей російського імператора Миколи II на гемофілію хворів єдиний син, натомість у чотирьох доньок не проявлялися ознаки захворювання (рис. 38.2). Такий тип успадкування характерний для захворювань, зчеплених із Х-хромосою. Справді, як ми вже з'ясували в § 35, мутація, відповідальна за гемофілію, розташована в Х-хромосомі. Вважається, що ця мутація сталася в самої королеви Вікторії чи в одного з її батьків (рис. 38.3). Є різні способи успадкування ознак, окрім зчеплення з Х-хромосою. Для них генеалогічні дерева (це інша назва родоветів) мають різний вигляд, описаний у таблиці 38.1.

Таблиця 38.1. Різні типи успадкування та їх прояв у генеалогічних деревах

Генетична характеристика	Прояв у поколіннях	Прояв у різних статей	Особливість	Приклад
Домінантний аель, розташований в аутосомі	У кожному поколінні	Однаково в чоловіків і жінок	У батьків, що не мають фенотипового прояву ознаки, не може народитися дитина з проявом ознаки	Темний колір волосся
Рецесивний аель, розташований в аутосомі	Не в кожному поколінні	Однаково в чоловіків і жінок	У батьків, що не мають фенотипового прояву ознаки, може народитися дитина з проявом ознаки	Блакитний колір очей
Домінантний аель, розташований у Х-хромосомі	У кожному поколінні	Більшою мірою в жінок, ніж у чоловіків	Чоловік не може успадкувати ознаку від батька	Вітамін D-резистентний рахіт
Рецесивний аель, розташований у Х-хромосомі	Не в кожному поколінні	Більшою мірою в чоловіків, ніж у жінок	У жінки ознака може проявитися лише в тому разі, якщо вона була в її батька	Гемофілія
Аель, розташований у Y-хромосомі	У кожному поколінні	Лише в чоловіків	Ознака передається від батька синові; трапляється дуже рідко	Надмірний ріст волосся в ділянці вух (гіпертрихоз)

Близнюковий метод дає змогу оцінити вплив спадковості та середовища на формування ознаки

Ще одним важливим методом генетики людини є **близнюковий метод**. Він ґрунтується на порівнянні прояву тієї чи тієї ознаки в близнюків. Треба зазначити, що близнюки бувають двох типів: **однойцеві (монозиготні)**, тобто такі, що роз-

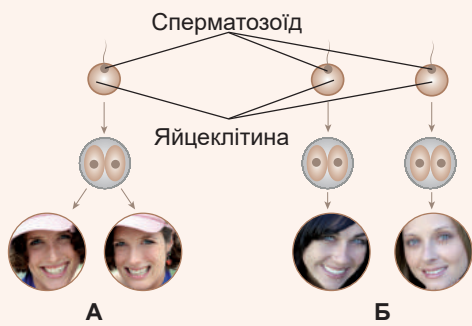


Рис. 38.4. Однояйцеві (А) та різнояйцеві (Б) близнючки

винулися з однієї яйцеклітини, заплідненої одним сперматозоїдом, і **різнояйцеві (дизиготні)**, тобто такі, що розвинулися з різних яйцеклітин, запліднених різними сперматозоїдами (рис. 38.4). Однояйцеві близнюки народжуються, коли ембріон людини на ранніх стадіях розвитку поділяється та з його частин формуються повноцінні ембріони (нерідко буває в свавців). Такі ембріони є генетично ідентичними один одному, і всі відмінності між ними можуть бути зумовлені лише дією чинників середовища, а не відмінністю генотипів. Якщо ознака міцно закріплена генетично, то її прояв буде однаковим в однояйцевих

близнюків, але може різнитися в різнояйцевих. Так, групи крові збігаються в 100 % однояйцевих близнюків, натомість шизофренія проявляється в обох однояйцевих близнюків у 67 % випадків, а в різнояйцевих — лише у 12 %, що свідчить про існування генетичної схильності до шизофренії. Але навіть за наявності такої схильності цей психічний розлад розвивається не завжди. Вивчення близнюків дає змогу оцінити внесок спадковості та чинників середовища в розвиток тієї чи тієї ознаки. Багато ознак зумовлені генотипом, є випадки, коли генотип визначає лише схильність до прояву ознаки, а є ознаки, на формування яких найбільше впливає довкілля.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

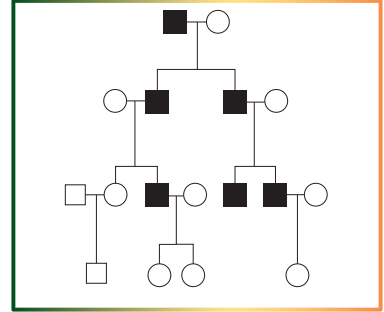
- 1 У родоводі королеви Вікторії лише чоловіки хворіли на гемофілію, бо
 - А жінки не страждають на гемофілію через відсутність Y-хромосоми
 - Б алель гемофілії розташований у X-хромосомі та є домінантним
 - В алель гемофілії розташований у Y-хромосомі та є рецесивним
 - Г у жінок дві X-хромосоми, а алель гемофілії не проявляється в гетерозиготи
 - Д у жінок алель гемофілії проявляється лише в гетерозиготи
- 2 Альбінізм (вроджена відсутність темного пігменту шкіри) у людини спричиняє рецесивний алель, розташований в 11-ій чи 15-ій хромосомі. Правильні характеристики генеалогічного дерева для цього захворювання такі:
 - А проявляється в кожному поколінні, однаково в чоловіків і жінок
 - Б проявляється не в кожному поколінні, однаково в чоловіків і жінок
 - В проявляється в кожному поколінні, частіше в чоловіків
 - Г проявляється не в кожному поколінні, частіше в жінок
 - Д проявляється в кожному поколінні, частіше в жінок
- 3 При поліембріонії в броненосців з однієї заплідненої яйцеклітини утворюється від 2-х до 12-ти дитинчат. Ці нащадки будуть

А генетично різними	Б гермафродитами
В усі однієї статі	Г різнояйцевими близнюками
Д з різним фенотипом	

- 4** Бронхіальна астма з'являється в обох однайцевих близнюків з імовірністю близько 90 %. Це свідчить про те, що
- A** виникнення хвороби залежить від генотипу батьків
 - Б** до цієї хвороби немає генетичної схильності
 - В** у різнояйцевих близнюків імовірність появи хвороби буде вища, ніж в однайцевих
 - Г** близнюки мають послаблений імунітет
 - Д** у світі розвивається епідемія бронхіальної астми

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 5** Яка генетична природа алеля, що зумовлює появу ознаки, успадкування якої зображено на схемі родоvodu?
- 6** Від кого з родичів успадкував гемофілію царевич Олексій, син Миколи II?
- 7** Яка відмінність у походженні та в генетичному наборі клітин в однайцевих, різнояйцевих близнюків і братів, які народилися з різницею в один рік?
- 8** Чому ознака, зумовлена домінантним алелем, розташованим у X-хромосомі, частіше проявляється в жінок, ніж у чоловіків?
- 9** Який із класичних методів генетичних досліджень дає результати найшвидше?



Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 10** Якщо кожен із двох близнюків-шимпанзе має високі інтелектуальні здібності, чи можна стверджувати, що «розумність» шимпанзе зумовлена генами? Який експеримент треба провести з близнюками, щоб довести або спростувати такий висновок?
- 11** Чому генеалогічний метод дослідження застосовується насамперед до людини й не застосовується до рослин?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 12** Часто ЗМІ публікують статті про те, що знайдено ген чогось важливого — алкоголізму, мудрості чи музичного таланту. Чи можуть існувати такі гени в людини та які методи генетичних досліджень треба використовувати, щоб визначити функцію того чи того гена?
- 13** Метод схрещування вважають основним універсальним методом генетики. Чи можна за його допомогою сформулювати закономірності успадкування для всіх живих організмів? Із ким виникнуть проблеми та чому?

Проект для дружньої компанії

- 14** Самостійна робота з визначення типів успадкування ознак за генеалогічними деревами.
- 1) Знайдіть в Інтернеті приклади генеалогічних дерев для різних типів успадкування.
 - 2) Оформіть по два дерева на аркуші А4.
 - 3) Запропонуйте вчителю провести самостійну роботу для однокласників із визначення генетичних ознак генеалогічним методом, використовуючи ваші дерева.

Практична робота № 3

Складання схем схрещування

Мета: навчитися складати і оформлювати за допомогою спеціальних символів схеми схрещування організмів.

Хід роботи

Оформлення схем схрещування

1. Введення умовних позначень: домінантний алель позначають великими літерами (A, B, C), рецесивний алель — малими літерами (a, b, c). Після позначення алеля вказують, який фенотип зумовлює його наявність.
2. Складання схеми схрещування:
 - під генотипом усюди в схемі схрещування записують фенотип;
 - у першому рядку записують генотипи та фенотипи батьківських організмів. Перший рядок позначають «P», самицю позначають «♀», самця позначають «♂». Між генотипами самиці та самця ставлять знак «x», що вказує на схрещування;
 - у другому рядку записують гамети. Другий рядок позначають «G». Гамети відокремлюють комами, між гаметами різних організмів ставлять крапку з комою. Однотипні гамети одного організму записують один раз;
 - у третьому рядку записують генотипи та фенотипи нащадків, отримані при почерговому з'єднанні гамет. Третій рядок позначають «F₁». Генотипи нащадків розділяють комами.

Приклад

Скласти схему схрещування гомозиготного гороху, що має жовтий колір насіння, із горохом, що має зелений колір насіння.

1. Із § 32 вам відомо, що жовте забарвлення горошин домінує над зеленим забарвленням. Також ми знаємо, що домінування повне. Вводимо умовні позначення.

A — жовтий колір, **a** — зелений колір горошин.

2. Перший рядок схеми схрещування оформити легко, бо нам відомі генотипи батьківських організмів: рослини із жовтими горошинами гомозиготні за домінантним алелем, із зеленими — гомозиготні за рецесивним алелем.

$$P: \underset{\text{ЖОВТ}}{\text{♀ AA}} \times \underset{\text{ЗЕЛ}}{\text{♂ aa}}$$

3. Гомозиготні організми утворюють один тип гамет за однією парою генів. Тому рядок гамет простий.

$$G: A; a$$

4. Третій рядок отримуємо поєднанням гамет другого рядка.

$$F_1: \underset{\text{ЖОВТ}}{\text{Aa}}$$

Вправи на складання схем схрещування

- 1 У кролів чорне забарвлення шерсті домінує над білим. Гетерозиготну чорну кролицю схрестили з таким самим кролем. Складіть схему цього схрещування.
- 2 У породи собак ірландський сетер трапляється рецесивний ген, що зумовлює сліпоту. Пара собак із нормальним зором народила цуценят, серед яких деякі були сліпими. Запропонуйте схему схрещування, яка пояснила б появу сліпих цуценят.

- 3** У морських свинок трапляється гладка та кучерява шерсть. Складіть схему схрещування, у якому в пари морських свинок буде 75 % нащадків із кучерявою шерстю, а 25 % — із гладкою.
- 4** Платинове забарвлення хутра норки є рецесивною ознакою, таке хутро гарніше та коштує дорожче за руде. Запропонуйте схеми схрещувань, у результаті проведення яких можна отримати максимальну кількість платинових норок, якщо на фермі утримують лише рудих норок-самиць та одного платинового самця.
- 5** У корів чорне забарвлення шерсті не повністю домінує над білим: гетерозиготи мають проміжний фенотип — чале (сіре) забарвлення шерсті. Запропонуйте схеми схрещування, щоб:
- у корови з чорним забарвленням шерсті народжувалися телята лише з чалим забарвленням шерсті;
 - від бика з чалим забарвленням шерсті народжувалися телята з білим забарвленням шерсті;
 - у корови з білим забарвленням шерсті народжувалися телята з чалим забарвленням шерсті.
- 6** Червоний півень, що не має гребеня (обидві ознаки рецесивні), схрещується з дигетерозиготною чорною куркою з гребенем. Запишіть схему такого схрещування.
- 7** У фігурного гарбуза біле забарвлення плодів домінує над жовтим, а дископодібна форма над кулеподібною. Складіть таку схему схрещування, щоб серед нащадків було втричі більше рослин із білими дископодібними плодами, ніж рослин із жовтими кулеподібними плодами.

Проект I

Складання власного родоводу та демонстрація успадкування ознак

- Виберіть ознаку, за якою будете досліджувати свій родовід.
Найзручніше досліджувати такі ознаки: колір волосся (не руде / руде або темне / світле); довжина вій (короткі / довгі); вільність мочки вуха (вільна мочка / приросла); резус-фактор (позитивний / негативний); робоча рука (правша / лівша); ластовиння (є / немає). Також ви можете дослідити успадкування й інших ознак.
- Для складання родоводу потрібно зібрати дані про родичів: хто і як споріднений із вами, який у нього стан досліджуваної ознаки.
- За допомогою Інтернету чи додаткової літератури ознайомтеся з умовними позначеннями й правилами, що їх використовують при складанні родоводів.
- Складіть і запишіть на аркуші родовід за певною ознакою. Для складання родоводу ви також можете використати комп'ютерні програми, наприклад, «**GenoPro**» чи «**SmartDraw**».
- Користуючись матеріалом § 38, визначте, який тип успадкування в досліджуваної вами ознаки.



§ 39. Сучасні методи генетики

Для діагностування генетичних захворювань потрібен аналіз каріотипу

Класичні методи генетичних досліджень, описані в попередньому параграфі, не розглядають молекулярні механізми функціонування спадкового матеріалу. Тому ці методи можуть передбачити лише ймовірність появи деяких генетичних порушень. А чи виникла нова мутація та де — з їхньою допомогою визначити неможливо. Для цього потрібні зовсім інші методи — **молекулярно-біологічні** та **цитогенетичні**. Саме вони безпосередньо досліджують структуру й роботу генів на молекулярному та клітинному рівнях.

Із § 37 ми дізналися, що багато генетичних захворювань людини пов'язані з хромосомними аномаліями. У разі таких захворювань для з'ясування діагнозу потрібен аналіз каріотипу — **каріотипування**. Для цього здійснюють виділення хромосом з окремих клітин людини, їх фарбування й ідентифікацію. Під дією хімічних барвників хромосоми набувають смугастого забарвлення, при цьому кожна хромосома має свою унікальну послідовність смуг. Таке фарбування хромосом дає змогу розподілити їх за парами, а також виявити ті чи ті аномалії в їхній будові або кількості (рис. 37.6, Б; 37.7).

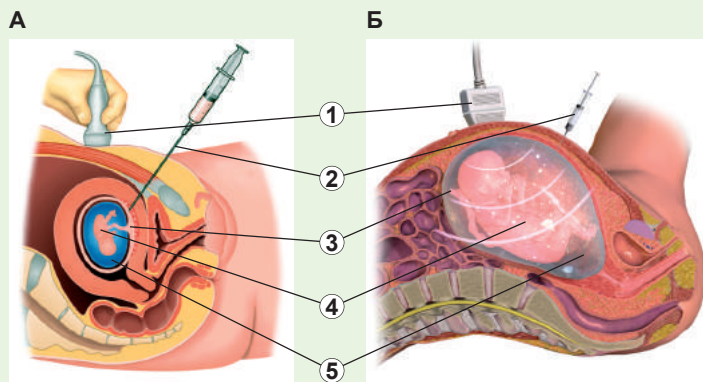
Дуже часто каріотипування використовують під час **пренатальної діагностики**. Її проводять до пологів з метою виявлення тих чи тих генетичних відхилень у зародка ще на стадії внутрішньоутробного розвитку. Для цього лікарі здійснюють забір клітин ембріона, а потім каріотипують їх. Самого ембріона під час процедури торкатися не можна, щоб не нашкодити його розвитку. Тому для аналізу беруть або клітини ембріональної частини плаценти, або навколоплідну рідину (рис. 39.1). Клітини плаценти мають каріотип ембріона, а до навколоплідної рідини потрапляє невеличка кількість клітин, що «відпали» від зародка. Перший метод складніший, але він доступний на більш ранніх стадіях вагітності порівняно з другим. А другий метод простіший у реалізації, однак вимагає додаткового часу для нарощування клітинної маси, потрібної для каріотипування.

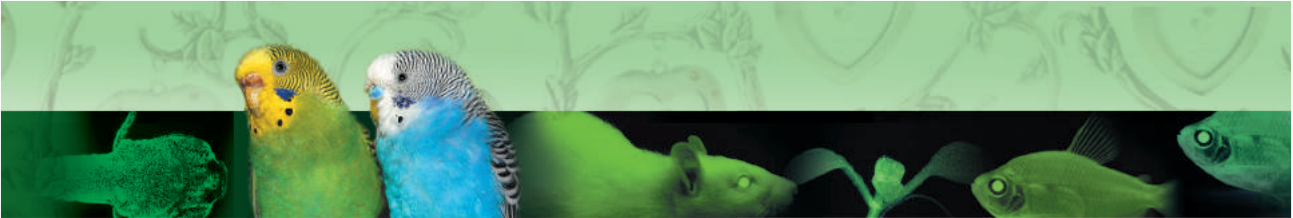
Рис. 39.1. Методи отримання клітин зародка

А. Забір клітин плаценти.

Б. Забір навколоплідної рідини.

1. Апарат ультразвукової діагностики.
2. Шприц.
3. Плацента.
4. Плід.
5. Навколоплідна рідина.





Каріотипування використовують не лише в генетиці людини. Так, його часто застосовують для ідентифікації так званих видів-двійників. Наприклад, багато видів малярійних комарів практично не відрізняються один від одного зовнішньо, але значно різняться будовою хромосом. Визначення таких видів має практичний інтерес, оскільки не всі види є переносниками малярійного плазмодія¹.

Полімеразна ланцюгова реакція — спосіб «розмножити» ДНК

1983 року американський біохімік **Кері Мулліс** запропонував метод здійснення реплікації специфічної ділянки ДНК у пробірці — **полімеразну ланцюгову реакцію** (ПЛР). Перед реплікацією дволанцюгові молекули ДНК «розплітаються» під час нагрівання на одностанцюгові, а далі на них за допомогою термостабільної ДНК-полімерази синтезуються нові комплементарні ланцюги ДНК. У результаті 20–30 таких циклів розплітання-синтезу можна за короткий період (близько години) синтезувати мільйони копій з одного-єдиного фрагмента ДНК просто в пробірці (рис. 39.2).

ПЛР відкриває безліч можливостей. З одного боку, дослідник може отримати велику кількість копій ділянки ДНК, яка його цікавить, що полегшить йому роботу із цим фрагментом, наприклад, його секвенування (дивися далі). З другого боку, можна визначити, чи є шукана ділянка ДНК у пробі, що нас цікавить. Так, наприклад, можна здійснити ПЛР у такий спосіб, що відбуватиметься синтез лише ділянки ДНК, специфічної для збудника холери. Тоді синтез нових копій ДНК відбуватиметься, лише якщо в досліджуваній пробі є ДНК хвороботворної бактерії. Отож можна просто та швидко визначати наявність інфекцій у воді, крові чи клітинах.

Для виявлення точкових мутацій потрібне секвенування нуклеїнових кислот

Визначення генних мутацій, що викликають спадкові захворювання, складніше. Найочевидніший метод пошуку точкової мутації — це «прочитати» послідовність нуклеотидів у певному фрагменті, що, можливо, містить мутацію. Таке визначення послідовності нуклеотидів має назву **секвенування** нуклеїнових кислот. Перший метод секвенування запропонував англійський біохімік **Фредерік Сенгер** у 1977 році. Початково завданням секвенування було визначення послідовності генів, але досить швидко цей процес було автоматизовано та використано для визначення послідовностей повних геномів. У 2003 році було опубліковано повністю секвенований людський геном.

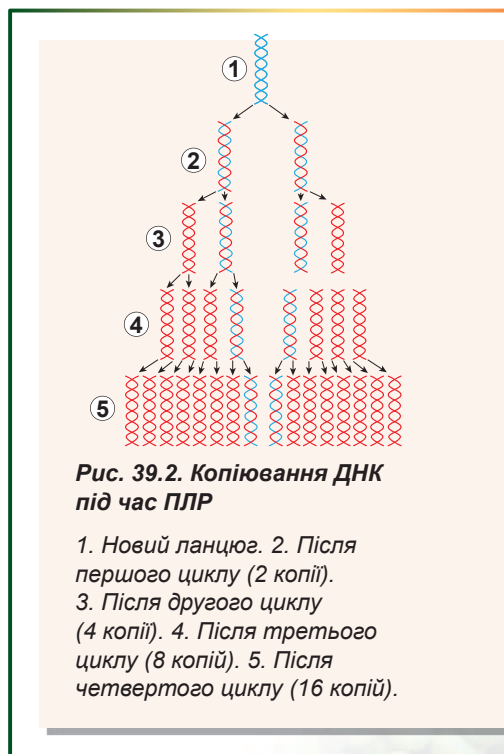


Рис. 39.2. Копіювання ДНК під час ПЛР

1. Новий ланцюг.
2. Після першого циклу (2 копії).
3. Після другого циклу (4 копії).
4. Після третього циклу (8 копії).
5. Після четвертого циклу (16 копій).

¹ Річ у тім, що рід Малярійні комарі налічує понад 400 видів, але тільки деякі з них є переносниками малярії. Однак усіх комарів цього роду називають малярійними. А для епідеміологів важливо визначати саме небезпечні види комарів.

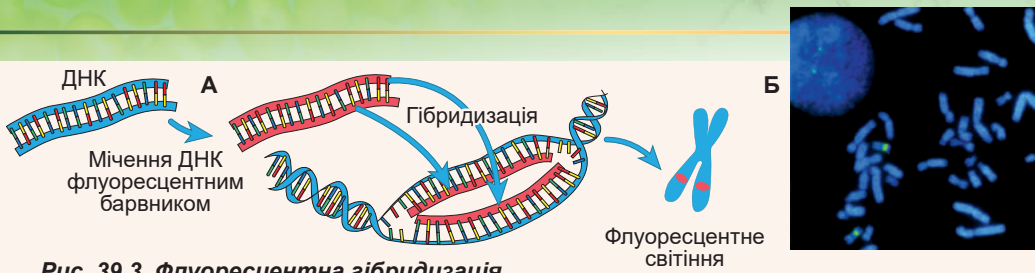


Рис. 39.3. Флуоресцентна гібридизація

А. Методика. **Б.** Хромосоми з фрагментами, що світяться, у інтерфази (ліворуч) та метафази (праворуч) клітинного циклу.

Нині розшифровано геноми кількох десятків тисяч організмів (докладніше у доповненні VIII). Знання повних послідовностей генів і геномів дає змогу пролити світло на особливості їхньої будови та функціонування. Крім того, порівнюючи геноми різних організмів між собою, можна краще зрозуміти історичні зв'язки між ними та механізми еволюційних перетворень у живій природі (про це йтиметься в § 44).

Для пошуку порушень хромосом використовують флуоресцентну гібридизацію

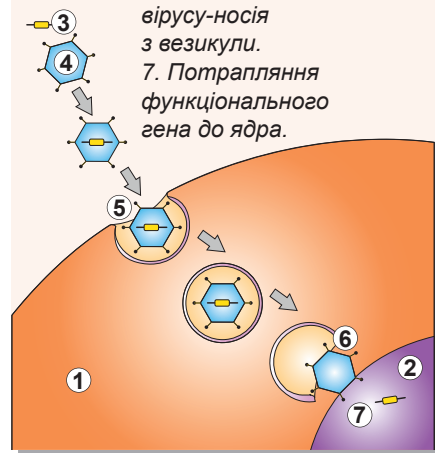
Сучаснішим і точнішим методом пошуку хромосомних порушень є **флуоресцентна гібридизація**. У цьому методі використовують одноланцюгові фрагменти ДНК, мічені флуоресцентним барвником¹. Мічена ДНК має послідовність, що відповідає порушенню в структурі хромосоми (делеції, інверсії чи транслокації). Якщо послідовність міченої ДНК відповідає певному фрагменту ДНК клітини, то вони зв'язуються — гібридизуються. Далі під флуоресцентним мікроскопом за наявності світіння фрагмента під певним освітленням можна визначити, чи відбулася гібридизація та чи є шуканий фрагмент у геномі клітини (рис. 39.3).

Генна терапія — спроба позмагатися з природою

Однією з гілок генетичних технологій є генетична модифікація людини з метою лікування генетичних захворювань — **генна терапія**. Значна частина генних захворювань пов'язана з тим, що в людини відсутній функціональний алель певного гена. Таку проблему можна розв'язати, штучно вводячи в людські клітини робочий ген (рис. 39.4). Зазвичай генну терапію проводять шляхом інфікування людини

Рис. 39.4. Використання модифікованих вірусів для генної терапії спадкових захворювань

1. Цитоплазма.
2. Ядро.
3. Функціональний ген.
4. Вірус-носіє.
5. Ендоцитоз вірусу-носія.
6. Вивільнення вірусу-носія з везикули.
7. Потраплення функціонального гена до ядра.



¹ Флуоресценція — це здатність речовини випромінювати власне світло при освітленні. Так, флуоресцентні фарби чи тонік світяться при освітленні їх ультрафіолетом.

видозміненим вірусом: замість своєї нуклеїнової кислоти він несе ген людини. Цей ген потрапляє в ядро клітини, вбудовується в геном і починає там працювати замість дефектного гена. Таким чином, вдалося використати зброю, спрямовану проти нас — механізми вірусної атаки — для лікування нас самих. На сьогодні генну терапію вже використовують для лікування деяких генетичних і ракових захворювань. Детальніше про генну терапію ви дізнаєтеся з § 62.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Для визначення синдрому Дауна найзручніше використовувати
А каріотипування Б флуоресцентну гібридизацію
В секвенування Г ПЛР Д схрещування
- 2 Для пренатального каріотипування беруть клітини
А власне ембріона Б плаценти В матки
Г оболонки навколоплідного міхура Д пуповини
- 3 Вірус, що містить людський ген замість своєї нуклеїнової кислоти,
А переносить ген людини до клітини
Б проникає до клітини у вигляді білка
В використовується для каріотипування
Г повністю руйнується в цитоплазмі одразу після проникнення в клітину
Д постійно утворюється в ракових клітинах
- 4 У результаті генної терапії в геномі перебувають щонайменше два різні алелі одного гена. З них правильно функціонує
А вихідний Б уведений В кожен Г жоден Д мутантний

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 5 Навіщо для флуоресцентної гібридизації використовують мікроскоп? У чому особливість роботи цього мікроскопа порівняно зі світловим?
- 6 Чому для ПЛР використовують термостабільну полімеразу?
- 7 Один зі способів визначення вірусу імунодефіциту людини — це ПЛР із пробою крові. Як за допомогою цього методу знаходять ВІЛ в аналізі крові?
- 8 Чому саме вірус обрано як засіб доставки цільових генів до клітин?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 9 Як здійснити ПЛР із РНК?
- 10 Чи обов'язково для генної терапії використовувати вірус як носій гена? Чи можна ввести потрібний ген іншими способами?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 11 Як метод ПЛР застосовують у медицині, криміналістиці та судовій практиці?
- 12 Як, порівнюючи нуклеотидні послідовності одного гена, можна дізнатися про еволюційну спорідненість організмів?



*Biology is the science.
Evolution is the concept that
makes biology unique.*

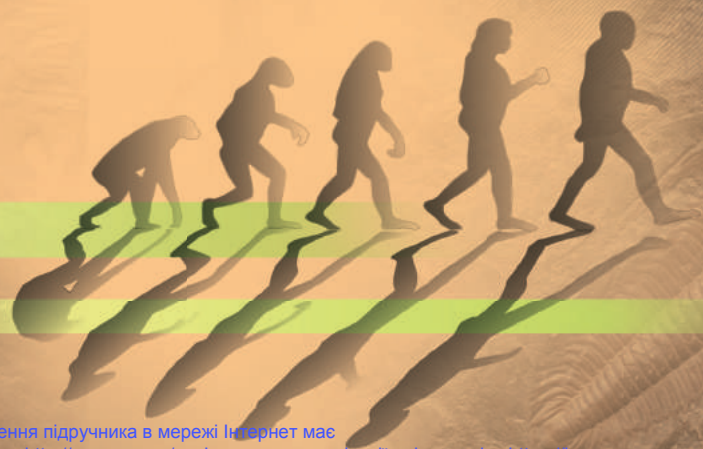
Jared Diamond



Jean-Baptiste Lamarck

РОЗДІЛ 6

Еволюція органічного світу



§ 40. Популяція

Чисельність, щільність і розподіл особин — статичні характеристики популяції

Популяція — це сукупність особин одного біологічного виду, певною мірою ізольована від інших подібних сукупностей. Під словами «певною мірою» мається на увазі, що схрещування між особинами, що належать до однієї популяції, більш імовірно, ніж схрещування між особинами з різних популяцій.

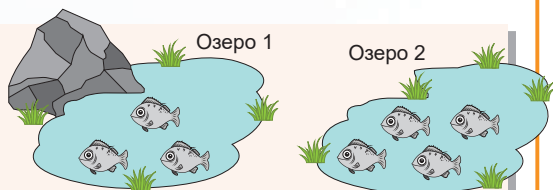


Рис. 40.1. Репродуктивно ізольовані популяції риб

Пояснимо сказане прикладом. Припустимо, що є два озера, у яких мешкає певний вид риб (рис. 40.1). Ці озера не з'єднані одне з одним, тому риби, що населяють їх, не можуть схрещуватись між собою. Тоді ми можемо стверджувати, що в кожному озері існує своя популяція. Такі популяції, особини яких не можуть схрещуватися між собою, називають **репродуктивно ізольованими**.

У природі ситуація зазвичай складніша. Між популяціями є певний обмін особинами, але його рівень не перевищує якогось критичного значення. При цьому ймовірність схрещування особин, що належать до різних популяцій, менша, ніж ймовірність схрещування особин усередині однієї популяції.

Припустимо тепер, що між нашими озерами є невеличкий канал, яким риби можуть плавати (рис. 40.2). Тоді відбуватиметься схрещування особин, народжених у різних озерах. Але якщо ймовірність того, що риба знайде собі партнера зі свого озера, вища за ймовірність знайти партнера з іншого озера, то можна говорити про наявність двох популяцій. А от якщо ці ймовірності однакові, тоді обидва озера населені однією популяцією риб.

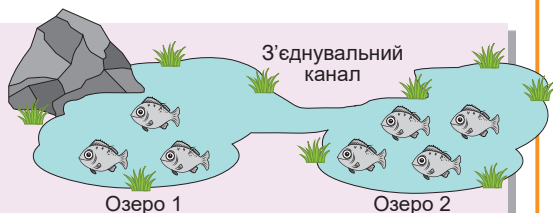


Рис. 40.2. Популяції риб в озерах, з'єднаних каналом

Розглянемо, як можна схарактеризувати кожну з наявних популяцій. Перше, що спадає на думку, — це **чисельність популяції**. Популяції відрізняються одна від одної кількістю особин, що входять до їх складу. Так, популяція амурських тигрів, які мешкають уздовж берегів річок Амур та Уссурі, складається щонайменше з 500 особин, а чисельність однієї зграї перелітної сарани може перевищувати

50 млрд особин. Багато чинників впливає на кількість особин у популяції. Як правило, популяції хижаків менші за популяції рослиноїдних тварин, а популяції великих тварин — менші, ніж дрібних.

Ще однією характеристикою популяції є **щільність**. Вона залежить від того, скільки організмів цього виду мешкає на території, яку займає популяція. Щільність завжди має максимальне та мінімальне значення. Якщо організмів

у популяції стає забагато, то ресурсів (їжі, води, місця тощо) усім не вистачає, і починається вимирання від голоду. Якщо ж щільність надто низька, то ймовірність зустрічі та плідного схрещування настільки мала, що в популяції смертність перевищує народжуваність, і популяція вмирає. Тому в більшості популяцій чисельність і щільність підтримуються на певному оптимальному рівні.

У середині популяції особини можуть бути розподілені по-різному. Цей розподіл пояснюється особливостями фізіології та поведінки організмів. Найпоширенішими є три типи розподілу особин у просторі: **випадковий, рівномірний і груповий** (рис. 40.3).

Подібні розподіли особин зручно інтерпретувати в термінах «притягування» та «відштовхування»¹. Якщо притягування та відштовхування врівноважують одне одного, то результатом є випадковий розподіл особин у просторі. Характерний приклад — розподіл кульбаб на лузі. Якщо відштовхування між особинами переважає притягування, то особини в просторі розподілені рівномірно. Це характерно, наприклад, для тигрів, коли кожна тварина має свою територію, яку вона охороняє від інших особин. Нарешті, якщо притягування переважає відштовхування, то це груповий розподіл, який ми можемо спостерігати в косяках оселедців і зграях сарани. Для цих організмів груповий розподіл забезпечує кращий захист від хижаків, захист молодняку, ефективніше використання ресурсів.

Ще однією важливою характеристикою є **статеву структуру** популяції, яка виявляється у співвідношенні в популяції особин різних статей (самців, самиць та гермафродитів) різного віку. У популяціях більшості роздільностатевих тварин співвідношення самців і самиць приблизно 1 : 1. У деяких ґрунтових круглих черв'яків популяція представлена гермафродитами та самцями. В окремих випадках у популяціях явно переважають самиці (коралові риби, більшість ссавців), в інших — самці (птахи, змії)².

При цьому співвідношення статей може з часом змінюватися: у багатьох опосумів і сумчастих мишей самці гинуть після бурхливого шлюбного періоду, і вся популяція складається з вагітних самиць. У планктонних ракоподібних більшу частину року популяція представлена самицями, що розмножуються партеногенезом, а в критичні періоди (осінь, засуха) в популяції з'являються самці.

Динамічні характеристики популяції описують її зміни

Параметри популяції, такі як чисельність, щільність, статеву структура, з часом можуть змінюватися. Чисельність популяції може змінюватися в результаті

- 1 Звісно, йдеться не про якісь фізичні сили взаємодії між особинами. Це просто зручні терміни, що їх ми використовуємо для опису взаємин.
- 2 Для особин із хромосомним визначенням статі діє правило: гомогаметна стать зазвичай кількісно переважає гетерогаметну. Так, у ссавців гомогаметною є жіноча стать, а в птахів — чоловіча. Можливо, це пов'язано з підвищеною смертністю особин гетерогаметної статі: чоловіки набагато частіше схильні до таких захворювань, як гемофілія та дальтонізм. У людей, однак, кількісна перевага жінок над чоловіками невелика.

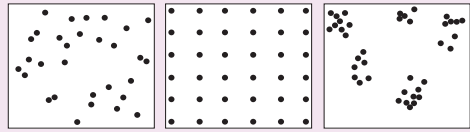


Рис. 40.3. Типи розподілу особин у просторі

А. Випадковий. Б. Рівномірний.
В. Груповий.

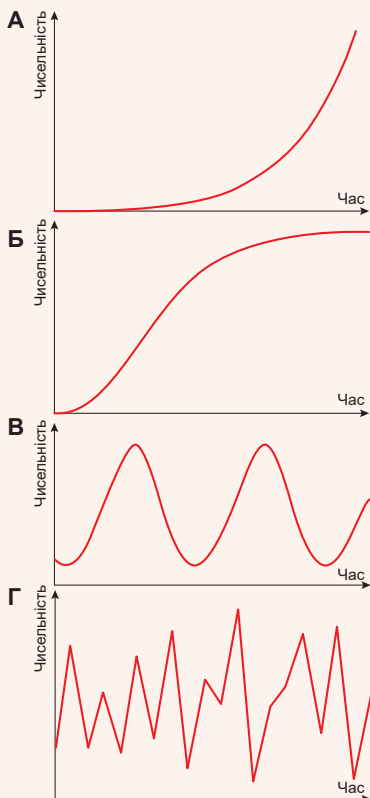


Рис. 40.4. Типи популяційної динаміки

- А.** Експоненціальне зростання. **Б.** Логістичне зростання. **В.** Періодичні коливання чисельності. **Г.** Хаотичні коливання чисельності.

дії різних чинників. По-перше, це співвідношення народжуваності та смертності. Причини смертності можуть бути як внутрішні (старіння), так і зовнішні (хижаки, хвороби, брак ресурсів). Зазвичай надмірне збільшення щільності популяції призводить до зменшення народжуваності (наприклад, пригнічується шлюбна поведінка) і зростання смертності через хвороби та активізацію хижаків. Іншим важливим чинником, що регулює кількість особин у популяції, є **міграції**. При цьому варто розрізняти **еміграцію** (відтік особин із популяції) та **імміграцію** (приплив нових особин до популяції). Багато організмів, коли їхня чисельність значно зростає, вдаються до міграцій у пошуках нових ресурсів. Такі, наприклад, лемінги (дрібні гризуни) та багато комах.

Співвідношення народжуваності, смертності, еміграції та імміграції визначає тривалі зміни чисельності популяції, їх називають **популяційною динамікою**.

Важливою характеристикою популяційної динаміки є **природний приріст популяції**, який виражається формулою: природний приріст (за одиницю часу) = частка народжених – частка померлих + частка іммігрантів – частка емігрантів.

Якщо природний приріст популяції дорівнює нулю, то чисельність популяції не змінюється, більше нуля — зростає, менше — зменшується.

Є кілька типів популяційної динаміки, що спостерігається в природі (рис. 40.4).

Експоненціальне зростання. Спостерігається, коли природний приріст не залежить від щільності популяції. Зазвичай він характерний для молодих популяцій, що займають нові місця проживання, коли ресурси чи хижаки не обмежують збільшення популяції. Крива залежності чисельності популяції від часу є графіком показникової функції.

Логістичне зростання. Спостерігається, якщо природний приріст популяції зменшується обернено

пропорційно до чисельності: що більша популяція, то повільніше вона зростає. Таке зростання характерне для більшості хребетних тварин. Починаючи з деякої чисельності, приріст популяції починає зменшуватись і стає нульовим. Густина популяції досягає постійного значення, коли кількість народжуваних і кількість померлих за одиницю часу врівноважують одна одну.

Періодичні коливання чисельності популяції. Іноді популяція того чи того виду зазнає періодичних коливань чисельності. Зазвичай це зумовлено дією зовнішніх сил: сезонних змін клімату, хижацтва. **Альфред Лотка** та **Віто Вольтерра** довели, що в системі «хижак-жертва» неодмінно виникають періодичні коливання чисельності хижака та жертви.

Хаотична поведінка чисельності популяції. Іноді чисельність популяції піддається випадковим, неперіодичним коливанням. Таку динаміку виявляють по-

пуляції багатьох комах, зокрема сарани. Протягом багатьох років чисельність може залишатися дуже низькою, а потім відбуваються раптові популяційні спалахи. Передбачення таких спалахів допомогло б боротися зі шкідниками, однак це складне практичне та теоретичне завдання.

Генофонд популяції

Повернемося до наших озер, але тепер звернімося до генетики. Припустимо, що в риб є ген, відповідальний, наприклад, за забарвлення плавців. Аallel A відповідає за червоний колір плавців, а аallel a — за безбарвні плавці. Нехай тепер у риб із першого озера наявні обидва алелі, а в риб із другого — лише аallel a . Неважко дійти висновку, як виглядатимуть риби в цих озерах: у першому будуть риби і з червоними, і з безбарвними плавцями, а в другому — лише з безбарвними (рис. 40.5).

Якщо врахувати те, що озера не з'єднані одне з одним і риби не можуть перетнути суходільний кордон між озерами, то носії алеля A не можуть потрапити з першого озера до другого, а отже, у другому озері не буде риб із червоними плавцями. Тут ми доходимо важливого висновку: набори та співвідношення алелів у різних популяціях різняться. Унікальний набір алелів кожної популяції називають **генофондом**.

Нехай обидва озера з'єднані невеличким водним каналом. Тепер риби можуть проплисти цим каналом і потрапити до другого озера, але вважатимемо, що цей потік особин незначний. Тоді алелі A можуть «перетікати» до другого озера разом із рибами, що мігрують. Таке явище називають **потік генів**. Потік генів дає підстави об'єднати популяції в одну сукупність — **біологічний вид**. Популяції, що тривалий час репродуктивно ізольовані, накопичуватимуть відмінності, а це в результаті може привести до виникнення нових видів.



Рис. 40.5. У першому озері живуть риби з червоними й безбарвними плавцями, а в другому — тільки з безбарвними

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1) Серед наведених біологічних систем гірського озера Синевир популяцією є

А саме озеро	Б фауна озера	В усі риби озера
Г струмкова форель озера	Д прибережна рослинність озера	
- 2) Групова структура популяції характерна для таких організмів, як

А сарана, тигр, антилопа	Б антилопа, ластівка, сосна
В оселедець, шпрот, сарана	Г дельфін, ромашка, пліснявий гриб
Д папороть, слон, пінгвін	
- 3) Обмеження максимальної щільності популяції пов'язане з

А низькою ймовірністю схрещування	Б обмеженістю обсягу генофонду	В браком самців	Г надлишком самиць	Д браком ресурсів
--	---------------------------------------	------------------------	---------------------------	--------------------------

- 4** Якщо на початку року в популяції було 100 особин, за рік народилося 15, померло 20, іммігрувало 3, а емігрувало 2 особини, то природний приріст популяції становить
A –96 % **B** –4 % **B** 4 % **Г** 96 % **Д** 104 %
- 5** 1859 року в Австралії на волю було випущено 24 кролики. За 10 років кролів стало так багато, що відлов навіть 2 мільйонів кролів на рік суттєво не впливав на популяцію. Тобто впродовж 10 років для кролів був характерний такий тип популяційної динаміки, як
A експоненціальне зростання **B** логістичне зростання
B періодичні коливання **Г** хаотичні коливання
Д переважання імміграції над еміграцією

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** За яких умов популяції будуть репродуктивно ізольованими?
- 7** Чому критерієм ізольованості популяції є ймовірність схрещування зі «своїми» або «чужими» особинами?
- 8** Схарактеризуйте чинники, завдяки яким відбудеться вирівнювання народжуваності та смертності в разі логістичного зростання популяції.
- 9** Чи може одна популяція мати різні типи популяційної динаміки на різних етапах свого існування?
- 10** Чому чисельність популяції жертви залежить від чисельності популяції хижака та навпаки?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Поміркуй, якими способами можна визначити кількість риб у великому озері, кількість квіток на галявині чи кількість бактерій у грудочці ґрунту?
- 12** Як пояснити те, що популяції хижаків менші за чисельністю від популяцій рослиноїдних організмів?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Чи обов'язково популяціям для репродуктивної ізоляції бути розділеними територіально? Які ще механізми ізоляції можливі?
- 14** Як залежить частота зустрічності алелів одного гена від часу в генофондах ізольованих популяцій?

Проект для дружньої компанії

- 15** Дослідження популяційної динаміки людей свого регіону (міста, району, області, країни).
- 1) Обчисліть природний приріст для населення вашого регіону, врахувавши народжуваність, смертність, імміграцію та еміграцію.
 - 2) Зберіть дані про зміни чисельності населення свого регіону в попередні роки.
 - 3) Побудуйте графік змін та визначте, якому виду популяційної динаміки він відповідає найбільше. Спробуйте пояснити отриману залежність чисельності від часу з огляду на соціально-економічні причини.

§ 41. Розвиток еволюційних поглядів

Перша еволюційна теорія була сформульована на початку XIX століття

Здавна люди намагалися пояснити спостережуване різноманіття життя. У XVIII столітті практично всі вчені дотримувалися **креаціоністських** поглядів, тобто були упевнені в тому, що життя на Землі було створено вищими силами. Проте й ці науковці поділилися на два табори. Одні з них вважали, що всі живі організми створені такими, які вони є зараз, і з моменту творення не змінювалися. Друга, прогресивніша, група припускала, що види змінюються з плином часу й сучасні види є нащадками більш давніх. Серед них варто зазначити **Еразма Дарвіна** (діда Чарльза Дарвіна), **Йоганна Вольфганга фон Гете** та **Дені Дідро**. Але на той час ще не була розроблена теорія, яка б пояснювала причини та механізми подібних змін. Першою теорією, що спробувала пояснити походження видів живих істот, була **еволюційна теорія Жана Батиста Ламарка**.

Ламарк припускав, що всім живим організмам властиве «прагнення до досконалості» — бажання стати кращими та складнішими. Людина, на «безпристрасну» думку Ламарка, була найуспішнішою в цій нелегкій справі. Згідно з його теорією, живий організм може натренувати якийсь орган, а потім передати цю ознаку своїм нащадкам у покращеному вигляді. Тобто якщо ви щодня займаєтесь у спортзалі, то ваші діти будуть сильнішими, — приблизно так розмірковував Ламарк. Предок жирафи протягом багатьох поколінь тягнув шию, аби дістатися листя на гілках дерев. У результаті шия тренувалася та видовжувалась із кожним поколінням, що й привело до появи сучасної жирафи (рис. 41.1). Тут варто зауважити, що до теорії Ламарка поставала низка запитань. Наприклад, як з її допомогою пояснити появу панцира в черепахи? Ламарк дав сміливу відповідь: черепаха виростила собі панцир силою волі. Чому, якщо всі організми намагаються стати складнішими, усе ще існують бактерії? Ламарк відповідав: життя безперервно зароджується з неживої матерії, сучасні бактерії з'явилися зовсім нещодавно й ще не встигли розвинути в щось складніше.

Нижче наведено основні постулати теорії Ламарка.

1. Усім живим організмам властиве «прагнення до досконалості».
2. Якщо орган тренується — він розвивається, якщо ні — з часом відмирає.
3. Набуті ознаки можуть передаватися нащадкам.
4. Живі організми безперервно виникають із неживої матерії.

Теорія Ламарка мала суто теоретичний характер і використовувала багато надприродних понять, зокрема «прагнення до досконалості» у дріжджів чи «силу волі» в черепах. Згодом цю теорію було відкинуто¹, проте вона має важливе історичне значення як перша еволюційна теорія.

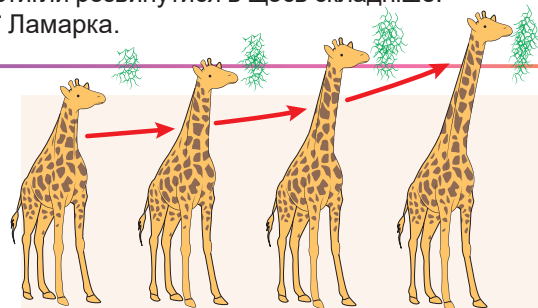


Рис. 41.1. Формування довгої шиї жирафи за Ламарком

Предок жирафи тягнувся за листям через внутрішнє «прагнення до досконалості», і шия поступово витягувалася.

¹ Треба сказати, що, згідно із сучасними дослідженнями, деякі набуті ознаки, такі як противірусний імунітет у бактерій, усе ж успадковуються. Проте це є радше винятком, аніж правилом.



Жан Батист Ламарк

Народився 1744 року у французькому місті Базантен. Після служби в армії навчався у Вищій медичній школі в Парижі. Однак згодом захоплення ботанікою перемогло, і лікарем Ламарк не став. Уже 1778 року виходить його праця «Флора Франції», яка зробила вченого всесвітньо відомим ботаніком. Пізніше Ламарк змінив напрям своїх досліджень, зацікавившись зоологією. Йому й тут удалося досягти успіхів: саме Ламарк увів у наукову мову термін «безхребетні», поділив їх на 10 класів, описав багато нових видів. На початку XIX століття Ламарк запропонував термін, написаний на обкладинці нашого підручника, — «біологія» — для позначення науки про життя. Головною працею Ламарка стала книга, видана 1809 року, — «Філософія зоології», у якій він сформулював свої погляди на розвиток живої природи, на те, як змінювалися з часом тварини й рослини, як вони досягли сучасного вигляду. Це означає, що Ламарк став творцем першої теорії еволюції! Однак ніхто із сучасників не сприйняв його ідей. Усі відвернулися від дослідника, і він залишився на самоті. Тільки донька Корнелія до кінця була відданою батькові. Ламарк утратив зір і помер у бідності 1829 року. У Корнелії не було навіть грошей, аби купити труну. Його поховали з безхатченками, що померли того дня в Парижі. Отож сьогодні ми не знаємо точно, де похований один із найвидатніших учених світу. Лише 1909 року до 100-річчя виходу «Філософії зоології» Ламарку було встановлено пам'ятник. На барельєфі зображено старого сліпого вченого, поруч стоїть його донька. Під барельєфом викарбувано слова Корнелії: «Нащадки пишатимуться Вами, тату. Вони помстяться за Вас». Так і сталося.

Теорія природного добору стверджує, що виживає найприспособаніший

Важко уявити собі теорію, яка б вплинула на розвиток не лише науки, а й світової цивілізації більше, ніж **теорія природного добору Чарльза Дарвіна**¹. Геніальність Дарвіна в тому, що замість абстрактних висновків (як, наприклад, щодо сили волі в черепахи), він наважився на нечувану на ті часи зухвалість — описати спостережувані явища, ґрунтуючись на фактах і мисленневих експериментах! Треба врахувати, що Дарвін нічого не знав про генетику та механізми спадковості, проте використав сам факт спадкової передачі ознак. Спосіб міркувань Дарвіна такий.

Гіпотеза № 1. Якщо дати організмам розмножуватися необмежено, то їхня чисельність збільшуватиметься в геометричній прогресії, демонструючи експоненціальний тип зростання (докладніше про це йшлося в § 40). Достатньо згадати задачу Фібоначчі про кролів². Саме необмеженим зростанням Дарвін пояснював у своїй книзі **«Походження видів шляхом природного добору»** послідовність Фібоначчі.

Очевидний факт № 1. У природі необмежене, експоненціальне зростання не може спостерігатися впродовж тривалого часу. Навпаки, як правило, популяції мають фіксовану чисельність, яка може незначно коливатися (за винятком, звісно,

1 Насправді вперше теорію природного добору розробив Альфред Воллес, який надіслав її у вигляді невеличкої статті Чарльзові Дарвіну на рецензування. Виявилось, що запропонована теорія збігається з тією, яку вже понад 20 років розробляв Дарвін. Проте ґрунтовну розробку теорії, пошук і пояснення доказів, відстоювання її в наукових дискусіях здійснював саме Дарвін, що й дає підстави вважати цю теорію його творінням.

2 Фібоначчі писав: «Людина посадила пару кролів до загону, обнесеного з усіх боків стіною. Скільки пар кролів за рік може привести на світ ця пара, якщо відомо, що кожен місяць, починаючи з другого, кожна пара кролів приводить на світ ще одну пару?» Можете переконатися, що число пар у кожен із дванадцяти наступних місяців буде 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144... Це не є геометрична прогресія, але подібна послідовність чисел передає дух вибухового зростання чисельності популяції.

популяцій, чисельність яких хаотично коливається, але там за періодами сплеску настають періоди прискореного скорочення чисельності популяції).

Висновок № 1. У реальних популяціях не може досягатися виживання всіх нащадків (наслідок факту № 1). Багато з них через ті чи ті причини гине до настання репродуктивного віку, так і не залишивши нащадків. Виникають запитання: хто гине, а хто виживає й від чого це залежить?

Очевидний факт № 2. У популяціях живих організмів спостерігається мінливість. Живі організми різняться розміром, кольором, формою окремих частин тіла, особливостями поведінки та іншими ознаками.

Очевидний факт № 3. Деякі ознаки, для яких характерна мінливість, успадковуються. Так, у світловолового подружжя може народитися лише світловолоса дитина, а в темноволового подружжя — найімовірніше, темноволоса. Тобто мінливість має спадковий характер.

Не такий очевидний факт № 4. В особин, що мають різні ознаки, шанси залишити нащадків різні, а саме: шанси особин з ознакою А залишити потомство й передати йому ознаку А вищі, ніж шанси особин з ознакою Б.

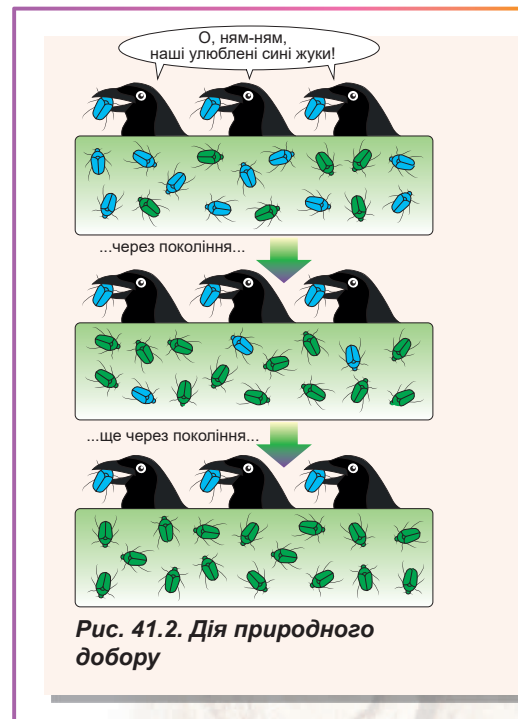
Сукупність усіх взаємин між організмами та довкіллям Дарвін називав **боротьбою за існування**. У ній організми борються з організмами свого виду (як вовчечнята за кусень м'яса), з організмами інших видів (як зайці, що втікають від вовків) та з довкіллям (як ведмеді, що переживають холодну зиму). «Перемагатиме» в боротьбі за існування той організм, який за наявних умов найкраще пристосований та залишає більше нащадків.

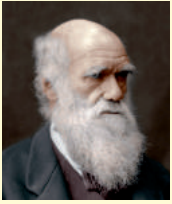
Висновок № 2. Якщо ознака має кілька альтернативних проявів у популяції (факт № 2), вони успадковуються (факт № 3), а наявність одного з них дає вищі шанси залишити потомство (факт № 4), то частка особин із таким проявом ознаки збільшуватиметься, а частка особин з альтернативним проявом ознаки — зменшуватиметься. Цей процес і називають **природним добором**.

Розглянемо, як діє природний добір (рис. 41.2). Припустімо, що є популяція жуків одного виду, у яких одна ознака — колір надкрил — має альтернативні прояви: зелені та сині. При цьому колір надкрил успадковується. Нехай ще є якась зовнішня сила: наприклад птахи, що їдять жуків. Синіх жуків у зеленій траві їм знайти легше, тому в синього жука більше шансів бути з'їденим і менше шансів залишити нащадків і передати їм свої гени. Відповідно протягом багатьох поколінь сині жуки сильніше «виїдуться» птахами, ніж їхні зелені брати. При цьому частка синіх жуків зменшуватиметься в кожному поколінні. Із часом, оскільки популяція жуків не безмежна в чисельності (а це так!), ознака «надкрила синього кольору» може бути повністю втрачена й усі жуки в популяції виявляться зеленими.

Таким чином, природний добір тримається на трьох стовпах.

1. Мінливість: потрібні альтернативні прояви ознаки.
2. Спадковість: передача альтернативних проявів ознаки від батьків нащадкам.





Чарльз Дарвін

Народився 1809 року в англійському місті Шрусбер. Навчався в Единбурзькому й Кембриджському університетах на медичному та богословському факультетах. 1831 року вирушив у п'ятирічну навколосвітню подорож на дослідницькому судні «Бігль» як природодослідник. Чарльз працював сумлінно й зібрав багату колекцію мінералів, викопних решток, зразків рослин і тварин. Усе побачене дослідником у подорожі було описано й проаналізовано. Ці матеріали й стали відправною точкою у створенні відомої теорії еволюції шляхом природного добору. Усі роки після експедиції Дарвін опрацьовує матеріали, знаходить нові, і ось 1859 року виходить його головна праця «Походження видів шляхом природного добору, або збереження обраних рас у боротьбі за життя». Вихід цієї книги поділив історію розвитку біології на «до виходу» й «після нього». Створення теорії еволюції Чарльза Дарвіна стало найвидатнішою подією в біології XIX століття. Це була друга після Ламаркової теорія еволюції, і її так само далеко не всі біологи сприйняли схвально. Шквал нападів на вченого посилювався після виходу ще однієї його геніальної роботи «Походження людини й статевий добір». Помер учений 1882 року в Лондоні. Похований у Вестмінстерському абатстві поруч із могилами Ньютона, Фарадея, Дікенса, Кітса, Шеллі й інших видатних британців. Один із творців соціології, небіж Дарвіна, Френсіс Гальтон стверджував, що його дядько Чарльз був потомком київської княжни, королеви Франції Анни Ярославни.

3. Різні шанси залишити плідне (тобто здатне розмножуватися) потомство в особин з альтернативними проявами ознаки. Що вищий шанс, то більша кількість копій певної ознаки буде передана плідному потомству, тобто більшим буде так званий **репродуктивний успіх**.

Важливо зазначити, що природний добір немов «харчується» мінливістю й сам її знищує в ході боротьби за існування!

А тепер найголовніше: якщо природний добір відбуватиметься протягом тривалого часу, то він змінить популяцію «до невпізнаності», що спричинить виникнення нового виду.

Треба віддати Дарвінові належне: наведена послідовність логічних міркувань не потребувала «вищих сил» — це була цілком наукова теорія. Ба більше, це була перша теорія, що описувала асиметричний у часі процес. Подібні теорії у фізиці, що описують нерівноважні процеси, які вимагають залучення «стріли часу», з'являться набагато пізніше¹.

Варто згадати, що в первісному вигляді обґрунтування теорії Дарвіна наразилося на певні труднощі. По-перше, за часів Дарвіна не був відомий точний вік Землі: вважали, що він дорівнює кільком десяткам, максимум — сотням тисяч років, а отже, здавалося, що цього часу замало для виникнення нових видів шляхом природного добору. По-друге, не були відомі механізми спадковості. Праця Менделя (1865 рік) вийшла лише за кілька років після публікації дослідження Дарвіна (1859 рік) і була мало відома в наукових колах до 1900 року. По-третє, Дарвін абсолютно не знав, звідки береться мінливість. Це було дуже слабким місцем його теорії! Він просто постулював, що мінливість є і звідкись постійно виникає (бо, інакше, природний добір просто винищив би її!). По-четверте, Дарвін не знав, чи може його теорія пояснити виникнення таких складних органів, як око чи мозок. Так, із кольором жуків набагато простіше! Але, попри всі ці недоліки, теорію Дарвіна можна вважати одним із найвеличніших проривів в історії науки!

¹ Повноцінно це зробить тільки бельгійський хімік, Нобелівський лауреат Ілля Пригожин, майже через 90 років!

Синтетична теорія еволюції об'єднала дарвінізм із генетикою

Із часів Чарльза Дарвіна теорія природного добору значно змінилася. Наше розуміння спадковості, а також самого життя розширилося, що дало змогу подолати ті труднощі, з якими в середині XIX століття стикнувся Чарльз Дарвін. Поеднання генетики, екології та теорії природного добору породило нову теорію — **синтетичну теорію еволюції**, яка може чимало пояснити та передбачити. Розглянемо стисло основні положення цієї теорії, розробленої в середині XX століття Феодосієм Добржанським, Ернстом Майєром, Джуліаном Хакслі та іншими видатними біологами.

1. Матеріалом для еволюції слугує спадкова мінливість — випадкові мутації та рекомбінації спадкової інформації.
2. Найменша одиниця еволюції — популяція, а елементарна еволюційна подія — зміна частот зустрічності алелів у популяції.
3. Природний добір має адаптивний характер: він веде до добору корисних для виживання та розмноження мутацій і відкидає шкідливі.
4. Крім природного добору, важливу роль відіграють й інші процеси, такі як **популяційні хвилі** та **дрейф генів**, про які йтиметься далі.
5. Нові види утворюються завдяки репродуктивній ізоляції вихідних популяцій.
6. Усі клітинні форми життя походять від останнього універсального спільного предка — LUCA¹. Можна зобразити дерево життя, де листки відображатимуть організми, що існують нині, а гілки — їхню еволюційну історію. Гілки будуть зливатися одна з одною, сходячись у результаті до єдиного організму в основі дерева — LUCA.
7. Мутації розподіляють не тільки на корисні та шкідливі, більшість із них нейтральні.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

1. Із факту № 1 міркувань Дарвіна, наведених у параграфі, впливає висновок № 1, оскільки
 - А якби всі виживали, то розміри популяції безперервно зростали б
 - Б у реальних популяціях завжди є якась смертність
 - В фіксована чисельність зумовлена припиненням розмноження
 - Г у природі часто спостерігається тривале експоненціальне зростання
 - Д що більша чисельність популяції, то менше в ній виживання
2. Ураховуючи думку Ламарка щодо бактерій та одноклітинних, можна стверджувати, що не всі організми стали досконалими, як люди, тому що
 - А у них не було до цього внутрішнього прагнення
 - Б їм не вистачило часу
 - В вони погано тренували свої органи
 - Г не всі набуті ознаки успадковуються
 - Д спостерігається значна мінливість
3. Репродуктивний успіх тим вищий, чим
 - А менша кількість нащадків в організмі
 - Б більша кількість нащадків в організмі

1 LUCA — *last universal common ancestor* (останній універсальний спільний предок), найближчий спільний предок усіх живих організмів, що нині мешкають на Землі. Жив, за припущеннями, 3,5—3,8 млрд років тому.

- В рідше організм парується
- Г частіше організм парується
- Д менш плідні нащадки цього організму

- 4 Найпростішою еволюційною подією в синтетичній теорії еволюції є
- А збільшення кількості людей в Африці, що страждають на серпуватоклітинну анемію
 - Б поява нового виду малярійних комарів
 - В поява мутації в клітині шкіри та виникнення родимки
 - Г народження нового організму
 - Д вимирання груп бактерій унаслідок активного використання антибіотиків
- 5 Припинення перенесення генів з однієї популяції до іншої спричиняє
- А вимирання виду
 - Б вмикання природного добору
 - В посилення боротьби за існування
 - Г утворення нового виду
 - Д підвищення мінливості

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6 Чому що інтенсивніше відбувається природний добір, то менше варіантів мінливості залишається в популяції?
- 7 Який вид боротьби за існування описано в прикладі з жуками? Чому «перемагають» зелені жуки?
- 8 Які причини того, що у факті №4 міркувань Дарвіна, наведених у параграфі, в особин з ознаками А та Б нерівні шанси залишити нащадків і передати їм свою ознаку?
- 9 Що спільного в еволюційних теоріях Дарвіна та Ламарка?
- 10 Запропонуйте експерименти та власні спостереження, які дають змогу спростувати теорію еволюції Ламарка.
- 11 Які причини створення синтетичної теорії еволюції?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 12 Чарльз Дарвін свого часу не міг спростувати «страхіття Дженкіна», тому науковцю довелося вносити зміни до своєї теорії. Спростуй «страхіття Дженкіна».
- 13 Багатьом організмам властивий статевий добір: самець, що переміг у спарингах з іншими, майстерніший у співі чи будівництві житла, досягає репродуктивного успіху та розмножується, а той, що програв, — ні. Який еволюційний сенс у статевому доборі? Чи не суперечить такий добір природному?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 14 Поясни виникнення довгої шиї в жирафа з погляду природного добору.
- 15 Які біологічні спостереження Чарльза Дарвіна привели його до створення еволюційної теорії?
- 16 Які докази має сучасний неоламаркізм? Чи не суперечить він синтетичній теорії еволюції?

§ 42. Еволюційні фактори

Природний добір — причина розвитку адаптацій

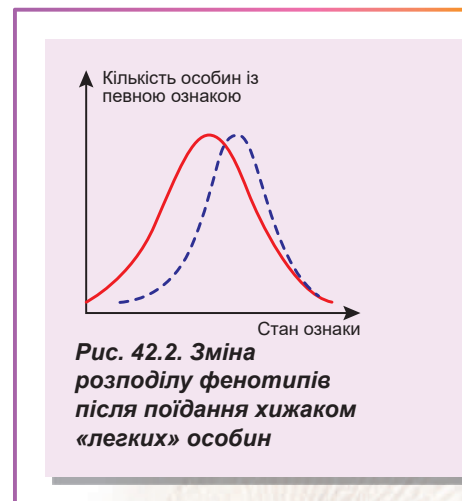
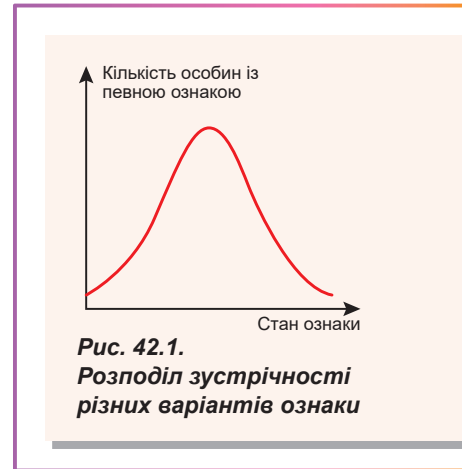
У попередньому параграфі ми ознайомилися з таким поняттям, як природний добір — процес, що забезпечує виживання найбільш пристосованих індивідів та передавання ними своїх ознак нащадкам. У синтетичній теорії еволюції природний добір розглядають як єдину причину розвитку адаптацій, а також одну з головних рушійних сил еволюції. Під **адаптацією** мається на увазі вироблена в процесі еволюції здатність організму до виживання в природному середовищі.

Природний добір зумовлює еволюційні зміни лише за наявності спадкової мінливості

Природний добір може по-різному проявлятися в різних ситуаціях. Еволюційні біологи виокремлюють різні форми природного добору. Розглянемо, як природний добір може діяти на поширеність у популяції такої кількісної ознаки, як маса тіла. Як ви вже знаєте з § 36, розподіл ознаки серед особин у популяції зазвичай виглядає як на рисунку 42.1.

Насамперед зупинимось на дуже важливому компоненті — **спадковій мінливості**, яка надзвичайно потрібна для еволюції. Нехай у нас є однорідна популяція, усі особини гомозиготні за геном, відповідальним за визначення маси тіла, тобто мають генотип aa . Однак розподіл фенотипів у популяції буде схожим на той, що зображено на рисунку 42.1. Відмінності в масі тіла в цих особин визначаються не спадковою, а модифікаційною мінливістю: хтось важить більше, хтось — менше. Нехай потім у якийсь момент приходить хижак і з'їдає всіх особин із масою, нижчою за середню (вони, наприклад, не можуть себе добре захистити). У такий спосіб відбувається процес добору. Розподіл фенотипів у цій групі зміниться, змістившись у бік «важчих» особин (рис. 42.2).

Така зміна розподілу фенотипів у популяції аналогічна дії так званого рушійного добору. Подивимось тепер, як зміниться розподіл фенотипів у наступному поколінні, якщо дати «важчим» особинам, що залишилися, схрещуватися між собою. Виявиться, що розподіл не зміниться й матиме точно таку саму форму, яка була в материнської популяції до добору! Адже всі особини — гомозиготи, отже, форма розподілу визначається тільки неспадковою мінливістю. Скільки б не тривав добір, кожне нове покоління у вихідному стані матиме дзвоноподібний розподіл фенотипів з тією ж самою середньою масою: хтось завжди виростатиме «важчим», а хтось «легшим». Тому без наявності спадкової мінливості неможливо «розпочати» еволюційний процес.





Іван Шмальгаузен

Народився 1884 року в Києві. Освіту здобув у Київському університеті. Працював у Київському й Московському університетах, Інституті зоології Української академії наук, Інституті еволюційної морфології та Зоологічному інституті Академії наук Радянського Союзу. Шмальгаузен є одним із творців синтетичної теорії еволюції, автором вчення про форми природного добору. Учений досліджував процеси росту організмів, вихід хребетних на суходіл, багато уваги приділяв застосуванню кібернетики в біології. У серпні 1948 року в Москві відбулася трагічна сесія Академії сільськогосподарських наук Радянського Союзу, під час якої генетиків було звинувачено в пособництві капіталістичним державам. У результаті Івана Шмальгаузена було звільнено з роботи. Потім, у 1955 році, він підписав «Лист трьохсот» — лист від групи вчених СРСР про стан біології й утиски видатних учених. Цей лист сприяв звільненню наукової біологічної думки від комуністичної ідеології. Помер Іван Іванович у 1963 році. Сьогодні його ім'я носить Інститут зоології Національної академії наук України.

Стабілізуювальний добір «звужує» розподіл ознаки

Надалі вважатимемо, що наша ознака генетично закріплена. Розглянемо найпростішу схему успадкування — моногенне успадкування з неповним домінуванням. Як ми пам'ятаємо, у такому разі є три варіанти генотипу й три варіанти фенотипу:

- особини з генотипом AA мають більшу масу,
- особини з генотипом aa — меншу,
- особини з генотипом Aa — проміжне значення маси тіла.

Вважатимемо, що модифікаційна мінливість розмиває межі між фенотиповими групами, тому в популяції спостерігається дзвіноподібний розподіл.

Тепер на прикладі такої популяції розглянемо дію різноманітних форм добору. Припустимо, що особини, які мають крайні значення ознаки, мають і менші шанси

залишити потомство, ніж особини, що мають проміжні значення. Тобто в популяції йде добір проти крайніх значень ознаки. Такий добір називають **стабілізуювальним**. Отже, у межах одного покоління форма розподілу ознаки буде вужча (рис. 42.3). Але чи буде така зміна форми розподілення фенотипів передаватися від покоління до покоління? Припустимо, що особини з генотипом AA (переважно більша маса) і з генотипом aa (переважно менша маса) мають менші шанси дожити до репродуктивного віку та залишити потомство. Особини з генотипом Aa виживають і залишають потомство. Навіть у разі загибелі всіх гомозигот у наступному поколінні вони, за законами Менделя¹, знову народяться, але не доживуть до репродуктивного віку. Так проявляє себе в цьому випадку стабілізуювальний добір: хоча форма розподілу ознаки в межах одного покоління стає вужчою, від покоління до покоління вона не змінюється².

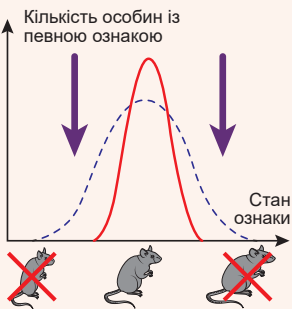


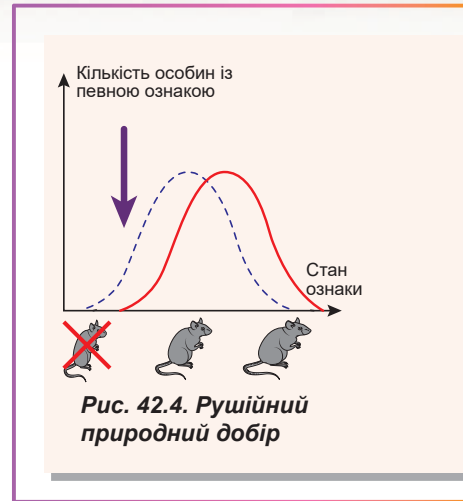
Рис. 42.3.
Стабілізуювальний природний добір

1 Схрещування гетерозигот Aa спричинить розщеплення за генотипом $1AA : 2Aa : 1aa$.

2 Усе ж можливі ситуації, коли розподіл ознаки в популяції ставатиме вужчим. Характерний приклад — множинний алелізм із неповним домінуванням. У такій ситуації стабілізуювальний добір може «очистити» популяцію від деяких алелів.

Рушійний добір «пересуває» розподіл ознаки

Припустімо іншу ситуацію: нехай ступінь виживання особин, що мають одне з крайніх значень ознаки, вищий, аніж в інших. У такому разі розподіл буде перекошеним на один бік. Такий добір називають **рушійним** (рис. 42.4). Ми вже розглянули аналог дії рушійного добору на прикладі гомозиготної популяції. Тоді розподіл фенотипів не передавався від покоління до покоління. Подивимося тепер, як поводитиметься популяція з генотипами AA , Aa та aa . Розглянемо ту саму ситуацію: хижак переважно їсть особин із невеликою масою. Цілком очевидно, що найбільше при цьому страждають особини з генотипом aa й у них менше шансів залишити потомство. Отже, у наступному поколінні частота алеля a зменшиться, а розподіл фенотипів змінить свою форму.

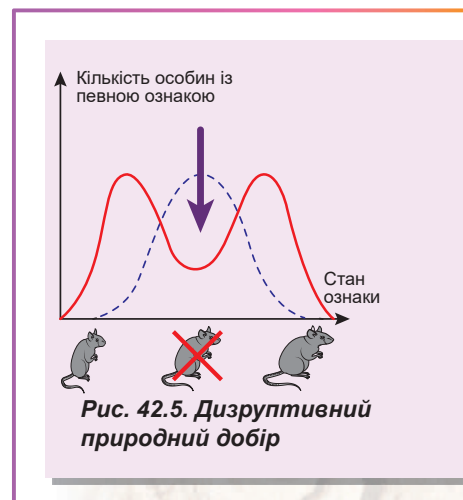


Дизруптивний добір «розриває» розподіл на дві частини

Останній тип природного добору — **дизруптивний (розривальний) добір** (рис. 42.5). У цьому випадку менше шансів залишити потомство в особин, що мають проміжне значення ознаки, а особини, які мають крайні значення, отримують перевагу. При цьому після дії добору в популяції спостерігатиметься «двогорбий» розподіл фенотипів. Подивимося, що відбуватиметься з успадкуванням. Очевидно, що «під удар» насамперед потраплятимуть гетерозиготи, а гомозиготи отримуватимуть більше шансів залишити потомство. Проте схрещування гомозигот AA та aa одна з одною приводить до народження гетерозигот Aa . Тому добір їх не позбудеться! Розподіл фенотипів у наступному поколінні знову матиме дзвіноподібну форму. Щоправда, тут є незначна відмінність від стабілізуючого добору: якщо гетерозиготи (які в цьому випадку є нащадками від схрещування гомозигот) не доживатимуть до репродуктивного віку через дію дизруптивного добору, то виявиться, що обмін генами між особинами з генотипом AA та особинами з генотипом aa дорівнюватиме нулю! Можна вважати, що кожна з груп гомозигот матиме власний генофонд. Із часом подібний добір у поєднанні з мутагенезом може призвести до поділу вихідної популяції на два види!

Дрейф генів випадковим чином зменшує різноманіття фенотипів

Дарвін вважав, що природний добір є єдиним механізмом еволюційних змін. Нині під еволюційними змінами, згідно з синтетичною теорією еволюції, розуміють, насамперед, зміни частот зустрічності алелів у популяції. Природний добір визначає спрямовані адаптивні зміни, що ведуть до збільшення загальної пристосованості організмів до умов середовища. Але поряд із природним добром спостерігаються ще й випадкові, ненапрявлені зміни (простіше кажучи, коливання) частот алелів у популяції, що їх називають **дрейфом генів**.



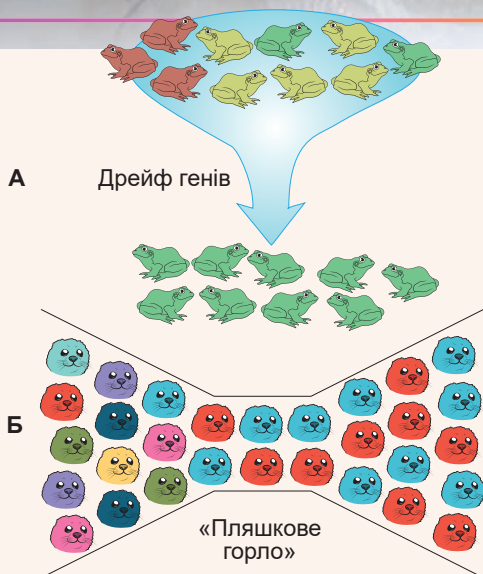


Рис. 42.6. Дрейф генів (А) та ефект «пляшкового горла» (Б)

Припустімо, що в озері була велика популяція жаб, які мали різноманітне забарвлення тіла. Потім почався період засухи, у результаті чого частина жаб загинула, а вижити змогли лише одиниці, що переховувались у маленьких калюжах. Після сезону дощів озеро наповнилося водою, і популяція жаб відновила свою чисельність. Проте, як виявилось, різноманіття забарвлення шкіри в популяції значно зменшилося! Це було пов'язано зовсім не з тим, що жаби якогось певного кольору краще переносять засуху, а з випадковістю: усі жаби, що вижили, виявилися зеленими (рис. 42.6, А). У сусідньому озері це могли бути бурі жаби, а ще в одному — жовті. Жаби, що вижили, передали своїм нащадкам ті алелі, які в них були. Подібний ефект називають **ефектом «пляшкового горла»** (рис. 42.6, Б). Як ми бачимо, дрейф генів призводить до зниження як генетичного, так і фенотипного

різноманіття популяції. Мінливість «з'їдається» дрейфом генів, як і природним добором.

Є численні приклади популяцій, які пережили «пляшкове горло». Найяскравіший приклад — північні морські слони (рис. 42.7, А). Під час безжалюгідного винищення у XVIII столітті їхня популяція скоротилася приблизно до 20 особин. Після цього було вжито заходів щодо охорони морських слонів, і зараз їхня популяція налічує понад 200 тисяч особин. Проте генетичне різноманіття через дрейф генів дуже невелике. Це спричиняє серйозні побоювання щодо збереження виду в майбутньому, оскільки генетичне різноманіття є основою виживання в умовах, що змінюються.

Деякі живі організми постійно зазнають дрейфу генів. Яскравий приклад — морський планктон, що постійно виїдається великими морськими організмами (рис. 42.7, Б). При цьому біомаса планктону доволі невелика: хоча він і швидко розмножується, його так само швидко поїдають фільтратори.

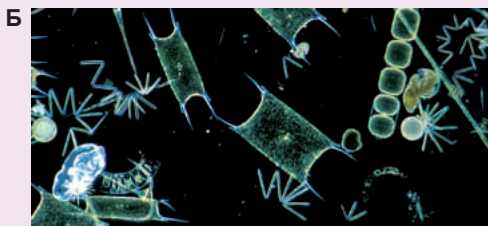


Рис. 42.7. Самці північних морських слонів, що б'ються (А), фітопланктон (Б)

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1** У генетично однорідній гомозиготній популяції природний добір
А веде до створення нових популяцій
Б змінює частоту зустрічності алелів
В винищує генетично різні організми
Г збільшує кількість варіацій **Д** не діє
- 2** У популяціях березового п'ядуна в середині XIX століття через потемніння кори берези збільшилася частка особин із рідкісним темним забарвленням. Це результат такого виду природного добору, як
А модифікаційний **Б** дизруптивний **В** рушійний
Г стабілізуювальний **Д** дарвінівський
- 3** До утворення двох різних видів одночасно може привести такий тип природного добору, як
А спадковий **Б** стабілізуювальний **В** рушійний
Г дизруптивний **Д** дрейфовий
- 4** Щороку ефект «пляшкового горла» переживає
А плодова мушка **Б** людина **В** слон **Г** дуб **Д** кишкова паличка
- 5** Дрейф генів найбільше проявляється в популяціях
А із невеликою чисельністю **Б** із великою чисельністю
В які постійно збільшуються **Г** репродуктивно неізолюваних
Д рослин

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Обґрунтуйте необхідність спадкової мінливості для еволюційного процесу.
- 7** Чи всі типи природного добору можуть привести до утворення нових видів?
- 8** Чи спричиняє неможливість повністю позбавитися гетерозигот у модельній популяції при дизруптивному доборі припинення добору на певному етапі?
- 9** Чому дрейф генів зменшує фенотипне різноманіття популяцій?
- 10** Метелики на океанічних островах мають великий і малий розмір крил, але немає метеликів із середнім розміром крил. Дія якого природного добору є причиною цього?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** У чому полягає принцип (ефект) засновника і в еволюції яких організмів він відіграв важливу роль?
- 12** Які ще можливі механізми дрейфу генів, окрім ефекту «пляшкового горла»?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Чому зниження генетичного різноманіття виду зумовлює його вимирання?
- 14** Чи піддається людина дії якогось типу природного добору?
- 15** Як діє природний добір на рівнях молекул і клітин?

§ 43. Механізми видоутворення

Концепція біологічного виду чи не найскладніша проблема біології

Щодня ми стикаємося з поняттям виду. Ми намагаємося розрізнити види птахів на шкільному подвір'ї, квіти на лузі, риб в акваріумі. Кожен вид має свої характерні біологічні особливості, по-різному може допомагати людині. Погодьтеся, дуже важливо вміти відрізнити отруйний гриб від їстівного. Проте зовсім не завжди очевидно, як визначити межі між видами. Раніше для визначення виду використовували різні критерії: спільна територія проживання (географічний), однакові пристосування до умов навколишнього середовища (екологічний), схожість хімічного складу й обміну речовин (біохімічний), особливості анатомії та зовнішнього вигляду (морфологічний). Але поняття виду, засноване на таких критеріях, не завжди задовільне. Наприклад, люди, попри різні колір шкіри, розріз очей, форму черепа, належать до одного виду — Людина розумна (*Homo sapiens*)¹. А от деякі види вівчариків настільки схожі між собою, що відрізнити їх за зовнішнім виглядом може тільки фахівець (рис. 43.1). Однак ми можемо впевнено стверджувати, що ці птахи належать до різних видів. То яким же має бути критерій, що дасть змогу виокремлювати види? У цьому параграфі ми наведемо визначення **біологічного виду**, найбільш містке та зручне для використання в біології.

Біологічний вид — це популяція чи група популяцій, члени яких можуть схрещуватися між собою й давати плідне потомство, але не здатні схрещуватися й давати плідне потомство з членами інших подібних груп.

Застосувавши це визначення до людини, ми виявимо, що всі люди є представниками одного виду, оскільки міжрасові шлюби можливі й у цих шлюбах народжуються здорові діти. А вівчарик-ковалик не схрещується з вівчариком весняним, отже, ці птахи належать до різних біологічних видів.

Поняттям біологічного виду зручно послуговуватися в еволюційній біології, але і його можна застосовувати не завжди. Наприклад, його не можна застосувати до організмів, які не розмножуються статевим шляхом (тобто до всіх бактерій (рис. 43.2, А), більшості найпростіших і багатьох багатоклітинних організмів)



Рис. 43.1.

А. Усі люди, які живуть у сучасному світі, належать до одного виду — Людина розумна (*Homo sapiens*). Усупереч зовнішній схожості, вівчарик весняний (Б) і вівчарик-ковалик (В) — два різні біологічні види.

1 Навіть до одного підвиду — *Homo sapiens sapiens*.

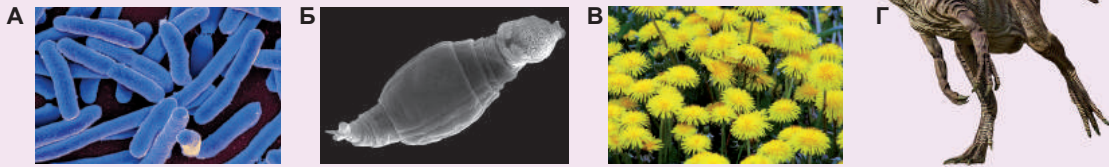


Рис. 43.2. Приклади організмів, для яких поняття «біологічний вид» обмежене

А. Бактерії не розмножуються статевим шляхом, тому поняття біологічного виду до них застосовувати не можна. **Б.** У більшості коловерток — поширених усуди мікроскопічних водних організмів — самців нема, а самиці розвиваються із незапліднених яєць. У них немає схрещування. **В.** А в кульбаб немає запилення. У суцвіттях кульбаби відсутні тичинкові квіти. **Г.** Алозавр — великий хижак юрського періоду. Палеонтологи виокремлюють три-чотири види алозаврів на підставі будови їхніх викопних скелетів. Проте ми не можемо перевірити, були вони різними біологічними видами чи окремими расами одного виду.

чи розвиваються лише з незапліднених яйцеклітин¹. Це, наприклад, мікроскопічні коловертки чи кульбаби (рис. 43.2, Б, В). У цих випадках схрещування не відбувається, тому запропоноване вище поняття біологічного виду тут неприйнятне.

Не можна також використати це визначення для опису вимерлих тварин: ми не маємо змоги визначити, чи схрещувалися подібні види динозаврів у природі. Проблема в тому, що ці види описано лише на підставі будови скелета, а вони могли бути просто різними особинами одного різноманітного виду (рис. 43.2, Г).

Нові види з'являються внаслідок різних біологічних процесів

Чарльз Дарвін свою епохальну працю, у якій розкрито концепцію природного добору, назвав «Походження видів шляхом природного добору». Вчений стверджував, що основним завданням теорії еволюції є пояснення походження нових видів. Хоча за тих часів поняття біологічного виду ще не було розроблено, Дарвін і його послідовники доволі чітко сформулювали основні способи **видоутворення**. Найпоширенішими серед них є **географічне** й **екологічне** видоутворення (рис. 43.3).

Географічне видоутворення відбувається за умови розділення території проживання популяції принаймні на дві частини, які відмежовані певною географічною перешкодою. Відповідно між двома новими популяціями виникає репродуктивна ізоляція. Так, наприклад, якщо пересихатиме канал, що з'єднує озера, зображені на рисунку 40.2, відбуватиметься утворення нових видів риб унаслідок географічного видоутворення. Яскравим прикладом такого процесу є розділення Великим каньйоном території існування (ареалу) предкового виду антилопових ховрахів. У результаті по різні боки каньйону виникли два різні види ховрахів.

Для екологічного видоутворення потрібна поява репродуктивної ізоляції без появи фізичної перешкоди. Це можливо тоді, коли з певних причин різні особини схрещуються в різний час чи проживають і харчуються в різних частинах єдиного

¹ Нагадаємо, що партеногенез — розвиток дорослого організму з незаплідненої яйцеклітини — теж вважається статевим розмноженням, оскільки відбуваються мейоз та утворення гамет.

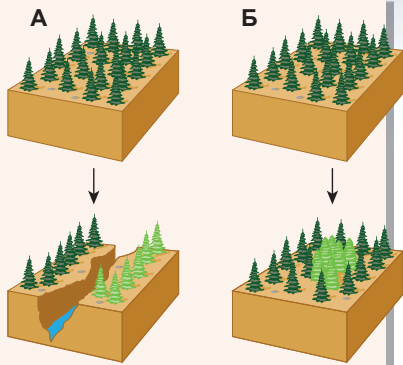


Рис. 43.3. Типи видоутворення

- А. Географічне.
- Б. Екологічне.

ареалу. Ще однією можливістю такого видоутворення є поліплоїдизація. Так, наприклад, виникли різні види картоплі та хризантем, що відрізняються кількістю хромосом у каріотипі. Час від часу нові види виникають унаслідок успішного схрещування предкових видів. Слива домашня виникла як результат перехресного запилення терену й аличі.

Виникнення репродуктивних бар'єрів — важливий чинник видоутворення

Однак ми ще не розглянули механізми видоутворення. Синтетична теорія еволюції запевняє, що коли вихідну популяцію поділити на дві, піддати їх різним умовам природного добору та дрейфу генів, то із плином часу вони накопичать достатню кількість відмінностей, аби їхні представники більше не змогли схрещуватися між собою. Таким чином, між популяціями виникне **репродуктивний бар'єр**. Виникнення ре-

продуктивних бар'єрів — основний механізм видоутворення. Під репродуктивним бар'єром розуміють будь-яку перешкоду, що стоїть на шляху утворення плідного потомства. Розглянемо основні типи таких бар'єрів (рис. 43.4).

Спершу розглянемо **презиготичні бар'єри** — причини, що запобігають заплідненню та формуванню зиготи.

Першим бар'єром є **просторова ізоляція**: особини не можуть схрещуватися, оскільки їхні місця проживання різні. Уже відомий нам приклад — риби, що мешкають у різних озерах, які не з'єднані між собою.

Наступний бар'єр — **часова ізоляція**, коли періоди розмноження організмів не збігаються. Наприклад, рослини можуть просто цвісти в різний час, що унеможливить перехресне запилення між ними.

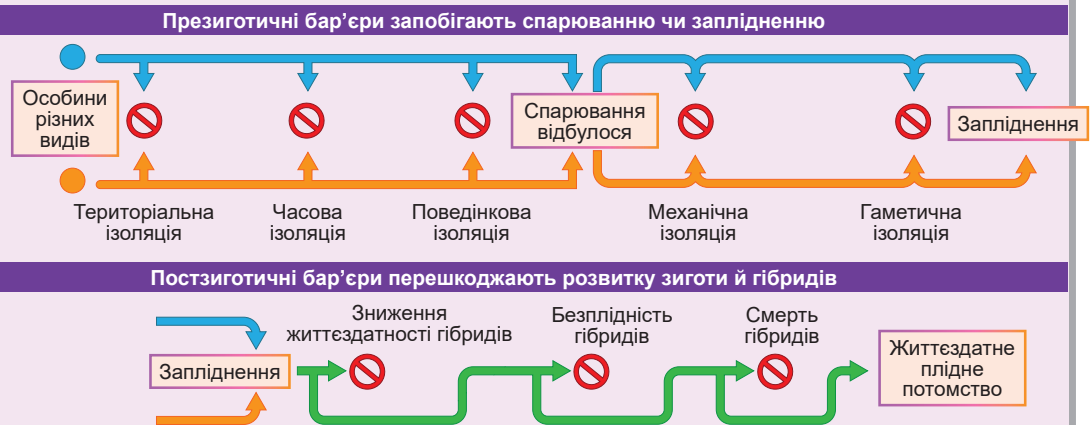


Рисунок 43.4. Дія репродуктивних бар'єрів

Дуже важливою є **поведінкова ізоляція** — відмінність шлюбних сигналів і ритуалів, у результаті чого формування пар і парування відбутися не можуть. Так, морфологічні відмінності вівчариків незначні, але їхні пісні різуче відрізняються. Самиця кожного виду реагуватиме лише на спів самця свого виду, але не на пісні інших вівчариків. Саме так і самиці цикад знаходять своїх самців. У жуків-світляків самці знаходять самиць за властивою кожному виду послідовністю сигналів світіння, що нагадують код азбуки Морзе. Однак навіть якщо особи здійснили шлюбний ритуал, успішне парування може й не відбутися.

Причиною стане **механічна ізоляція** — анатомічні особливості, що перешкоджають спарюванню партнерів. Так, у комах статеві органи вкриті кутикулою, доволі жорсткі та непластичні, тому, щоб відбулося спарювання, їхні розміри й форма мають пасувати так, як ключ до замка. Через те багато видів жуків і клопів відрізняються лише формою зовнішніх статевих органів, що перешкоджає міжвидовому схрещуванню.

Остання перешкода на шляху утворення зиготи — забезпечення злиття гамет. **Гаметична ізоляція** проявляється в тому, що гамети різних видів не здатні злитися одна з одною. Цей механізм ізоляції важливий для тварин із зовнішнім заплідненням, наприклад, для риб. Відомо, що деякі види риб викидають ікру та молочко разом, але міжвидового схрещування не відбувається, оскільки сперматозоїди і яйцеклітини різних видів несумісні: вони мають різні набори поверхневих молекул, відповідальних за впізнавання та злиття гамет.

Проте й після утворення зиготи виникають перепони на шляху міжвидового схрещування — **постзиготичні бар'єри**.

По-перше, **гібриди можуть бути нежиттєздатними**. Часто міжвидові гібриди гинуть на ранніх стадіях ембріонального розвитку, як це відбувається при схрещуванні північної та південної рас леопардових жаб Північної Америки.

По-друге, навіть життєздатні **гібриди можуть бути стерильними**. Зазвичай стерильність гібридів пов'язана з тим, що вони мають нестандартний набір хромосом, що є сумішшю з каріотипів обох батьків, тому нормальний мейоз відбутися не може. Таке спостерігається, наприклад, при схрещуванні кобили й віслюка. У кобили в диплоїдному наборі 64 хромосоми, у віслюка — 62 хромосоми. Гібрид віслюка й кобили — мул — має непарну кількість хромосом — 63, яка не може поділитися на пари під час мейозу. Інший приклад, що ми його вже розглядали раніше, — диплоїдні та тетраплоїдні сорти кавуна. При схрещуванні вони дають стерильні триплоїдні рослини.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Репродуктивний критерій біологічного виду НЕ можна застосувати до виду
А Миша домашня Б Людина розумна В Гідра прісноводна
Г Яблуня домашня Д Тиранозавр
- 2 Географічному видоутворенню відповідає такий приклад, як
А поява нового виду пшениці з удвічі більшою кількістю хромосом
Б поява різних видів в'юрків на островах від спільного материкового предка
В зміна кольору шерсті зайця для маскування взимку
Г поява мула при схрещуванні кобили та віслюка
Д відростання хвоста в ящірки після його втрати

- 3** Одна раса яблуневої мухи розмножується переважно на гліді, а інша — на яблуні. Виник тип (1) і підтип (2) репродуктивного бар'єра
- А** 1 — презиготичний, 2 — просторова ізоляція
 - Б** 1 — постзиготичний, 2 — часова ізоляція
 - В** 1 — презиготичний, 2 — поведінкова ізоляція
 - Г** 1 — постзиготичний, 2 — механічна ізоляція
 - Д** 1 — презиготичний, 2 — гаметична ізоляція
- 4** Кінь і віслук — це різні біологічні види, оскільки
- А** вони не схрещуються
 - Б** вони не дають при схрещуванні нащадків
 - В** їхні нащадки неплідні
 - Г** їхні гібриди гинуть на ранніх стадіях розвитку
 - Д** їхні гамети не здатні до злиття
- 5** За наявності репродуктивного бар'єра відбувається
- А** формування нових видів
 - Б** збільшення частоти спарювань між особинами
 - В** зменшення кількості особин цього виду
 - Г** зменшення кількості видів
 - Д** нестатеве розмноження в популяціях

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Схарактеризуйте вид їжак звичайний за наведеними у тексті параграфа критеріями.
- 7** Порівняйте географічне та екологічне видоутворення за низкою критеріїв.
- 8** Як відбуватиметься географічне видоутворення з появою не двох, а трьох або чотирьох видів від вихідного?
- 9** Для проведення штучного схрещування тварин учені можуть переносити гамети одного організму до статевих шляхів іншого. За яких умов у результаті таких експериментів можуть утворитися нові види?
- 10** Які особливості життєдіяльності повинен мати організм, щоб до нього могло бути застосовано визначення біологічного виду?
- 11** Чому для рослин не характерна поведінкова ізоляція?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 12** Які ще типи видоутворення виокремлюють біологи? Порівняй їх.
- 13** Схарактеризуй можливі причини стерильності міжвидових гібридів.
- 14** Біологові Хачатуру Шапошникову вдалося за кілька місяців отримати нові види попелиць. Як він проводив експеримент і чому можна вважати отримані форми окремими біологічними видами?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 15** Опиши інші критерії, які можуть бути використані, щоб відрізнити організм одного виду від організму іншого виду.
- 16** Які є підходи для визначення поняття «вид»? Чому сформульовано так багато визначень виду?

§ 44. Докази еволюції

Палеонтологія — наука про давню історію життя

Палеонтологія — це наука, що вивчає викопні організми, які населяли нашу планету в минулому. Основним завданням палеонтології є реконструкція зовнішності, а також особливостей поведінки, фізіології та екології вимерлих організмів.

Історія Землі налічує приблизно 4,54 млрд років. Саме тоді в результаті спресування космічного пилу, що оточував Сонце, сформувалася планета Земля. Вважають, що перші живі організми з'явилися на молодій Землі близько 3,8 млрд років тому в епоху, що має назву **архейський еон**. Протягом мільярдів років життя було представлено одноклітинними без'ядерними організмами. А перші достовірні знахідки останків багатоклітинних організмів датуються приблизно 1,2 млрд років тому та належать періоду вже наступного еону — **протерозою**¹.

Приблизно 540 млн років тому розпочалася нова епоха розвитку життя на Землі — **фанерозойський еон**, або епоха «явного» життя. Фанерозой прийнято поділяти на три ери: **палеозойську**, **мезозойську** та **кайнозойську**. У палеозойську еру виникають і розвиваються хребетні тварин, з'являються перші наземні рослини, слідом за ними на суходіл «виходять» комахи та амфібії. Кінець палеозою ознаменувався появою голонасінних рослин і рептилій, а також наймасовішим вимиранням живих організмів за всю історію Землі. У мезозої спостерігається розквіт рептилій, поява величезного різноманіття динозаврів, птерозаврів, іхтіозаврів, плезіозаврів та інших². З'являються квіткові рослини, птахи та ссавці. Наступна ера — кайнозойська — позначилася розквітом ссавців і птахів. Варто пам'ятати, що кайнозойська ера триває і ми в ній живемо. Зміну епох і періодів можна представити у вигляді **геохронологічної шкали** (табл. 44.1).

Таблиця 44.1. *Геохронологічна шкала та основні етапи розвитку життя на Землі*

Еон	Ера	Часові межі (років тому)	Основні події
Фанерозой	Кайнозой	66 млн — наш час	Розвиток ссавців і птахів, виникнення людей
	Мезозой	252–66 млн	Поява птахів, ссавців і квіткових рослин
	Палеозой	540–252 млн	Поява та розвиток сучасних груп тварин і рослин, вихід життя на суходіл
Протерозой		2,5 млрд — 540 млн	Поява перших багатоклітинних водоростей і тварин
Архей		4–2,5 млрд	Поява перших живих організмів, кисневого фотосинтезу та еукаріотів

1 Тут ідеться про рештки червоних водоростей, рештки багатоклітинних тварин з'являються пізніше.

2 Нагадаємо, що, всупереч поширеній думці, усі ці групи мають доволі різне походження й не належать до надряду Динозаври.

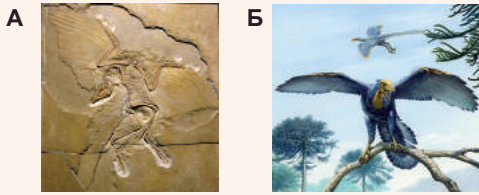


Рис. 44.1.

А. Відбиток археоптерикса.

Б. Реконструкція зовнішнього вигляду археоптерикса.

Палеонтологічні докази еволюції представлені викопними рештками

Одним із найкращих палеонтологічних доказів еволюції слугує наявність так званих **перехідних форм** — організмів, що поєднують у собі особливості будови, характерні кільком систематичним групам. Таке поєднання ознак обов'язково виникає в процесі поступового переходу від одного плану будови до іншого. Зазвичай, перехідні форми несуть у собі примітивніші особливості будови, ніж їхні нащадки, але й прогресивніші особливості,

ніж їхні предки. Чарльз Дарвін припускав наявність подібних організмів, однак на момент створення теорії природного добору перехідні форми ще не були відомі. Але вже 1863 року в Баварії було знайдено скелет археоптерикса — дрібної рептилії, що жила в юрський період (рис. 44.1). Археоптерикс поєднував у собі ознаки, властиві плазунам (зуби, типову для рептилій будову ребер і таза), але водночас мав низку ознак, характерних для птахів (пір'я, крила). Виникло припущення, що археоптерикс є перехідною ланкою від рептилій до птахів, і стало зрозуміло, що птахи пішли від якихось прогресивних рептилій, споріднених з археоптериксом¹.

Наразі відомо багато перехідних форм. При цьому подеколи перехідні форми вдається вишикувати у **філогенетичні ряди** — послідовності видів, що змінювали один одного в ході еволюції тієї чи тієї групи живих істот. У вигляді такого ряду можуть бути представлені еволюція коней, слонів, китів та інших груп. Так, вважають, що китоподібні пішли від дрібних наземних парнокопитних, які перейшли спочатку до напівводного, а потім і до повністю водного способу життя. У процесі цього переходу передні кінцівки перетворилися на ласти, задні — зменшилися, зуби стали однаковими, копита та шерсть зникли (рис. 44.2).

Між ембріонами різних груп організмів є подібності

Вивчаючи розвиток зародків різних тварин, виявили, що між ембріонами та дорослими особинами різних груп організмів є подібності. Так, у ході розвитку зародка людини на 4–6-му тижнях вагітності в ембріона в ділянці голови формуються 5 пар зябрових дуг із м'якої зародкової тканини (рис. 44.3). У подальшому розвитку зародка ці дуги формують елементи нижньої частини голови та шиї. Як вам відомо, зяброві дуги характерні для риб, у яких вони є основою зябер. Крім того, їх мають пуголовки земноводних. Дивним відкриттям стала наявність зябер в ембріонах рептилій і птахів,

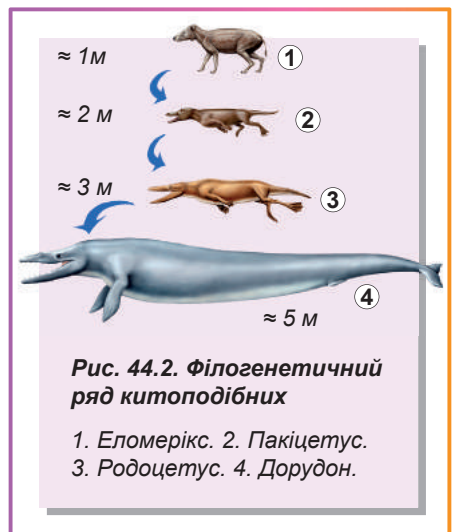


Рис. 44.2. Філогенетичний ряд китоподібних

1. Еломерікс. 2. Пакіцетус.
3. Родоцетус. 4. Дорудон.

¹ Зараз більшість учених дотримується думки, що археоптерикс був не предком сучасних птахів, а, найімовірніше, представником «сестринської» групи ящерохвостих, що вимерла, але розвивалася паралельно із сучасними віялохвостими. Однак вважають, що всі сучасні птахи є прямими нащадками динозаврів.

як і всіх ссавців. Ще одним подібним прикладом є наявність хвоста: зародок людини та безхвостих приматів на певних етапах розвитку має хвіст, який потім зникає. Багато інших прикладів дають змогу стверджувати, що це не випадковості, а правило. Подібні відкриття підтверджують послідовну еволюцію живих істот: з ускладненням будови дорослого організму риси подібності з предковими формами «ховалися» все глибше та глибше в ембріональному розвитку. Проте можна стверджувати, що всі наземні хребетні тварини пішли від водних предків із зябрами, безхвості примати — від хвостатих предків, а в ембріонів китоподібних є всі чотири кінцівки предкових парнокопитних.

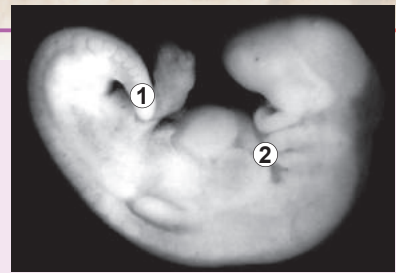


Рис. 44.3. Ембріон людини на п'ятому тижні вагітності

1. Хвіст. 2. Зяброві дуги.

У різних груп організмів у будові тіла є однакові ознаки

Жорж Кюв'є в XVIII — на початку XIX століття почав порівнювати будову організмів різних груп. І картина виявилася багато в чому подібною до ембріологічної: у різних груп організмів у будові тіла були помітні однакові ознаки. Скелети п'ятипалих кінцівок різних чотириногих хребетних подібні між собою за набором кісток і їхнім відносним розташуванням (рис. 44.4). Подібність, звісно, не повна: наприклад, у коня в кінцівках залишився один довгий палець, а решта чотири зменшилися чи зникли; у китів на передніх кінцівках з'явилися додаткові фаланги, а від задніх кінцівок залишилося кілька кісточок. Ці зміни пов'язані зі способом життя: коням треба швидко бігати твердою рівною поверхнею, а китам — швидко плавати. Таке розходження ознак, успадкованих від спільного предка, називають **дивергенцією**. Однак загальний план будови органів і частин тіла залишився тим самим, що свідчить про спільність походження цих груп організмів.

Крім того, у багатьох організмів залишилися спрощені елементи органів, властивих їхнім еволюційним предкам. Пальці коня, скелет таза та задніх кінцівок кита — яскраві приклади таких **рудиментарних органів**. У людини між тонким і товстим кишківником є сліпа кишка та її виріст — апендикс, які в інших ссавців добре розвинені та заселені бактеріями, що беруть участь у травленні рослинної їжі.

Жорж Кюв'є

Народився 1769 року у французькому місті Монбельяр. Освіту здобув у Штутгартському університеті. Жорж Кюв'є заклав основи та став творцем двох біологічних наук — порівняльної анатомії та палеонтології. За допомогою своїх порівняльно-анатомічних досліджень установлював розміри й зовнішній вигляд багатьох тварин за викопними рештками. За життя Кюв'є описав близько 150 видів викопних плазунів і ссавців. Увів термін «птеродактиль» для позначення групи вимерлих крилатих плазунів. Був противником ідеї еволюції, стверджував, що види є незмінними й виникали кілька разів після великих катастроф. Ці помилкові погляди вченого не заважали йому робити прогресивні висновки й відкриття. Дослідник називав себе звичайним натуралістом, хоча насправді він був дійсним членом Французької академії наук, кавалером ордена Почесного легіону, обіймав високі державні посади. Помер Жорж Кюв'є на 63-му році життя в Парижі. Його ім'я занесено до списку найвидатніших учених Франції, що розміщений на першому поверсі Ейфелевої вежі.



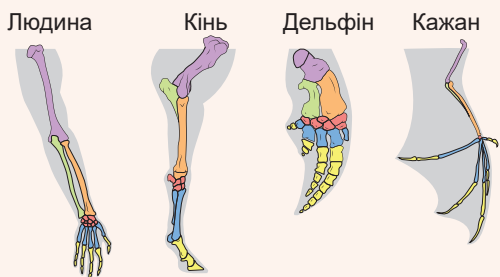


Рис. 44.4. Подібність у будові скелета п'ятипалої кінцівки хребетних тварин

Із переходом предків людини на тваринну їжу потреба в бактеріях майже відпала. Тому розмір апендикса значно зменшився, хоча цей орган і бере участь у роботі імунної системи в перші роки життя дитини¹. Подібна ситуація й із мигальною перетинкою в оці людини — рудиментом третьої повіки, і з куприковими хребцями — рудиментом хвостового відділу хребта.

Еволюція організмів пов'язана з еволюцією їхніх геномів

Процес еволюції живих організмів безпосередньо пов'язаний з еволюцією їхніх геномів. ДНК піддається різноманітним мутаціям, у результаті чого безперервно змінюється. Безумовно, 50 млн років тому спільний предок китоподібних і парнокопитних мав ген **міоглобіну** — білка м'язів, що нагадує гемоглобін і бере участь у зв'язуванні кисню в м'язах. Із часом цей звір дав початок двом лініям, які незалежно розвивалися протягом 50 млн років. Увесь цей час гени міоглобіну в парнокопитних та в китоподібних накопичували мутації незалежно. У результаті тепер кашалот і корова мають різні послідовності гена міоглобіну. Проте в цих послідовностях усе ще багато спільного, щоб можна було припустити, що обидва ці гени виникли від спільного предка.

Ми можемо виявити, що структура гена міоглобіну схожа на структуру гена іншого кисень-зв'язувального білка — гемоглобіну. Справді, ці гени мають спільне походження й беруть початок від гена **глобіну**, що був у наших далеких предків на світанку еволюції багатоклітинних тварин. У результаті дуплікації цей ген подвоївся, а його копії почали незалежну еволюцію: одна з них привела до виникнення міоглобіну, друга — гемоглобіну (рис. 44.5).

Однак якщо поглянути за межі царства тварин, то там є докази ще більш давньої еволюційної події в історії глобінів. Виявляється, у бобових рослин наявний **леггемоглобін** — кисень-зв'язувальний білок, що є в кореневих бульбочках і забарвлює їх у червоний колір. Леггемоглобін потрібний для того, щоб захищати бульбочкові бактерії від кисню, оскільки останній заважає процесу азотфіксації (докладно про цей процес ідеться в § 52). Отже, леггемоглобін також має спільне походження з міоглобіном і гемоглобіном.

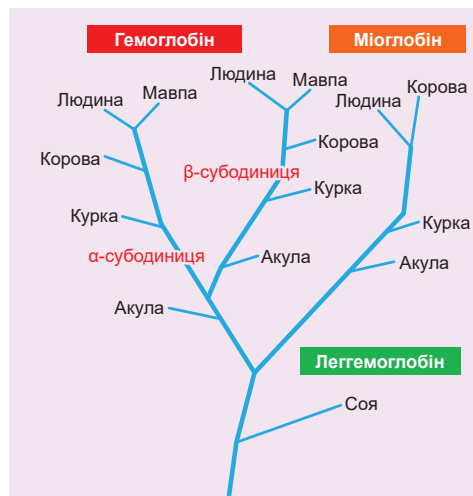


Рис. 44.5. Еволюція глобінів

¹ Саме тому віднесення апендиксу до рудиментарних органів не є повністю правильним.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Перші організми, що з'явилися на Землі, були схожі на
А людей Б рептилій В молюсків Г амеб Д бактерій
- 2 Наявність зябрових дуг в ембріональному розвитку характерне для таких організмів, як
А людина та краб Б голуб та окунь В черепаха та восьминіг
Г дощовий черв'як і крокодил Д щур і хрущ
- 3 Різна будова кисті в ссавців є результатом
А появи перехідних форм Б виникнення рудиментарного органу
В дивергенції Г подібності в ембріональному розвитку
Д дуплікації гена кисті
- 4 Відповідно до аналізу генів субодиниць гемоглобіну найновітнішого спільного предка мають
А акула і соя Б акула і курка В курка і корова
Г корова і людина Д людина і мавпа

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 5 Схарактеризуйте, як змінювалася складність організмів у ході історичного розвитку життя на Землі.
- 6 Які палеонтологічні, ембріологічні та морфологічні докази того, що китоподібні пішли від парнокопитних?
- 7 Чому при ембріональному розвитку людини в зародка не з'являються крила, як у комах, чи панцир, як у молюсків?
- 8 У людей крайні зуби в ряду називають зубами мудрості. Вони є рудиментарним органом. Поясніть, що в процесі еволюції людини призвело до втрати потреби в цих зубах?
- 9 Як на підставі будови генів можна визначити еволюційну спорідненість видів?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 10 Часто стверджують, що більшість вимерлих видів залишаються невідомими для палеонтології. Чому палеонтологія така «неефективна» наука? Які умови мають бути дотримані, щоб рештки істоти збереглися протягом тисячоліть?
- 11 Деякі організми в постембріональному розвитку повторюють риси ембріонального чи личинкового розвитку видів-предків. Які риси будови організму людини, можливо, виникли цим шляхом? Яке значення для еволюції має таке «повторення»?
- 12 Доведи, що наявність унікальної фауни в Австралії та на сусідніх островах є свідченням еволюції.

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13 Птахи та комахи мають крила абсолютно різної будови. Як наявність таких різних за будовою органів і частин тіла слугує доказом еволюції?
- 14 Чи можна спостерігати еволюцію в експериментальних умовах? Наведи приклади таких експериментів.

§ 45. Еволюція людини



Рис. 45.1. Пургаторіус

Перші примати були схожі на мишей

Еволюція приматів, що привела до виникнення сучасних людей, розпочалася наприкінці крейдового періоду, приблизно 70 млн років тому. Перші примати, такі як **пургаторіус**, були невеличкими тваринами, які за зовнішнім виглядом нагадували мишей (рис. 45.1). Однак уже тоді в них були закладені особливості будови та поведінки, що визначили подальшу еволюцію приматів.

На відміну від інших тогочасних ссавців, вони вели переважно деревний спосіб життя, поєднаний зі стрибанням із гілки на гілку. Крім того, перші примати були активніші в денний час і в пошуках їжі орієнтувалися більше на зір, ніж на нюх. Саме тому зараз примати мають гарний кольоровий зір (на відміну від більшості ссавців), добре визначають відстань між об'єктами (важливо під час стрибання з гілки на гілку), а також мають хапальну кисть — нею можна зачепитися за гілку під час приземлення. Треба також зазначити, що в раціоні ранніх приматів переважали фрукти — доволі калорійна їжа, їх треба з'їсти не так багато, щоб насититися. Отже, на харчування вони витрачали небагато часу, на відміну, скажімо, від корови, яка змушена їсти траву весь день. Вивільнений час сприяв розвитку соціальної поведінки.

Походження людиноподібних мавп пов'язане з життям на відкритій місцевості

Приблизно 25 млн років тому з'явилися перші людиноподібні мавпи — **проконсули**, що мешкали в Африці в дощових тропічних лісах (рис. 45.2). Але близько 12 млн років тому сталася глобальна зміна клімату: він став сухішим, а безкраї тропічні ліси змінилися трав'яними саванами. Частина людиноподібних мавп продовжила жити в залишках екваторіальних лісів — серед їхніх нащадків є сучасні шимпанзе та горили. А інша група людиноподібних мавп пристосувалася до життя в саванах. При цьому вони перейшли до пересування на двох ногах — такий спосіб виявився для приматів зручнішим, адже вони тепер жили на відкритій місцевості.

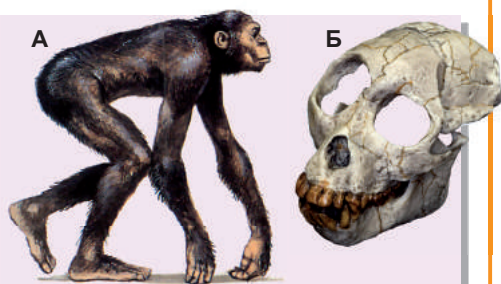


Рис. 45.2.

А. Проконсул — предок сучасних людей і людиноподібних мавп.
Б. Викопний череп проконсула.

Австралопітеки поєднували ознаки мавп і людей

Австралопітеки з'явилися в Африці приблизно 7 млн років тому. Вони були перехідною формою тому, що поєднували в собі ознаки будови людиноподібних мавп і людей (рис. 45.3). Будова їхнього черепа була більш «мавпячою», тоді як решта скелета більш прогресивна та адаптована до двоногого переміщення. Насправді перші австралопітеки не були повною мірою прямоходячими: вони

могли ходити і на двох ногах, і на чотирьох кінцівках, а також лазити по деревах. Близько 4 млн років тому виникли **грацильні австралопітеки**. Вони були вже повністю прямоходячими, але за будовою черепа та об'ємом мозку ближчими до мавп, ніж до сучасних людей. Приблизно 2,6 млн років тому грацильні австралопітеки поклали початок двом еволюційним лініям — **масивним австралопітекам** та **людям (Homo)**. Масивні австралопітеки представляли альтернативний шлях розвитку людиноподібних мавп — спеціалізацію на харчуванні грубою рослинною їжею. Для цього в них розвинулися великі щелепи та потужна жувальна мускулатура. Але їхня еволюція обірвалася, і близько 1 млн років тому масивні австралопітеки вимерли.

Перші представники роду *Homo* є нащадками австралопітеків

Перші *Homo* з'явилися в Африці 2,6 млн років тому й були нащадками грацильних австралопітеків. Першим представником роду вважається **людина вміла** (рис. 45.4, А). Вона мала більший об'єм мозку та активно виготовляла знаряддя праці. У подальшому в людей спостерігалось збільшення об'єму мозку, а також зміна форми кисті, зумовлена трудовою діяльністю. Приблизно 1,7 млн років тому виникає **людина працююча**. Знаряддя праці стають усе складнішими, людина починає використовувати вогонь, з'являються рукотворні житла. Ці вміння дають змогу людині залишити межі Африки та почати розселення Євразійським материком. Тропічну зону тим часом заселила **людина прямоходяча** (рис. 45.4, Б).

Пізні представники роду *Homo* живуть і донині

Приблизно 400 тисяч років тому люди перемістилися в зону помірного клімату. Першою була **людина гейдельберзька** (рис. 45.5, А). Це був прогресивний вид давньої людини, що знову проник до Африки та витіснив людину прямоходячу з тропічної зони. Там він дав початок сучасній **людині розумній** — *Homo sapiens*. Водночас на території Європи від гейдельберзької людини виник **неандерталець** (рис. 45.5, Б),

Рис. 45.3.
Австралопітек

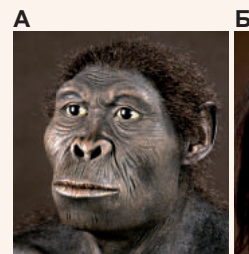


Рис. 45.4.

А. Людина вміла.
Б. Людина прямоходяча.

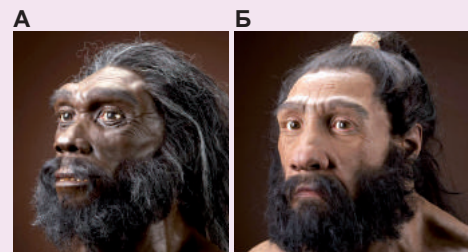


Рис. 45.5.

А. Гейдельберзька людина.
Б. Неандерталець.



Рис. 45.6. Європеоїдна раса характеризується великим фенотиповим різноманіттям

а в Азії — **денісівець**¹. Неандертальців можна вважати корінним населенням Європи, оскільки саме в ній вони з'явилися. Об'єм мозку неандертальця такий самий, як об'єм мозку сучасної людини. У неандертальців також виражені надбрівні дуги та наявна міцна статура. Однак людина розумна поширилася з Африки та витіснила всіх інших людей, заселивши пізніше всю планету. Як з'ясувалося завдяки розшифруванню геномів, людина розумна не лише витіснила неандертальців² і денісівців, а й змішувалася з ними.

Так, дані генетичного аналізу сучасних людей показують, що в європейців та азіатів є приблизно 2,5 % неандертальських генів, а в населення островів Тихого океану є домішка денісівських генів. Тому сучасні люди несуть у собі частину генів інших вимерлих представників роду *Homo*.

Також серед давніх людей знаходять деякі тупикові гілки: види, на яких еволюція обірвалася. Найцікавіша з-поміж таких гілок — **людина флореська**. Ці люди жили на острові Флорес в Індонезії приблизно 18 тисяч років тому, тобто одночасно із сучасною Людиною розумною. Їхній зріст становив 1 м, а розмір мозку 400 г — менше, ніж у шимпанзе. Проте ці люди могли виготовляти кам'яні знаряддя праці. Вважають, що предки флореських людей (найімовірніше, люди прямоходячі) потрапили на острів Флорес близько 1 млн років тому. Відтоді історія флореських людей — історія регресу та деградації. Вражає, що, незважаючи на зменшення розміру мозку та явний регрес інтелектуальних здібностей, вони змогли зберегти частину культури, а також техніку виготовлення знарядь праці.

Раси сучасної людини належать до одного виду — Людини розумної

Сучасна людина є не тільки найчисленнішим видом людей, що колись існував, а й найрізноманітнішим. Історично склалося так, що групи людей, які мешкали в певних географічних регіонах і зазнавали ізоляції впродовж десятків тисяч років, сформували **раси** — групи популяцій, особини яких характеризуються подібністю спадкових ознак, що виявляються ззовні у фенотипі. Наразі вчені виокремлюють від трьох до семи основних рас.

1 Багато сучасних дослідників розглядають гейдельберзьку людину, неандертальця, денісівця та сучасну людину як підвиди *Homo sapiens*.

2 Є вагомі підстави вважати, що у вимиранні неандертальців значну роль відіграли вулканічні виверження: практично синхронні виверження в Апеннінах та на Кавказі спричинили в Європі вулканічну зиму. До того моменту, коли сучасні люди прийшли до Європи, неандертальців уже майже не було.

Європеїдна раса. Характеризується витягненим обличчям із носом, що виступає вперед. Колір шкіри варіюється від білого до чорного. Біла шкіра дає змогу краще поглинати ультрафіолетове випромінювання, необхідне для синтезу вітаміну D за умов поганої освітленості. Волосся зазвичай пряме, розріз очей широкий, губи тонкі. Колір волосся та очей різняться дуже сильно (рис. 45.6). Вихідний ареал: Європа, Передня та Мала Азія, Північна Африка, півострів Індостан.

Американоїдна раса. Представлена корінним населенням Америки, що дісталася туди через Берингову протоку з Євразії. Характерні риси: високе велике обличчя із широкою нижньою щелепою; доволі широкий розріз очей; сплюсненість обличчя помітно менша, ніж у монголоїдів, але більша, ніж в інших рас; ріст бороди та вусів слабкий (рис. 45.7, А). Часто об'єднується із власне монголоїдною расою до азійсько-американської.

Монголоїдна раса. Для представників монголоїдної раси характерні широке плоске обличчя з вилицями, що видаються, вузький розріз очей (рис. 45.7, Б). Волосся темне, пряме, жорстке, у чоловіків ріст волосся на обличчі та тілі незначний. Центр походження — Азія.

Негроїдна раса. Єдина серед рас, що не зазнала на собі генетичного впливу неандертальців. Серед усіх інших рас має найбільше генетичне різноманіття — становить приблизно 90 % генетичного різноманіття сучасного людства. Характерні темна шкіра, сильно кучеряве волосся, дуже широкий ніс, товсті губи (рис. 45.8, А). Центр походження — Африка.

Австралоїдна раса. Представлена корінним населенням Австралії. Характерні масивний череп із вираженими надбрівними дугами, великими щелепами та великими зубами, темна шкіра, широкий ніс, а також сильний ріст бороди та вусів (рис. 45.8, Б).

А



Б



Рис. 45.7. Представники американоїдної (А) та монголоїдної (Б) рас

А



Б

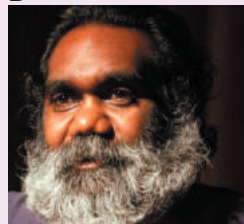


Рис. 45.8. Представниця негроїдної (А) та представник австралоїдної (Б) рас

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

1

Виникнення розвиненого кольорового зору в приматів пов'язане з

А життям на деревах

Б потребою стрибати з гілки на гілку

В нічним способом життя

Г пошуком їжі візуально

Д активною соціальною поведінкою

2

Такі ознаки, як темна шкіра, широкі очі, вузький ніс і пряме волосся, характеризують расу

А європеїдну Б монголоїдну В негроїдну Г австралоїдну Д індійську

- 3** Правильна послідовність предків людини, починаючи з найдавнішого:
А пургаторіус, неандерталець, гейдельберзька людина
Б людина вміла, людина прямоходяча, проконсул
В грацильний австралопітек, проконсул, людина прямоходяча
Г проконсул, людина вміла, австралопітек
Д людина працююча, денісівець, людина розумна
- 4** Перехід від людиноподібних мавп до роду Люди стався в результаті
А переходу до прямоходіння
Б зменшення площі тропічних лісів
В формування вміння виготовляти знаряддя праці
Г переселення австралопітеків до Євразії
Д схрещування між видами
- 5** Основним предком європеоїдної раси з-поміж представників роду Люди є
А австралопітек
Б людина прямоходяча
В людина розумна
Г денісівець
Д неандерталець

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Якими особливостями своєї анатомії та фізіології людина завдячує першим приматам?
- 7** Які предки сучасної людини жили на території Європи? Скільки разів люди «заселяли» Європу?
- 8** Як в ході еволюції людини змінювалися будова тіла та соціальна поведінка?
- 9** Схарактеризуйте основні причини формування різних рас людини.
- 10** Чому в умовах клімату Африки в представників негроїдної раси сформувався кучеряве волосся?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Чому перехід до прямоходіння в умовах збільшення площі саван сприяв виживанню австралопітеків?
- 12** Порівняй різні гіпотези виникнення прямоходіння в предків людини. Чи можливе поєднання цих гіпотез?
- 13** Різні антропологи виокремлюють різну кількість людських рас. Яка причина такої неоднозначності? Чи має сенс поняття раси в сучасному світі?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 14** Опиши шляхи розселення людини розумної світом. Коли та які регіони було заселено?
- 15** Як змінилася будова скелета людиноподібних мавп у результаті переходу до прямоходіння?
- 16** Схарактеризуй відоме на сьогодні еволюційне дерево людини. Чому на ньому так багато тупикових гілок?

§ 46. Походження життя

Креаціонізм — уявлення про божественне творіння життя

Так склалося, що протягом століть найпоширенішою версією виникнення життя на Землі був певний акт творіння, здійснений вищою надприродною силою. І хоча механізми творіння та характеристики вищих сил різняться в релігіях і міфологіях, усі ці вчення пояснюють виникнення життя діяльністю якоїсь потойбічної сили. Такий погляд називають **креаціонізмом**¹. Креаціоністські погляди є ненауковими, оскільки не можуть бути підтверджені або спростовані фактами чи експериментами. У них можна лише вірити або не вірити.

Наукові уявлення про походження життя на Землі почали формуватися ще в античну добу

Проблема походження життя була усвідомлена вченими доволі пізно. З античних часів до середини XIX століття в наукових колах приймалася гіпотеза постійного самозародження життя з неживої речовини. **Аристотель** вважав, що миші виникають із брудної білизни, а мухи — з гнилого м'яса. Механізм такого явища не був відомим, але ніхто не намагався заперечувати, що самозародження життя відбувається безперервно. Одним із ключових завдань середньовічної алхімії (поряд із пошуком філософського каменя) було створення гомункулуса — істоти, подібної до людини, яку можна отримати шляхом змішування якихось хімічних інгредієнтів. Однак у вченні про самозародження існувало багато супротивників. Один із них — відомий італійський лікар **Франческо Реді** — ще в середині XVII століття продемонстрував, що личинки мух не розвиваються з гнилого м'яса, а формуються з яєць, відкладених іншими мухами. Він помістив шматок м'яса у посудину, прикриту тонкою тканиною (аби перекрити до неї доступ мухам), і в ній не «самозародилися» личинки мух — опариші (рис. 46.1, А). Проте теорія самозародження



Рис. 46.1. Докази супротивників теорії самозародження

А. Дослід Франческо Реді. **Б.** Дослід Луї Пастера. Якщо прокип'ятити бульйон у колбі із «лебединою шиєю», то він не прокисне. Колба залишається відкритою — горло не заважає «життєвій силі» проникнути всередину, проте всі бактерії осідають у коліні S-подібної трубки. Якщо відламати горло, ніщо більше не перешкоджає бактеріям проникати всередину, і бульйон скисає.

¹ Від латинського *creatio* — творю.



Рис. 46.2. Пейзаж ранньої Землі часів метеоритних бомбардувань

вистояла — було відкрито мікроорганізми, які, як вважалося, достатньо прості, щоб виникнути з неживої матерії. На початку XIX століття завдяки працям німецького хіміка **Карла фон Рейхенбаха** ідея самозародження трансформувалася у **віталізм** — учення про «життєву силу», що ширяє Всесвітом і в процесі взаємодії з неживою речовиною перетворює її на живу¹. Як ми пам'ятаємо, Жан Батист Ламарк у своїй теорії еволюції дотримувався ідеї віталізму та використовував постулат про безперервне зародження найпростіших організмів. Остаточного удару теорії віталізму завдав 1862 року французький мікробіолог **Луї Пастер**. Завдяки дослідом із бульйоном у колбах із «лебединими шиями» було наочно доведено, що й мікроорганізми розвиваються з інших мікроорганізмів (рис. 46.1, Б). Так було остаточно доведено постулат «Усе живе розвивається із живого».

Саме через описані події питання про виникнення життя на Землі постало знову. Треба визнати, що воно було дуже проблемним для науки, оскільки відтепер походження життя розглядалося як поодинокі подія, а наука звикла працювати із подіями, які повторюються та відтворюються². Лише у XX столітті наука почала працювати з поодинокими подіями. Відтоді й біологічна наука стала висувати припущення про можливі механізми походження життя. Піонерами цього напрямку були біохімік **Олександр Опарін** і генетик **Джон Холдейн**. Проте перш ніж переходити до розгляду можливих механізмів виникнення життя, ознайомимось з умовами існування доісторичної Землі.

Кліматичні умови давньої Землі були не схожі на сучасні

Згідно із сучасними уявленнями Земля сформувалася 4,54 млрд років тому з газопилової хмари, що оточувала Сонце. У ході формування Землі більш важкі елементи (Ферум і Нікол) занурювались углиб рідкої мантії, формуючи ядро, а легкі (Карбон і Силіцій) спливали, утворюючи кору. Через активну вулканічну діяльність відбувалася дегазація порід: в атмосферу виділялися вода, метан, амоніак, сірководень і вуглекислий газ. Величезна кількість твердих частинок в атмосфері та значні різниці температур між ділянками зумовлювали потужні шторми й грози,

1 Сам Карл фон Рейхенбах називав цю гіпотетичну силу силою Одина на честь головного бога германоскандинавської міфології.

2 Видатний генетик Микола Тимофеев-Ресовський беззгідставно виносив питання про походження життя за межі науки. Коли його запитували про це, він зазвичай відповідав: «Я був тоді дуже маленьким і тому нічого не пам'ятаю. Запитайте-но ліпше в академіка Опаріна».

під час яких на поверхню молодій Землі випадали кислотні дощі. Також упродовж багатьох мільйонів років Земля піддавалася інтенсивним метеоритним бомбардуванням (рис. 46.2). Її поверхня була поцяткована кратерами й більше нагадувала поверхню Місяця. Саме в таких суворих умовах відбувалися хімічні процеси, що привели до виникнення життя.

Абіогенез — сучасна спроба пояснення походження життя

Перші теорії, що намагалися науково пояснити процес виникнення життя на Землі, зводилися до доведення можливості синтезу найпростіших біологічних молекул (амінокислот, вуглеводів і нуклеотидів) із неорганічних речовин за умов молодій Землі. Такі теорії отримали назву **теорій абіогенезу**. Першою з них була **теорія Опаріна-Холдейна**. 1924 року Олександр Опарін припустив існування на давній Землі **первинного бульйону** — коктейлю з найпростіших органічних речовин, сформованих із неорганічних під впливом грозових розрядів та ультрафіолетового випромінювання. Згідно з цією теорією такі сполуки з плином часу накопичувалися в первинній гідросфері, вступали в хімічну взаємодію одна з одною, що й зумовило формування спочатку більш складних молекул — полімерів, а потім і живих організмів. Подібний процес ще називають **пребіотичним синтезом**, тобто утворенням біологічних молекул до утворення живих організмів. 1953 року студент Чиказького університету **Стенлі Міллер** під керівництвом професора **Гарольда Юрі** зібрав установку (рис. 46.3), що імітувала умови ранньої Землі, і показав, що в ній можливе утворення амінокислот і цукрів із найпростіших неорганічних сполук.

Із часів Опаріна теорія абіогенезу зазнала значних змін. Тепер вважається, що пребіотичний синтез на ранній Землі був пов'язаний, найімовірніше, не з поверхневими водоймами¹, а з океанічними глибинами, де він відбувався за умов, близьких до умов сучасних підводних джерел — «чорних курців» (про них ішлося в § 19).

Німецький учений **Гюнтер Вахтерсхаузер**, автор теорії залізо-сірчаного метаболізму, припустив, що в подібних гідротермальних джерелах, що існували мільярди років тому на дні океану, могло відбуватися не лише утворення перших білків і нуклеїнових кислот, але і їхнє упорядкування в складні структури, що були попередниками перших клітин.

Сьогодні вчені продовжують вивчати питання походження життя, пропонують нові моделі та механізми. Однак центр інтересу змістився з питання про синтез перших біомолекул до питань їх упорядкування в «протоклітини» та виникнення метаболізму.

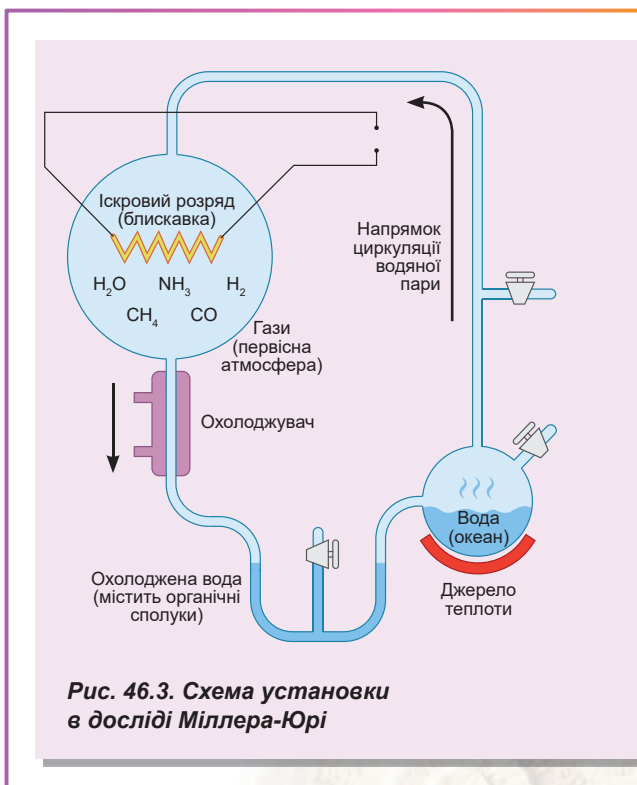


Рис. 46.3. Схема установки в досліді Міллера-Юрі

¹ Опарін називав їх дарвінівськими калюжами.



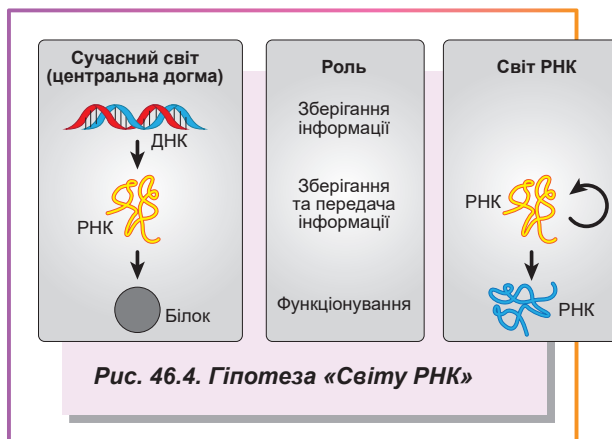
Волтер Гілберт

Народився 1932 року в Бостоні (США). Освіту здобув у Гарвардському і Кембриджському університетах. Розробив метод секвенування ДНК, за що 1980 року був нагороджений Нобелівською премією з хімії. Сформулював гіпотезу «світу РНК» щодо можливого сценарію походження життя, коли першою виникає спадковість у вигляді молекул РНК, які здатні до само-реплікації. У 2016 році підписав лист нобелівських лауреатів до урядів усіх держав і ООН із закликом припинити боротьбу з генно-модифікованими організмами. Після закінчення роботи в Гарвардському університеті 2001 року розпочав і продовжує мистецьку кар'єру в цифровій фотографії.

Світ РНК — гіпотеза, що вважає РНК відповіддю на питання про виникнення життя

Питання щодо походження життя безпосередньо пов'язане з питанням щодо походження перших клітин.

Як ви пам'ятаєте, центральна догма молекулярної біології встановлює взаємний зв'язок між ДНК, РНК і білком. Ця система доволі складна: ДНК реплікує сама себе за допомогою білків, також за допомогою білків утворює РНК. РНК за допомогою білків та інших РНК забезпечує біосинтез білка. Нам тепер відомо, що інколи РНК може слугувати матрицею для синтезу інших молекул РНК чи навіть ДНК, але всі ці процеси також здійснюються за безпосередньою участю білків. Тому важко припустити, що в цій схемі виникло раніше: ДНК і РНК можуть самовідтворюватися та функціонувати лише за наявності білків, а білки не можуть утворюватися без нуклеїнових кислот. Складається враження, що така схема мала виникнути відразу, цілком, з усіма компонентами: ДНК, РНК і білками. Такі системи називають **неспрощувано складними** — у системи не може бути простішого здатного працювати попередника. Подібна ситуація значно змінилася після відкриття американськими вченими **Томасом Чеком** та **Сідні Альтманом** каталітичних молекул РНК — **рибозимів**. Виявилось, що РНК може бути не тільки носієм генетичної інформації, а й — завдяки хімічному каталізу — її реалізатором. Припускається, що рибозими, які існували на давній Землі, могли забезпечувати власну реплікацію без допомоги білків. Такі рибозими могли конкурувати між собою за нуклеотиди, тобто вони брали участь у природному доборі. Із часом відбулося розділення функцій: зберігання генетичної інформації дісталось ДНК, а каталіз — білку. Ця гіпотеза носить назву «світу РНК» (рис. 46.4) і вперше її запропонував американський мікробіолог **Карл Воуз** у 1968 році, а остаточно сформулював американський фізик **Волтер Гілберт** у 1986 році¹.



¹ Зараз постало питання про походження світу РНК. Уважають, що йому передувало світ специфічних вуглеводнів, які могли слугувати каркасом для синтезу перших молекул РНК.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1** Остаточо довести, що живі істоти виникають тільки з живих істот, удалося
A Аристотелю **Б** Франческо Реді **В** Жану Батисту Ламарку
Г Луї Пастеру **Д** Стенлі Міллеру
- 2** Виникнення життя на Землі згідно з теорією Опаріна–Холдейна почалося з
A перших організмів **Б** утворення УФ-проміння та грозових розрядів
В синтезу полімерів **Г** утворення органічних речовин із неорганічних
Д формування Землі
- 3** Міллер та Юрі використовували такий метод біологічних досліджень, як
A експериментальний **Б** моделювання **В** спостереження
Г порівняння **Д** моніторинг
- 4** РНК стала єднальною ланкою між ДНК і білками, бо вона може
A нести спадкову інформацію **Б** каталізувати біохімічні реакції
В нести спадкову інформацію та каталізувати біохімічні реакції
Г перетворюватися на ДНК **Д** реплікуватися
- 5** У теорії Опаріна–Холдейна «життєвою силою» Рейхенбаха можна назвати
A УФ-випромінювання та блискавки **Б** білки **В** РНК
Г неорганічні речовини **Д** первинний бульйон

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

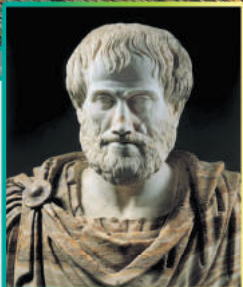
- 6** Чому відкриття одноклітинних організмів зробило спростування самозародження, отримане Франческо Реді, недостовірним?
- 7** Схарактеризуйте склад, вигляд і запах первинної атмосфери Землі.
- 8** У чому суть пребіотичного синтезу? Чи можливо здійснити його в наш час у лабораторії?
- 9** Як проявляється природний добір на рівні рибозимів, що самореплікуються?
- 10** Що виникло раніше — ДНК, РНК чи білок і чому?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Які функції в обміні речовин сучасних організмів виконують рибозими? Чому в ході еволюції не всі вони були замінені білками?
- 12** Чим зумовлено те, що життя виникло у водному середовищі, а не на поверхні суходолу чи в атмосфері?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Що таке є в «чорних курців», що вони стали чудовим місцем для виникнення життя?
- 14** Чому життя не залишилося у світі РНК, а перейшло до ДНК-білкової форми?
- 15** Теорія панспермії є альтернативною версією виникнення життя на Землі. Які аргументи цієї теорії й чого вона не може пояснити? Чи можна вважати її науковою?



*By “life”, we mean a thing that can
nourish itself and grow and decay.*

Aristotle





Carl Linnaeus

РОЗДІЛ 7

Біорізноманіття

§ 47. Біологічна систематика

Біологічні види об'єднують у таксономічні одиниці

Еволюційні процеси, розглянуті нами в попередніх параграфах, створили величезне різноманіття живих організмів, що населяють Землю. Учені неодноразово здійснювали спроби систематизувати живі організми, виділяючи ті чи ті види, а потім об'єднуючи останні в більші **таксоми** — систематичні одиниці. Для зручності опису було розроблено ієрархію таксономічних одиниць. Історично склалося дві ієрархічні системи — ботанічна та зоологічна, які розвивалися паралельно. Річ у тім, що розроблення цих систем почалося, коли ботаніка й зоологія були окремими незалежними дисциплінами, до того, як біологія стала цілісною наукою. У таблиці 47.1 показано порівняння ієрархії таксонів у ботаніці та зоології на прикладі Соняшника однорічного й Вусача соняшникового (рис. 47.1).

Таблиця 47.1. Порівняння ієрархії таксономічних одиниць рослин і тварин

Царство	Рослини	Царство	Тварини
Відділ	Покритонасінні (Квіткові)	Тип	Членистоногі
Клас	Дводольні	Клас	Комахи
Порядок	Айстроцвіті	Ряд	Твердокрилі (Жуки)
Родина	Айстрові	Родина	Вусачі
Рід	Соняшник	Рід	Стеблові вусачі
Вид	Соняшник однорічний	Вид	Вусач соняшниковий

Спочатку все різноманіття біологічних організмів поділяли на два царства — Рослини й Тварини, пізніше до них додали царство Гриби. Відкриття Левенгуком мікроорганізмів значно розширило відоме вченим різноманіття організмів, однак перші дослідники намагалися не порушувати усталеної класифікації та відносили нововідкриті організми до одного з уже наявних царств на підставі їхньої рухливості й здатності до фотосинтезу. Подальший розвиток мікроскопії дав змогу виявити значні відмінності в клітинній будові мікроорганізмів, а головне — поділити все біорізноманіття на дві групи — прокаріотів та еукаріотів — на підставі важливої ознаки: наявності чи відсутності клітинного ядра. Але перш ніж перейти до опису сучасного погляду на біорізноманіття, звернемо увагу на одне дуже важливе, і тому нечасто порушуване, питання.

Штучна класифікація систематизує організми за довільно взятими ознаками

А яка мета систематики? Систематизувати організми можна для різних цілей, а отже, з використанням різних критеріїв. Ми можемо поділяти організми на істинні та неістинні, а також на такі, які з'їсти можна, але не повністю, або на такі, які можна з'їсти,

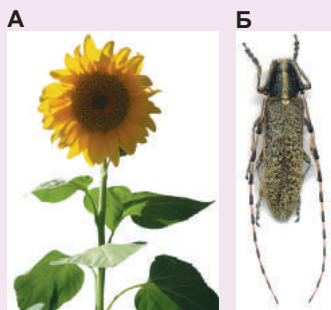


Рис. 47.1.

А. Соняшник однорічний.

Б. Вусач соняшниковий.

але для цього потрібне спеціальне оброблення. Критеріїв для систематики чимало, а отже, класифікацій безліч. Такі класифікації, побудовані на довільно взятих ознаках, є **штучними**. То яка ж мета класифікації, яку створюють для своєї роботи біологи-систематики?

Уявімо собі українського біолога, що вперше потрапив до Бразилії, на живому світі якої він знається не дуже добре¹. Знайшовши якусь комаху, він хоче дізнатися про спосіб її життя. Він може просто знайти опис цієї комахи, зроблений попередніми дослідниками, але для цього йому потрібно **визначити**, до якого біологічного виду вона належить. Пошук комахи «за картинками» не підійде — бо надто вже різноманітні представники цього класу. Тому він має скористатися спеціальним посібником — **визначником**, який містить ефективний алгоритм визначення видів на підставі подвійних суджень — **дихотомічного принципу**².

Працює цей принцип надзвичайно просто: спочатку дається якесь твердження про особливості виду — **теза**. Це твердження може стосуватися як зовнішнього вигляду організму (кількість щетинок на другому сегменті лапки в комахи чи форма пиляків у рослини), так і його біохімічних і фізіологічних властивостей (забарвлення плодового тіла гриба тим чи тим барвником, здатність бактерії рости на середовищі з певним хімічним складом). Якщо ознаки організму відповідають поданій тезі, то дослідник погоджується з нею й переходить до наступної тези. Проте якщо опис не відповідає тезі, дослідник змушений перейти до протиставленої їй **антитези**. Антитеза зазвичай не є протилежною тезі. Це просто інший опис, який запускає новий ланцюжок тез та антитез³. На рис. 47.2 представлено принцип роботи такого визначника.

Подібний алгоритм утворює дихотомічну схему, що також є класифікацією. Метою такої класифікації була побудова алгоритму для визначення того чи того виду живих організмів. Вона дуже зручна, і її можна застосовувати на різних рівнях організації живої матерії. Ви без труднощів знайдете дихотомічну схему у визначнику птахів Казахстану, визначнику твердокрилих Південної Америки, визначнику ґрунтових грибів, а також у канонічному, неодноразово перевиданому визначнику бактерій Берджі.

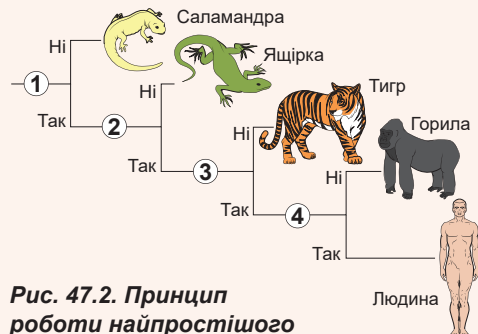


Рис. 47.2. Принцип роботи найпростішого визначника

1. Суха шкіра?
2. Наявність волосся?
3. Протиставлений великий палець?
4. Прямоходіння?

1 Не дивно! За підрахунками вчених, там мешкає 25 % біорізноманіття всієї планети.

2 Від грецької *dicho* — надвоє та *tomos* — поділ, тобто на кожному етапі є два варіанти.

3 Неодноразово виникає ситуація, коли на одному з етапів визначення виявляється, що опис організму не відповідає твердженню ані в тезі, ані в антитезі. На це є три причини. Найпоширеніша — у ході визначення допущено помилку, а отже, необхідно повернутися до попередніх етапів визначення та розпочати наново. Друга — визначник, що у вас є, недостатньо докладний і описуваного виду в ньому немає. І, нарешті, найрідкісніша й найнеймовірніша причина — ви відкрили новий вид!



Карл Лінней

Народився 1707 року на півдні Швеції в селі Росхульт. Освіту здобув в Уппсальському університеті. Відомий у світі передусім як «батько систематики». Лінней запропонував штучну класифікацію природи, яка, на його думку, складалася з трьох царств: мінералів, рослин і тварин. Основна наукова праця Ліннея — «Система природи» — лягла в основу сучасної біологічної систематики. Запропоновану ним форму найменування видів за допомогою двох слів — родової назви й видового епітета — використовують до сьогодні. Дослідник увів у наукову мову близько тисячі термінів для опису будови організмів. Ще одним досягненням Ліннея було те, що людину він відніс до царства Тварини, чого раніше ніхто не робив. Карл Лінней за життя здобув всесвітню славу й визнання. За це король Швеції подарував Ліннею титул дворянина, що було надзвичайною подією. До кінця життя дослідник працював в Уппсальському університеті. Помер 1778 року і похований в Уппсальському кафедральному соборі як почесний громадянин міста.

У цього способу класифікації є дві важливі властивості: по-перше, як уже було зазначено, подібний алгоритм утворює дихотомічну схему, розгалужене **дерево**; по-друге, очевидно, що два організми, які перебувають на сусідніх гілках цього дерева, мають **більше спільних ознак**, ніж організми, віддалені один від одного на схемі. Можна припустити, що організми, які характеризуються більшою кількістю спільних ознак, є **більш спорідненими між собою**. Таким чином, можна зробити сміливе припущення, що подібна схема зображує еволюційні зв'язки між організмами. Проте це припущення часто виявляється помилковим.

На це теж є низка причин. По-перше, під час складання визначника використовуються лише деякі, найзручніші ознаки організму. Жоден дослідник не використовуватиме аналіз амінокислотної послідовності якогось ферменту чи аналіз структури кристалика для того, щоб відрізнити двокрапкове сонечко від семикрапкового (рис. 47.3). По-друге, у визначниках геть не враховується еволюційна сталість ознак. Деякі ознаки мало змінюються в процесі еволюції, тому наявність такої ознаки в певній групі організмів може свідчити про їхнє спільне походження. Інші ознаки менш сталі й можуть виникати та зникати в процесі еволюції багато разів. Так, дуже зручна для визначення ознака — колір крил комахи чи колір пелюсток квітки — неодноразово змінюється в ході еволюції тієї чи тієї групи. Водночас набір кісток черепа більш сталий і менш мінливий, тому не дуже зручний для аналізу. Найконсервативнішими ознаками зазвичай є послідовності білків і РНК, які не враховують під час складання подібних визначників. І нарешті, до певної класифікації потрапляють лише сучасні види, що становлять лише тонкий зріз неосяжного різноманіття форм життя.

Філогенетичні дерева демонструють еволюційні зв'язки між видами

А



Б



Рис. 47.3. Різні види сонечок

А. Сонечко двокрапкове.

Б. Сонечко семикрапкове.

Філогенетичні дерева демонструють еволюційні зв'язки між видами

Однак ідея побудови такої природної класифікації, яка відображала б еволюційні зв'язки між організмами, видається неймовірно привабливою, оскільки така схема була б надзвичайно

корисною для дослідника. Аналізуючи подібні дерева, можна виявити механізми еволюційних перетворень, що керують розвитком життя на Землі. Дерево, що демонструє еволюційні зв'язки між організмами, називають **філогенетичним**. Основне завдання сучасної біологічної систематики та таксономії — **побудова філогенетичних дерев**. Чи можливо побудувати філогенетичне дерево? Практично — ні.

Причина та сама: ми не маємо повної інформації про різноманіття живих організмів, що будь-коли жили на Землі. Те, що дає нам палеонтологічний літопис, — лише мала крапля в океані різноманіття, який породжує еволюція. Та й уявлення про доісторичних тварин, які ми маємо, украй фрагментарні. Так, більшість ссавців мезозойської ери (різноманіття яких було аж ніяк не меншим, ніж різноманіття динозаврів) відомі нам за зубами та фрагментами щелеп. Установити однозначні еволюційні зв'язки між ними та сучасними тваринами абсолютно неможливо, оскільки значну частину інформації про них утрачено, а також не відомі практично всі проміжні форми.

Ще одна причина, більш фундаментальна, полягає в тому, що представлення еволюції у вигляді дерева для багатьох груп організмів (прокаріотів і, можливо, деяких найпростіших) у принципі неможливе.

У більшості організмів спадкова інформація передається вертикально, тобто від батьків до дітей, від дітей до онуків і так далі. У прокаріотів і найпростіших можлива горизонтальна передача спадкової інформації, коли організми, що не є нащадками, отримують спадкову інформацію від цього організму. У підсумку нові ознаки набуватимуться не лише в результаті мутацій та їх успадкування, а й у результаті комбінування ознак різних неспоріднених організмів. У такому разі еволюційне дерево перетвориться на еволюційну мережу (рис. 47.4). Утім біологи намагаються побудувати дерево, максимально близьке до філогенетичного. Як їм це вдається, ви дізнаєтеся вже в наступному параграфі.

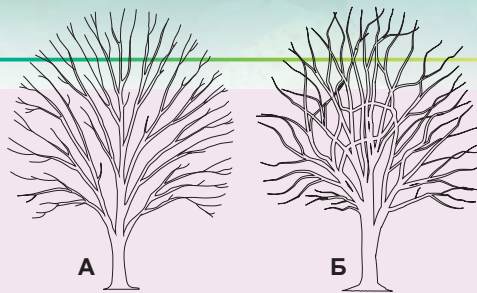


Рис. 47.4. Схематичні філогенетичні дерева

А. Дерево із вертикальним перенесенням генів. **Б.** Дерево із вертикальним та горизонтальним перенесенням генів.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Назви таксонів одного рівня, за якими рослини й тварини різняться між собою, — це

А царство — клас	Б клас — порядок	В порядок — тип
Г порядок — ряд	Д рід — вид	
- 2 До поділу організмів на ядерні та без'ядерні привело

А відкриття мікроорганізмів	Б накопичення знань із генетики
В удосконалення мікроскопа	Г створення клітинної теорії
Д експерименти Пастера, пов'язані із самозародженням	

- 3** В одному з визначників жуків є вираз «лапки зі шкірястими пластинками». Це приклад
- A** тези **Б** таксону **В** дихотомічного принципу
Г фізіологічної ознаки організму **Д** подвійного судження

- 4** Усі організми, які літають, можуть бути об'єднані в один таксон, тому можна стверджувати, що
- A** вони споріднені між собою **Б** у них між собою багато спільних ознак
В вони походять один від одного
Г вони утворюють єдину гілку філогенетичного дерева
Д усі вони є різними популяціями одного виду

- 5** Філогенетичне дерево демонструє
- A** те, наскільки види схожі ззовні
Б те, наскільки види подібні за хімічним складом
В те, від яких видів пішли інші види
Г послідовність предкових видів цього виду
Д штучну класифікацію живих організмів

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** У чому відмінність дихотомічної класифікації від філогенетичного дерева?
- 7** Навіщо біологи класифікують різні організми?
- 8** Яку з ознак — колір крил комах чи будову черепа — доцільніше використати для побудови філогенетичного дерева?
- 9** Чому більшість вимерлих організмів не вдається включити до філогенетичних дерев?
- 10** Як наявність горизонтального перенесення генів ускладнює побудову філогенетичного дерева?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Які таксономічні одиниці є найбільшими, а які — найдрібнішими? Чому їх укрупнення чи відповідно подрібнення неможливе?
- 12** У чому відмінність між кладограмою та філогенетичним деревом?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** У які способи може здійснюватися горизонтальне перенесення генів? Чи можливе воно між багатоклітинними еукаріотами?
- 14** Які труднощі виникають перед сучасною систематикою вірусів?

Проект для дружньої компанії

- 15** Складання дихотомічних схем класифікації.
- 1) Спробуйте скласти дихотомічну схему класифікації для різних об'єктів: хребетних організмів, родичів, організмів, які мешкають у школі, марок автомобілів, комп'ютерних ігор тощо.
 - 2) Представте отриману схему однокласникам і запропонуйте їм прокласифікувати за нею якийсь об'єкт.
 - 3) У чому виявилися недоліки вашої схеми? Що потрібно зробити, щоб покращити її?

§ 48. Основні групи живих організмів

Усі організми належать до трьох доменів живого

За будовою клітин живі організми можна поділити на **прокаріотів**, що не мають клітинного ядра, та **еукаріотів**, або ядерні організми. Еукаріотична клітина влаштована значно складніше за прокаріотичну, тому вважається, що еукаріоти пішли від якихось давніх прокаріотів. Проте встановити родинні зв'язки між прокаріотами та еукаріотами виявилось не так легко. Для цього було використано аналіз послідовності РНК рибосом. Ці молекули РНК є в усіх живих організмів, від кишкової палички до людини, і доволі повільно змінюються в процесі еволюції. Тому вони чудово підходять для відтворення давніх еволюційних подій. Аналіз рибосомних РНК дав змогу розподілити все біорізноманіття на три групи, що їх називають **доменами**: Бактерії, Археї та Еукаріоти (рис. 48.1).

Поглянувши на еволюційне дерево на рисунку, ви одразу можете помітити дві цікаві особливості. По-перше, багатоманітність прокаріотів становить собою дві чітко відокремлені гілки, які було не дуже вдало названо Бактерії та Археї. По-друге, гілка Архей є сестринською до Еукаріотів. Отож в еукаріотів та архей був спільний предок, що не належав до бактерій. Це також підтверджується тим, що геном архей має набагато більше спільного з ядерним геномом еукаріотів, ніж із геномом бактерій. Отже, предок еукаріотів був більше подібний до сучасних архей, ніж до сучасних бактерій.

Бактерії й археї не мають ядра

Аналіз ДНК показує, що різноманіття прокаріотів представлено двома групами — бактеріями й археями. Ці гілки еволюції розійшлися на самому початку формування життя на Землі. Зараз бактерії є найпоширенішими організмами на планеті: вони населяють океани, ґрунт, свердловини в земній корі, живі організми; їхні спори розносяться атмосферою та вкривають усю поверхню землі.



Спільний предок

Рис. 48.1. Еволюційне дерево, що показує три домени живого

1. Домен Бактерії (*Bacteria*).
2. Домен Археї (*Archaea*).
3. Домен Еукаріоти (*Eukarya*).

Карл Воуз

Народився 1928 року в Нью-Йорку (США). Освіту здобув у Єльському університеті. Відкрив нову групу організмів — археїв. Запропонував нову систематику живої природи, розподіливши її на три домени: Бактерії, Археї й Еукаріоти. Сформулював гіпотезу походження життя, яку потім Волтер Гілберт розвинув у гіпотезу «Світу РНК». Ідеї Воуза мають серйозну експериментальну й теоретичну підтримку, тому на сьогодні лише невелика група консервативних учених дотримується старих поглядів на систематику природи. Воуз працював професором в Університеті Іллінойсу. Помер учений наприкінці 2012 року.



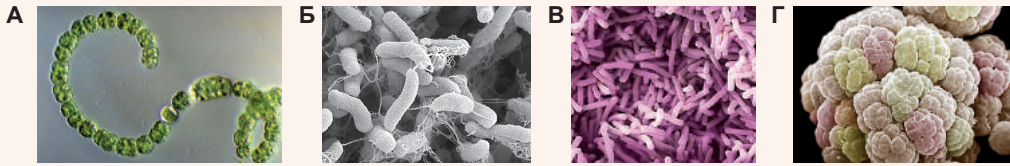


Рис. 48.2. Бактерії й археї

А. Ціанобактерія анабена. Входить до складу фітопланктону, здійснює фотосинтез із виділенням кисню. Деякі види вступають у симбіоз із рослинами. **Б.** Холерний вібріон. Має вигляд вигнутої палички зі джутиком. Зазвичай мешкає в забруднених водоймах, але може паразитувати в тонкому кишківнику людини, спричиняючи холеру.

В. Молочнокисла бактерія. Використовується людиною для одержання кисломолочних продуктів. **Г.** Архея метаносарцина, що здійснює метаногенез — особливий варіант анаеробного дихання з утворенням метану. Населяє безкисневі місця проживання: глибокі стічні води, заболочені ґрунти, кишківник ссавців.

Бактерії життєво необхідні для нормального функціонування біосфери: лише вони здійснюють **азотфіксацію** — процес, що переводить атмосферний азот у сполуки, доступні іншим організмам. Ціанобактерії роблять значний внесок у виробництво кисню (рис. 48.2, А). Симбіотичні бактерії, що населяють наш кишківник, виробляють вітаміни та забезпечують нормальне травлення. Утім деякі бактерії спричиняють захворювання (рис. 48.2, Б). Так, перша **пандемія** (епідемія, що охопила всю планету) чуми сталась у VI столітті¹ та згубила близько 100 млн людей. Багатьох бактерій людина навчилася використовувати у своїх цілях: для виробництва кисломолочних продуктів (рис. 48.2, В), сиру, деяких алкогольних напоїв, квашених овочів, про що йтиметься в § 60. Археї також доволі поширені в біосфері². Серед них багато організмів, які віддають перевагу екстремальним умовам перебування — високим температурам і значній солоності. Їх можна знайти у водах гейзерів і вулканічних джерел, солоних озер, що пересихають. Багато архей уникають контактів із киснем і змушені жити в безкисневих «кишенях» біосфери, таких як ґрунтові води та шлунково-кишковий тракт тварин (рис. 48.2, Г).

Походження еукаріотів пояснює ендосимбіотична теорія

Як ми вже згадували на початку параграфа, перші еукаріоти походять від давніх архей. Проте, як ви пам'ятаєте, крім ядерної ДНК, більшість еукаріотів мають ще й цитоплазматичну ДНК, що міститься в мітохондріях і пластидах. Послідовності цієї ДНК більше нагадують ДНК бактерій: у випадку мітохондрій — альфа-протеобактерій³, а у випадку зелених хлоропластів — ціанобактерій.

Розглянемо гіпотетичний сценарій походження мітохондрій у межах теорії ендосимбіозу. Якийсь прокаріотичний предок еукаріотів (якась давня архея) вступив у тісні стосунки з якоюсь давньою бактерією, у результаті яких остання була поглинена

1 У Європі її було названо Юстиніановою чумою.

2 Раніше вважалося, що архей доволі мало в біосфері, однак останні дослідження показують, що археї становлять значну частину океанічного планктону, а також щільно населяють морське дно, ґрунт, кишківники тварин.

3 До них належить ендосимбіонт рослин азотфіксатор ризобіум, а також внутрішньоклітинний паразит тварин рикетсія, що спричиняє висипний тиф.

нашим далеким предком¹. Наявність усередині архей симбіотичних бактерій дала неочікувані еволюційні переваги. Бактерії відповідали за низку біохімічних процесів, головний з-поміж яких — клітинне дихання. Мембрана симбіотичної бактерії з вбудованими у неї компонентами електронтранспортного ланцюга та АТФ-синтазами перетворилася на внутрішню мітохондріальну мембрану, а мембрана вакуолі, у якій ця бактерія мешкала, — на зовнішню. На згадку про своє бактеріальне походження мітохондрії більшості організмів несуть кільцеву ДНК і рибосоми, що нагадують бактеріальні. Наявність мітохондрій дала змогу хазяїнові перекласти навантаження з контролю над диханням на симбіонта, а самому зайнятися побудовою складної клітинної архітектури, характерної для еукаріотів. Деякі еукаріоти пізніше вступили в подібні симбіотичні взаємини з ціанобактеріями, отримавши хлоропласти та здатність до фотосинтезу. Усі сучасні рослини є їхніми нащадками.

Віруси — неклітинні не організми

Насамкінець треба згадати про віруси. Віруси не мають клітинної будови й не є живими організмами. Віруси є внутрішньоклітинними паразитами живих організмів — бактерій, архей та еукаріотів. Вірус — це нуклеїнова кислота (ДНК чи РНК), вкрита білковою оболонкою, а іноді — ще й ліпідною мембраною з білками. Різноманіття РНК-вмісних вірусів було представлено в § 23.

На рисунку 48.3 наведено кілька прикладів ДНК-вмісних вірусів.

Бактеріофаг Т4. Цей вірус (рис. 48.3, А) паразитує в бактеріях. Він має дуже складну будову: головку, хвостик і шипи. Після прикріплення до поверхні бактерії бактеріофаг Т4 функціонує як шприц: протикає клітинну оболонку та впорскує всередину клітини свою ДНК. Потім ця ДНК копіюється в клітині, за нею синтезуються вірусні білки й утворюються нові вірусні частинки, які виходять із клітини.

Аденовірус — це ДНК-вірус людини (рис. 48.3, Б), що спричиняє гострі респіраторні вірусні інфекції (ГРВІ), тобто хвороби дихальної системи людини, що супроводжуються кашлем, нежитем, головним болем і підвищенням температури.

Герпесвірус. Різноманітні герпесвіруси (рис. 48.3, В) вражають найрізноманітніших хребетних — від риб до людини. Більшість населення планети заражена

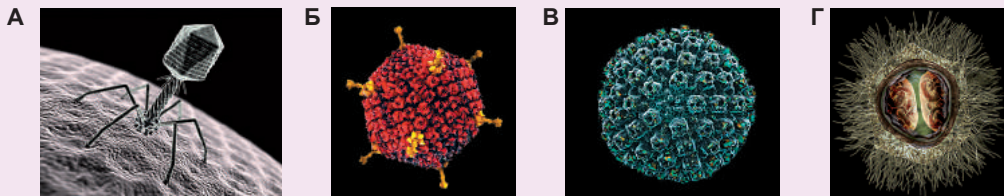


Рис. 48.3. ДНК-вмісні віруси

А. Бактеріофаг Т4. Вірус, що вражає бактерії. **Б.** Аденовірус. Спричиняє ГРВІ — гострі респіраторні вірусні інфекції. **В.** Герпесвірус. У разі зниження місцевого імунітету, наприклад, при переохолодженні, вірус виявляє себе й розвивається герпетична інфекція. **Г.** Мімівірус. Гігант серед вірусів. У діаметрі сягає 500 нм (для порівняння: діаметр аденовірусу становить 70 нм).

¹ Характер цих узасмин важко реконструювати однозначно. Раніше вважалося, що предок еукаріотів був хижаком та, на зразок сучасної амеби, поглинав дрібні бактерії, що були поруч. Однак можливо, що бактерія була не така вже й беззахисна, а, навпаки, — паразитувала на предку еукаріотів.

герпесвірусом. Зазвичай він перебуває в клітинному ядрі та ніяк себе не виявляє. Але герпетична інфекція розвивається, якщо місцевий імунітет знижений, причиною чого часто є переохолодження.

Мімівірус є найбільшим за розміром вірусом, що інфікує амеб (рис. 48.3, Г). Має також найбільший і найскладніший вірусний геном. Деякі дослідники вважають, що мімівірус міг виникнути від якихось предкових клітинних організмів¹.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Правильна послідовність виникнення трьох доменів живих організмів така:
А бактерії — еукаріоти — археї **Б** археї — бактерії — еукаріоти
В бактерії — еукаріоти — археї **Г** бактерії — археї — еукаріоти
Д археї — еукаріоти — бактерії
- 2 Внутрішня мембрана мітохондрій походить від
А зовнішньої мембрани клітини археї **Б** мембрани вакуолі археї
В зовнішньої мембрани клітини бактерії
Г мембрани вакуолі клітини бактерії **Д** мембрани вакуолі еукаріота
- 3 Предком хлоропластів був найближчий родич
А евглени зеленої **Б** кишкової палички **В** ціанобактерії
Г бактерії гниття **Д** метанобактерії
- 4 Паразит бактерій — це
А герпесвірус **Б** кишкова паличка **В** холерний вібріон
Г метаносарцина **Д** бактеріофаг Т4

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 5 Назва «археї» походить від грецького слова *αρχαῖος*, що означає «давній». Чому така назва не дуже пасує цій групі прокариотів з огляду на їхнє походження?
- 6 Які зміни мали відбутися в обміні речовин і спадковій інформації клітини-хазяїна, щоб поглинена бактерія стала ендосимбіотичною органелою?
- 7 У якій послідовності в ході еволюції виникали перші представники царств Рослини, Тварини та Гриби?
- 8 Опишіть життєвий цикл вірусу.
- 9 Схарактеризуйте основні відмінності вірусів і бактерій.

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 10 Очевидно, що двомембранні пластиди та мітохондрії пішли від бактерій-ендосимбіонтів. А яке походження двомембранного ядра клітин еукаріотів?
- 11 Чому віруси не вважають живими організмами?
- 12 Археї збереглися насамперед у місцях з екстремальними умовами. Що є причиною цього?

¹ Виявилось, що в цього вірусу є навіть свій вірус-паразит — вірофаг-супутник! Вірофаг живе, використовуючи білки мімівірусу для власного розмноження. Це приклад надпаразитизму серед вірусів.

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Які особливості організації геному архей споріднюють їх з еукаріотами та відрізняють від бактерій?
- 14** Схарактеризуй основні гіпотези походження вірусів. До якої з них схильється більшість учених?

Практична робота № 4

Порівняння будови та процесу розмноження клітинних форм життя і вірусів

Мета: дослідити схожості й відмінності в будові та розмноженні вірусів, прокариотів та еукаріотів.

Хід роботи

Порівняння будови

1. Намалюйте схематичну будову вірусної частинки, клітини бактерії й клітини еукаріота та підпишіть їхні компоненти.
2. Заповніть порівняльну таблицю особливостей будови форм життя і вірусів.

Критерій порівняння	Віруси	Прокариоти	Еукаріоти
Розмір організму			
Клітинна будова			
Багатоклітинність			
Наявність органів і систем органів			
Будова оболонки			
Мембранні органели			
Немембранні органели			
Ядро			
Носій спадкової інформації			
Різноманіття нуклеїнових кислот			
Кількість хромосом			
Розмір геному			

Порівняння процесу розмноження

3. Розподіліть характеристики процесу розмноження за трьома категоріями — віруси, прокариоти та еукаріоти (деякі характеристики можуть стосуватися кількох категорій):

- розмноження лише всередині клітини;
- клітини діляться раз на 20–30 хв;
- поділ навпіл;
- спори;
- гамети;
- розмноження частинами тіла;
- відбувається обмін спадковою інформацією;
- необхідне копіювання нуклеїнової кислоти;
- достатньо однієї особини;
- одночасно утворюється багато нащадків;
- постійне розмноження за сприятливих умов;
- розмноження за сприятливих умов лише в певні періоди часу;
- чергування поколінь, що розмножуються нестатевим і статевим шляхом.

§ 49. Біорізноманіття еукаріотів

Філогенетичне дерево еукаріотів містить п'ять супергруп

Як ви пам'ятаєте, класична система класифікації еукаріотів, створена з урахуванням клітинної будови, складалася з трьох царств: Рослини, Тварини та Гриби. Пізніше найпримітивніших представників цих царств було виокремлено й об'єднано в царство Найпростіші. Проте дані, отримані в результаті аналізу послідовностей ДНК, а також глибшого вивчення клітинної будови найпростіших, змусили вчених значною мірою переглянути еволюційні зв'язки між еукаріотичними організмами. Сучасне еволюційне дерево еукаріотів зображене на рисунку 49.1. Усі сучасні еукаріоти розподілені на п'ять великих груп, які називають **супергрупами**.

Супергрупа Archaeplastida — організми, далекий предок яких вступив у симбіоз із ціанобактерією, отримавши хлоропласти з двома мембранами. Сюди належать червоні та зелені водорості, а також вищі рослини.

Супергрупа Excavata — доволі різноманітна супергрупа. Сюди входять різні одноклітинні організми з джгутиками: паразити людини, такі як лямблія та трипаносома, а також непаразитичні організми, наприклад, евглена зелена.

Супергрупа SAR — багатоманітна супергрупа еукаріотів. Сюди входять багатоклітинні бурі водорості, що утворюють густі підводні ліси, планктонні діатомові водорості, що мешкають у черепашках із кремнезему, паразит людини — малярійний плазмодій, а також найскладніше влаштовані та багатоманітні одноклітинні організми — інфузорії. Також до цієї супергрупи належать радіолярії й форамініфери — одноклітинні організми, що формують тверду черепашку. Вони мешкають у планктоні або на морському дні.

Супергрупа Amoebozoa — супергрупа, до якої входять різні амеби (і звичайна амеба протей також) і більш складні слизівки.

Супергрупа Opisthokonta — супергрупа, до якої належить людина. Її представники первісно мають лише один джгутик на своїх джгутикових стадіях. Сюди відносять царства Тварини та Гриби.

Далі розглянемо представників трьох класичних царств — рослин, грибів і тварин.

Царство Рослини — зелене царство еукаріот

Представники царства Рослини відіграють найважливішу роль у функціонуванні біосфери. Вони є доміантними автотрофами — організмами, що синтезують органічні речовини з неорганічних. Саме рослини сьогодні виробляють більшу частину кисню в біосфері¹. Рослини вкривають



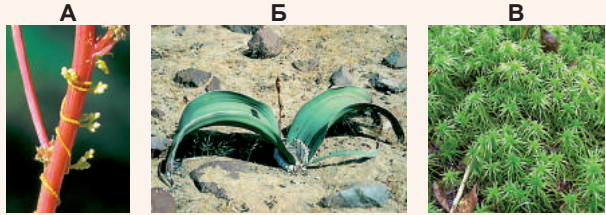
Рис. 49.1. Сучасне еволюційне дерево еукаріотів

1 Роль ціанобактерій у цьому менш суттєва.



Рис 49.2. Представники царства Рослини

А. Повитиця — рослина-паразит. У процесі еволюції вона втратила не лише здатність до фотосинтезу, а й навіть листя та коріння. Однак у період цвітіння вона формує купеподібні суцвіття. **Б.** Вельвічія дивна — пустельна рослина, що має пагін у вигляді короткого стебла та двох довгих листків, якими вона поглинає вологу з уранішньої роси. Усупереч доволі своєрідному вигляду вельвічія є родичкою ялини та сосни. **В.** Сфагнум — мох, що у великих кількостях росте на болотах. Із відмерлих частин сфагнуму формується торф.



земну поверхню, запобігаючи ерозії ґрунтів і сприяючи їх формуванню. Безсумнівно, наш світ має такий саме вигляд, як ми його знаємо, завдяки рослинам (рис. 49.2). Незважаючи на величезне різноманіття рослин, у них є низка спільних властивостей.

1. Усі рослини мають хлоропласти, яких їхні далекі предки набули в результаті симбіозу з ціанобактерією. Деякі рослини-паразити втратили здатність до фотосинтезу, проте й у них зберігаються видозмінені хлоропласти.
2. У всіх рослин є тверда клітинна стінка, основу якої утворює полісахарид целюлоза.
3. У життєвому циклі рослин спостерігається чергування гаплоїдного статевого покоління (гаметофіту), що виробляє гамети, і диплоїдного нестатевого покоління (спорофіту), що виробляє спори. Співвідношення статевого та нестатевого поколінь варіюється в різних рослин: у мохів домінує гаплоїдний гаметофіт, а у квіткових — диплоїдний спорофіт.

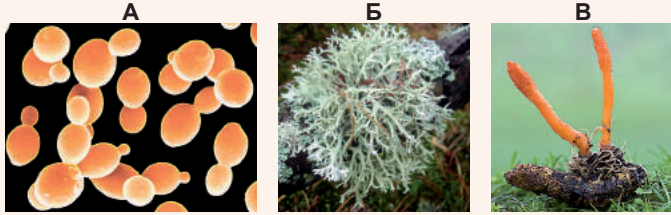
Царство Гриби — ті, що харчуються сапротрофно

Гриби є одними з найпоширеніших і найуспішніших еукаріотичних організмів. Вони населяють ґрунт, водойми, паразитують в інших організмах. Багато грибів є симбіонтами рослин. У більшості наземних рослин є особливий тип симбіозу з грибом — **мікориза (грибокорінь)**. А орхідеї в принципі не можуть прорости з насіння без участі грибів. Зараз достовірно встановлено, що вихід рослин на суходіл став можливим лише завдяки симбіозу з грибами. Багато грибів є паразитами та шкідниками сільського господарства: сажки, ріжки, борошниста роса. Деякі гриби в ході еволюції вторинно спростилися й стали одноклітинними організмами — такі, наприклад, дріжджі (рис. 49.3, А). Інші гриби вступають у доволі тісні взаємини з мікроскопічними водоростями, формуючи унікальні спільноти — **лишайники** (рис. 49.3, Б). Хоча гриби дуже різноманітні, усі вони мають спільні ознаки.

1. У клітин є тверда клітинна стінка, основу якої становить полісахарид **хітин**. У деяких грибів (дріжджі та хлібна пліснява — мукор) уміст хітину в клітинній стінці невеликий, але все ж обов'язково є.

Рис. 49.3. Представники царства Гриби

А. Дріжджі. Достовірно відомо, що предками дріжджів були багатоклітинні гриби, але вони неабияк спростилися в процесі еволюції.



Б. Лишайник — симбіоз гриба та водорості. Організми в цій спільноті дуже щільно пов'язані один з одним не лише анатомічно, а й біохімічно. Вважають, що лишайники були першими наземними організмами, що вкривали Землю мільярд років тому, задовго до рослин.

В. Кордицепс — паразитичний гриб. Зазвичай він паразитує на личинках комах. Гриб убиває личинку та харчується її тканинами. Пізніше безпосередньо з тіла комахи виростають плоди тіла гриба, що розсіюють спори.

2. Грибам властиве сапротрофне живлення: через наявність твердої клітинної стінки вони не здатні поглинати тверді часточки їжі та змушені всмоктувати розчинені поживні речовини поверхнею тіла.
3. Тіло більшості грибів є мережею з ниток (гіф) — **міцелієм**. Міцелій може бути поділений на окремі клітини або становити одну велику багатоядерну клітину.

Царство Тварини — багатоклітинні гетеротрофи

Царство Тварини — одна з найрізноманітніших груп живих організмів. Учені вже описали близько 1,3 млн видів тварин, яких, за їхніми підрахунками, від 10 до 200 млн. Тварини населили найрізноманітніші місця планети. Їх знаходять у Маріанській западині в Тихому океані, у золотоносних шахтах у Південній Африці на глибині 2,5 км, у верхніх шарах тропосфери. Найживучіші представники тварин витримують замерзання майже до абсолютного нуля та дію космічної радіації. Найдрібніші багатоклітинні тварини за розмірами поступаються інфузорії-туфельці, а найбільша тварина за розміром як субмарина (рис. 49.4). Один із видів

Рис. 49.4. Представники царства Тварини

А. Жук-перокрилка — одна з найдрібніших комах у світі: усього 250 мкм завдовжки, що можна порівняти з розміром інфузорії-туфельки. Вважають, що є надзвичайно багато найдрібніших комах, які досі залишаються майже не вивченими.



Б. Тихохід — мікроскопічне створіння, що мешкає у воді та ґрунті. Тихоходи є найстійкішими тваринами на Землі: вони можуть пережити повне висихання, заморожування і навіть космічну радіацію.

В. Синій кит — найбільша тварина на планеті, можливо — найбільша з усіх, що колись існували. Його довжина сягає 33 метрів, а маса може перевищувати 130 тонн, що відповідає масі 25 слонів.

тварин зміг розвинутися так, що набув досконалого інтелекту, став здатним пізнати Всесвіт, створив науки та мистецтво, побудував величні споруди, вирушив у космос і висадився на Місяці!

Загалом у тварин багато спільних ознак, що чітко вирізняють їх із-поміж інших царств еукаріотів. Спробуємо перелічити ці ознаки.

1. Усі тварини первісно гетеротрофні. Водночас у деяких плоских червів та молюсків виробився дуже своєрідний спосіб харчування. Їхня личинка нормально харчується й може проковтнути водорість-симбіонт. Ця водорість оселяється в тканинах хазяїна, живе й розмножується там, постачаючи йому органічні речовини, отримані в ході фотосинтезу. Така взаємодія подібна до взаємин водорості та гриба в лишайнику. Черв отримує всю необхідну органіку від водорості й більше не потребує додаткового харчування.
2. Тварини отримують поживні речовини з довкілля, поглинаючи тверді часточки, а не всмоктуючи розчинені, як гриби. Хоча в цього правила є дуже багато винятків. Стюжкові черви, що мешкають у тонкому кишківнику хребетних, поглинають поживні речовини поверхнею тіла, а травного тракту в них немає. Доросла особина рачка саккуліни, що паразитує в тканинах краба, має форму міцелія й також поглинає поживні соки через поверхню тіла, тобто харчується сапротрофно.
3. Тваринні клітини містять на своїй поверхні різноманітні білки і полісахариди, що виконують структурну функцію і беруть участь в об'єднанні клітин у тканини й передаванні сигналів усередину клітини. Але твердої клітинної стінки, як у рослин і грибів, вони не мають.
4. Клітини, з яких складається організм тварин, диференційовані, тобто різняться за своєю будовою й функціями. У більшості тварин можна виокремити 4 типи тканин: епітеліальну, сполучну, нервову та м'язову. Ці тканини, своєю чергою, можуть поділятися на інші типи (наприклад, у людини м'язова тканина поділяється на посмуговану скелетну, посмуговану серцеву та гладеньку).
5. Важливою рисою тварин є наявність ембріонального розвитку — особливої стадії життєвого циклу, в ході якої закладаються та формуються органі й тканини.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Мох сфагнум належить до супергрупи
А Archaeplastida Б Excavata В SAR Г Amoebozoa Д Opisthokonta
- 2 Рослини НЕ виконують функцію
А утворення кисню Б синтезу органічних речовин із неорганічних
В розкладання органічних речовин до неорганічних
Г окиснення органічних речовин до неорганічних
Д ослаблення ерозії та руйнування ґрунту
- 3 НЕ всім рослинам притаманна така характеристика, як
А фотосинтез Б наявність хлоропластів у клітині
В тверда клітинна стінка із целюлози
Г наявність статевого та нестатевого покоління Д наявність ядра в клітині

- 4 Сапротрофно харчується такий організм, як
А амеба Б мох В стьожковий черв Г кит Д жук
- 5 З-поміж перелічених одноклітинним організмом є
А тихохід Б дріжджі В сфагнум Г лишайник Д жук-перокрилка

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6 Чому всіх еукаріотів поділили на 5 супергруп, а не на 3-4 царства?
- 7 Без рослин неможливе життя тварин і грибів. Обґрунтуйте або спростуйте це твердження.
- 8 Як тип харчування організму залежить від будови його клітин?
- 9 Чи достатньо такого критерію, як автотрофне чи гетеротрофне живлення, для визначення, чим є конкретний організм — рослиною чи твариною?
- 10 Наведіть приклади організмів, здатних існувати лише в симбіозі з іншими організмами. Поясніть, чого не вистачає хазяїну й у чому допомагає симбіонт.

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11 У яких тварин є чергування статевого й нестатевого поколінь? Що дає цим тваринам таке чергування?
- 12 Які особливості будови й функціонування евглени зеленої дають підстави вважати її рослиною, а які — твариною?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13 Чи є в рослин і грибів ембріональний розвиток? У чому відмінність між цими етапами життєвого циклу у тварин і рослин?
- 14 Яке біологічне значення диференціації клітин? Чи можливе існування великих багатоклітинних організмів, що складаються з недиференційованих клітин?

Проект для дружної компанії

- 15 Порівняння рослин, грибів і тварин.
- 1) Складіть порівняльну таблицю трьох основних царств еукаріотів.
 - 2) Запропонуйте однокласникам за допомогою вашої таблиці визначити, до якого царства належить еукаріотичний організм (на вибір), зважаючи на його будову й особливості життєдіяльності.
 - 3) З чією класифікацією у ваших однокласників виникли найбільші проблеми?



Катерина Глазунова

Закінчила Львівський фізико-математичний ліцей у 1998 році. Навчалася у Львівському національному університеті імені Івана Франка. Захистила дисертацію на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук. Зараз працює доцентом кафедри корекційної педагогіки Львівського обласного інституту післядипломної педагогічної освіти.

Доповнення X

Багатоманітність найпростіших

Із розвитком електронної мікроскопії, а також на основі біохімічних, цитологічних і генетичних досліджень було встановлено, що серед найпростіших спостерігається своя багатоманітність, яка проявляється в різних схемах будови клітини. Найпростіші є надзвичайно різноманітною групою живих організмів, окремі представники яких можуть мати ознаки царства Тварини, Рослини чи Гриби. Тому питання систематичного положення найпростіших і на сьогодні залишається дискусійним.

Найпростіші зазвичай є одноклітинними організмами. Однак є й колоніальні та багатоклітинні форми, які не мають спеціалізованої тканинної будови. Поширені найпростіші переважно у вологому середовищі (прісні чи солоні водойми, ґрунт). Окреме місце відведено паразитичним формам, що можуть спричиняти захворювання людини, тварин чи рослин. Основні способи відтворення найпростіших — нестатеве розмноження та статевий процес. Деякі мають складний життєвий цикл із чергуванням поколінь і зміною хазяїв.

Найпростіші, які за організацією подібні до представників рослинного світу, мають спрощену порівняно з іншими рослинами будову клітини. Прикладами таких найпростіших є водорості, зокрема одноклітинні (хламідомонада, хлорела), колоніальні (вольвокс) і багатоклітинні нитчасті (улотрикс) чи таломічні (ламінарія, порфіра тощо). Пластиди водоростей відрізняються за будовою від пластид інших рослин. Зокрема вони різняться кількістю мембран у представників різних відділів: двомембранні в зелених і червоних, тримембранні в еугленових водоростей. Неоднакова в різних представників і кількість тилакоїдів — структурних компонентів хлоропластів.

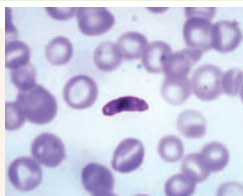
Одноклітинні найпростіші, які за ознаками подібні до тваринних клітин, належать до однієї групи. Серед найпростіших виокремлюють таксон Саркоджугиткові, який об'єднує вільноживучих (наприклад, амеба протей) і паразитичних (наприклад, дизентерійна амеба, лямблій) представників, що пересуваються за допомогою джугитків або непостійних виростів цитоплазми — несправжніх ніжок (псевдоподій). За несприятливих умов представники типу можуть утворювати цисти. Тип Споровики об'єднує тільки паразитичних представників, життєвий цикл яких відбувається з чергуванням нестатевого розмноження та статевого процесу, часто за участю декількох організмів-хазяїв (наприклад, малярійний плазмодій) (рис. X.1, А). У людини представники споровиків можуть спричинити такі захворювання, як малярія, кокцидіоз, токсоплазмоз. Систематична група Кнідоспориїдів представлена паразитичними найпростішими, що спричиняють захворювання тварин (наприклад, риб, малошестинкових черв'яків, перетинчастокрилих комах) (рис. X.1, Б). Для типу Інфузорії характерною ознакою є наявність війок як органел руху. Однак є й такі, що мають війки лише на певних етапах життєвого циклу, а в інші періоди — нерухомі (рис. X.1, В). Для інфузорій характерною рисою є наявність мінімум двох ядер — великого (макронуклеус) вегетативного та малого (мікронуклеус) генеративного. Велике ядро забезпечує регулювання всіх життєво важливих процесів клітини, мале ядро — передає спадкову інформацію під час розмноження. Розмножуються інфузорії шляхом поділу навпіл або кон'югацією.

Найпростіші гриби представлені відділами Оомікота та Слизивики. Представники найпростіших грибів утворюють багатоядерний міцелій, між клітинами якого немає перегородок. Такий спосіб об'єднання клітин має назву синцитій. При цьому клітина може не мати мембрани, а окремі частини цитоплазми з ядрами зв'язані між собою цитоплазматичними містками. У складі клітинної стінки, окрім хітину, є целюлоза (що характерно для рослинних клітин). Способи розмноження — нестатеве та статевий процес. Це зазвичай паразитичні організми, які спричиняють захворювання вищих рослин і тварин. Наприклад, фітофтора призводить до захворювання фітофторозом («картопляно гниллю»), яке, спустошуючи поля, може суттєво зменшувати врожай картоплі.

Отже, найпростіші об'єднують надзвичайно багатоманітну групу організмів. Також вони є об'єктом вивчення науковців, які досліджують процеси еволюції. Вважають, що найпростіші є єдиною ланкою між прокариотичними та сучасними еукаріотичними організмами, такими як рослини і тварини.

Рис. X.1. Одноклітинні еукаріоти

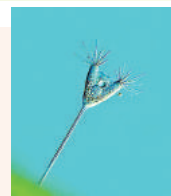
А. Малярійний плазмодій серед еритроцитів. **Б.** Кнідоспориїдів телоханелюс. **В.** Сидяча сисна інфузорія.



А



Б



В



The more clearly we can focus our attention on the wonders and realities of the universe about us, the less taste we shall have for destruction.

Rachel Carson





Володимир Вернадський

РОЗДІЛ 8

Надорганізмові біологічні системи



§ 50. Різноманітність екосистем

Екологія — наука про зв'язки між живим і неживим

У цьому розділі ми ознайомимося з основами **екології** — науки про взаємодію живих організмів між собою та з середовищем їхнього існування. Термін «екологія» запропонував **Ернст Геккель** понад 150 років тому, у 1866 році. Слово «екологія» в перекладі з грецької означає «наука про дім». До речі, у повсякденному мовленні це поняття часто вживають у значенні «навколишнє середовище», «довкілля» чи навіть «чистота навколишнього середовища», хоча це зовсім неправильно. Екологія — це наука, а навколишнє середовище — один з об'єктів її вивчення.

Екологія розглядає сам організм як частину складнішої системи взаємин. Річ у тім, що жодна жива істота не мешкає у вакуумі. Живі організми конкурують між собою за ресурси та життєвий простір, співпрацюють, слугують один одному місцем проживання, харчуються один одним і намагаються не бути з'їденими, тобто пов'язані між собою та з довкіллям тисячами невидимих «ниточок». Саме ці зв'язки і є предметом вивчення екології.

Екологія як наука, без перебільшення, має вкрай важливе практичне значення для всього людства. Наприклад, незнання базових екологічних закономірностей призвело до смерті 15 млн людей у Китаї протягом 1959–1961 років. Головною причиною стало, хай як це дивно, винищення звичайних горобців. Керівництво Китаю визнало горобців шкідниками за те, що вони їдять зерно. Наслідком такої необдуманого та жорстокої акції було винищення мільярдів птахів, неконтрольоване розмноження шкідників і — страшний голод. Відтак виникла необхідність відновлювати знищену популяцію горобців шляхом закупівлі живих птахів у Радянському Союзі та Канаді. Подібні катастрофи, нехай і не в такому величезному масштабі, відбувалися й продовжують відбуватися постійно, коли людина намагається бездумно втручатися у природні процеси, недооцінюючи їхню складність і багатоманітність.

Екосистема є важливим поняттям екології

Ключовим поняттям екології є поняття екосистеми, уведене британським екологом **Артуром Тенслі** 1935 року. **Екосистема** — це сукупність живих організмів і середовища їхнього проживання, що об'єднані системою фізичних, хімічних і біологічних зв'язків. Екосистема складається з двох компонентів: **біотичного** — тобто сукупності живих організмів (угруповання) та **абіотичного** — тобто середовища їхнього проживання. Прикладами екосистем є тропічний ліс і березовий гай, лісове озеро та кораловий риф, пшеничне поле й оаза в пустелі. Біотичним компонентом цих екосистем є всі тварини, рослини, гриби та мікроорганізми, що проживають на відповідних територіях, а до абіотичних компонентів можна віднести ґрунт, воду, каміння, пісок, повітря й навіть сонячне світло.

Наземні екосистеми різноманітні й не схожі між собою

Усі екосистеми поділяють на дві групи — водні й наземні. Прикладами типових наземних екосистем є екосистеми тропічних лісів, лісів помірної зони, тайги та тундри, а також пустель і трав'янистих угруповань.

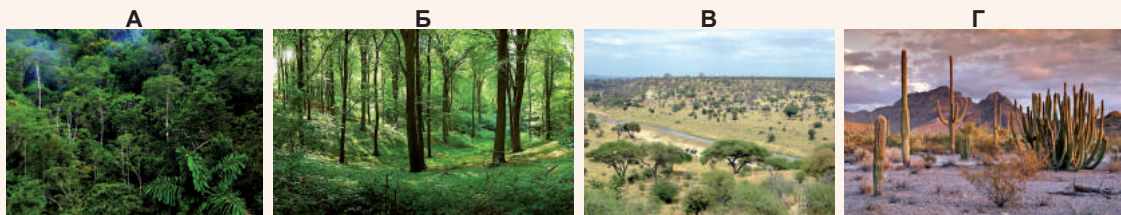


Рис. 50.1. Наземні екосистеми

А. Тропічний ліс. **Б.** Широколистяний ліс помірної зони. **В.** Савана. **Г.** Пустеля.

Тропічні ліси (рис. 50.1, А) розташовані переважно в екваторіальних широтах і характеризуються високою середньою температурою й вологістю. Через сприятливі кліматичні умови рослинний і тваринний світ тропічних лісів надзвичайно різноманітний: тут мешкає більше половини всіх видів живих істот нашої планети. Екосистеми тропічних лісів характеризуються великою щільністю видів. Тропічні ліси мають дуже важливе екологічне значення для біосфери, але їхня площа швидко скорочується через хижацьке вирубування людьми.

Ліси помірної зони — це один із найтипівіших видів екосистем в Україні. Основу рослинності тут становлять хвойні та листяні дерева (рис. 50.1, Б). У лісах помірної зони зазвичай добре виражена так звана ярусність: поряд із високими дорослими деревами тут є й молоді, чагарниковий ярус (підлісок) і трав'янистий ярус. Тваринний і рослинний світ лісів помірної зони не такий різноманітний, як у тропічних лісах, але багатший, ніж у тайзі. Браконьєрське вирубування лісу без його подальшого відновлення призводить до ерозії ґрунту та знесення його родючого шару, до порушення водного балансу, а отже, засух і повеней. Вирубування лісів у гірських місцевостях, таких як Карпати, підвищує ризик виникнення селевих потоків.

Трав'янисті угруповання. Поряд із лісами помірної зони типовими для України є й трав'янисті угруповання (рис. 50.1, В). Це екосистеми, у яких рослинний компонент представлений переважно злаками та іншими трав'янистими рослинами. В Україні типовими трав'янистими угрупованнями є луки й степи. Трав'янисті угруповання є місцем проживання великої кількості ссавців, птахів, рептилій, комах та інших тварин. Природні трав'янисті угруповання мають важливе господарське значення, оскільки є джерелом корму для домашніх трав'яних тварин.

У **пустелях** рослинність розріджена й частину року може перебувати в неактивному стані, але все ж є (рис. 50.1, Г). Найчастіше це безлисті чагарники та напівчагарники (саксаул, акація, полин), іноді трави та сукуленти¹ (кактуси, алое). Тваринний світ пустель дуже своєрідний і добре пристосований до життя в умовах браку води, різких перепадів температур і сильної сонячної радіації. Із ссавців тут трапляються здебільшого гризуни й копитні, із рептилій — змії та ящірки, а також є різноманітні комахи й павукоподібні.

Агроценози. Крім природних екосистем, є різноманітні штучні екосистеми, створені та підтримувані людиною: поля, грядки, клумби, сади. Агроценози відрізняються від природних екосистем за багатьма показниками. Видове різноманіття

¹ Сукулентами називають рослини, що у своїх тканинах запасують воду в значній кількості.

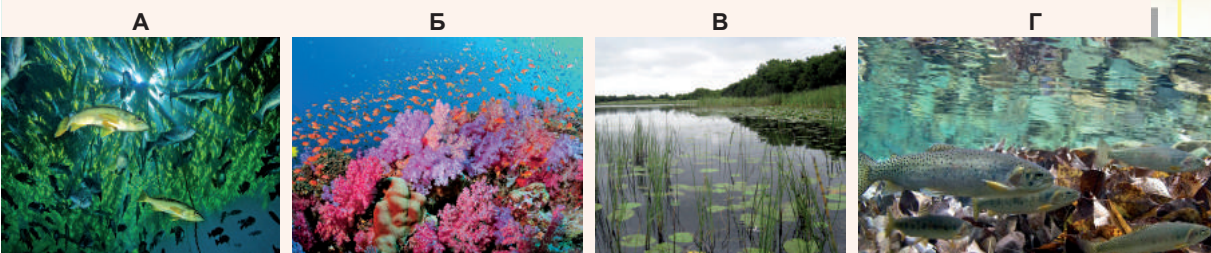


Рис. 50.2. Водні екосистеми

А. Відкрите море. Б. Кораловий риф. В. Озеро. Г. Гірська річка.

в агроценозах набагато менше, ніж у природних екосистемах, усі «сторонні» види вважають бур'янами чи шкідниками і знищують. Через це агроценози дуже нестабільні: без втручання людини вони не здатні підтримувати свою стійкість і видовий склад. Підтримка агроценозів вимагає постійного притоку поживних речовин та енергії ззовні: оскільки людина постійно вилучає біомасу живих організмів з екосистеми, відтік речовин потрібно компенсувати, наприклад, за допомогою добрив. Агроценози на сьогодні займають близько 10 % поверхні суші та забезпечують людство 90 % всієї їжі, виробляючи близько 2,5 млрд тонн сільськогосподарських продуктів на рік.

Водні екосистеми не менш різноманітні, ніж наземні

Вода займає понад 70 % поверхні нашої планети, і водні екосистеми так само різноманітні, як і наземні. Їх можна поділити на морські та прісноводні. У свою чергу, серед прісноводних екосистем розрізняють екосистеми водойм зі стоячою та текучою водою.

Морські екосистеми. Моря й океани займають більшу частину поверхні Землі та містять 97 % усієї води на нашій планеті. Для порівняння: на прісноводні системи припадає лише 0,009 % усієї води, а решта води — у льодовиках у непридатній для користування живими організмами формі.

Морські екосистеми (рис. 50.2, А) мають особливе значення для всієї нашої планети як основне джерело кисню. У таких екосистемах, як, наприклад, тропічні ліси, рослини виділяють величезну кількість кисню і поглинають при цьому багато вуглекислого газу. Але в процесі гниття відмерлих рослин відбувається зворотний процес: бактерії гниття та гриби споживають кисень і виділяють вуглекислий газ назад в атмосферу. У результаті сумарний баланс залишається незмінним. На відміну від більшості наземних екосистем, морські екосистеми поглинають набагато менше кисню, ніж виділяють. Пов'язано це з тим, що відмерлі морські організми опускаються на дно, де через низькі температури процеси гниття відбуваються дуже повільно. Таким чином, у відмерлих організмах у вигляді органічних речовин зв'язується маса вуглекислого газу, запобігаючи розвитку парникового ефекту й сприяючи створенню вільного кисню на нашій планеті. **Коралові рифи** є одним із різновидів морських екосистем (рис. 50.2, Б). Коралові рифи за різноманіттям видів можна порівняти з тропічними лісами. Подібно до екосистем тропічних лісів на суші, екосистемам коралових рифів властива висока продуктивність. Причиною цього є те, що вода поблизу коралових рифів добре прогрівається, забезпечуючи сприятливі умови для розвитку організмів, а самі рифи утворюють численні укриття для морських тварин.

Стоячі прісні водойми. Екосистеми стоячих водойм, таких як ставки й озера (рис. 50.2, В), можуть значно відрізнятися залежно від глибини, розміру, наявності періодів пересихання чи повного промерзання.

Великою загрозою для озерних екосистем є їхнє забруднення сполуками Фосфору та Нітрогену, наприклад, у результаті стікання води з добривами з полів. Це призводить до підвищення концентрації мінеральних речовин в озерній екосистемі, яке має назву **евтрофікація**.

Екосистеми річок і струмків. Основна особливість цих екосистем полягає в наявності проточної води, яка забезпечує краще надходження кисню й цим сприяє більшому різноманіттю (рис. 50.2, Г).

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Екосистемою НЕ можна вважати
А лісове болото Б кімнатний акваріум В Землю загалом
Г місто Д зайців-русаків одного лісу
- 2 До біотичних компонентів екосистем належить
А ґрунт Б вода В повітря Г рельєф Д хижак
- 3 Найбільшим видовим різноманіттям характеризується такий тип екосистеми, як
А кораловий риф Б болота та стоячі озера В річки й струмки
Г луки Д агроценози

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 4 Можливо, ви чули вислів «Ліси — легені планети». Наскільки він відповідає дійсності?
- 5 Наведіть приклад однієї наземної та однієї водної екосистеми, стисло схарактеризуйте їхні біотичний та абіотичний компоненти.
- 6 Чому коралові рифи іноді образно називають морськими тропічними лісами?
- 7 Порівняйте агроценози та природні біогеоценози за такими показниками: видове різноманіття, природний добір, стабільність, колообіг речовин тощо.

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 8 Деякі пустельні тварини ніколи не п'ють воду. Які пристосування дають змогу їм виживати в таких спекотних і сухих умовах?
- 9 Окрім морських екосистем, є так звані літоральні екосистеми, розташовані в припливно-відпливній зоні. Які особливості мають організми, що живуть у таких умовах?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 10 Наведи приклади ситуацій, коли порушення екологічної рівноваги через цілеспрямоване знищення тварин людиною призводило до негативних наслідків.
- 11 Дуже цікавими є екосистеми гарячих геотермальних джерел. Які організми населяють ці екосистеми та як людина може використати їхні властивості в науці й промисловості?

§ 51. Харчові зв'язки

Узаємини «хижак — жертва» нагадують «перегони озброєнь»

У попередньому параграфі ми почали ознайомлення з основами екології — науки про взаємодію живих організмів між собою та з довкіллям. Живі істоти можуть взаємодіяти між собою найрізноманітнішими способами, але найтипівшим є поїдання одних організмів іншими: травоядні тварини поїдають рослини, хижаки поїдають травоядних тварин або інших хижаків.

Розгляньмо просту систему, у якій є один вид, що харчується іншим. Виживання хижака безпосередньо залежить від того, наскільки ефективно він полює на жертву. Водночас жертва для збереження себе та свого виду повинна мати можливість уникнути поїдання. Такий «конфлікт інтересів» веде до своєрідних «перегонів озброєнь»: хижаки удосконалюють методи полювання, а жертви — способи захисту. Якщо один із видів відстане в цих перегонах, йому загрожує вимирання.

Це дуже нагадує ситуацію, описану Льюїсом Керроллом в «Алісі в Задзеркаллі»: «— У нас, — пояснила Аліса, ледь переводячи дух, — коли отак довго мчиш, мов ошпарений, то зазвичай опиняєшся в іншому місці. — Яка повільна країна! — зауважила Королева. — А в нас, як бачиш, біжиш мов ошпарений, аби тільки втриматися на місці». Подібно до Чорної Королеви, заради того, щоб вижити, і хижакам, і жертвам треба постійно еволюціонувати, відповідаючи на еволюційні пристосування опонентів. Це явище іноді ще образно називають **принципом Чорної Королеви**, а взаємозалежний паралельний розвиток видів, які пов'язані в одній екосистемі, — **коеволуцією**.

Насправді, цей принцип стосується не лише хижих тварин, а й загалом усіх організмів, що харчуються один іншим, зокрема й рослиноїдних видів. Дуже яскраво цю проблему розкрив у казці «Маленький принц» Антуан де Сент-Екзюпері: «Мільйони років у квітів ростуть колючки. І мільйони років баранці все ж їдять квіти. То хіба це не поважна річ — зрозуміти, чому вони так стараються випустити колючки, які їм нічого не дають?» Тепер, на підставі отриманих знань, ми можемо відповісти Маленькому принцові, що, відповідно до принципу Чорної Королеви, рослини та рослиноїдні тварини (фітофаги) в екосистемі коеволуціонують — рослини виробляють пристосування для захисту від фітофагів (наприклад, колючки), а фітофаги — способи обійти захисні механізми рослин.

Речовини по екосистемі передаються трофічними ланцюгами

Ми з'ясували, що в будь-якій екосистемі існують складні наявні взаємодії: організми одних видів використовують організми інших видів як джерело їжі. Зайці їдять траву, а вовки їдять зайців; гусінь їсть листя, синиці їдять гусінь, а яструби їдять синиць; окунь харчується планктоном, щука їсть окуня, а людина їсть щуку. Подібні послідовності «хто кого їсть» в екосистемах утворюють так звані **харчові**, або **трофічні, ланцюги**.

Кожен учасник харчового ланцюга посідає свій **трофічний рівень**. На самому початку трофічного ланцюга перебувають організми, які нікого самі не поїдають. Вони, навпаки, створюють основу харчування для всієї екосистеми. Це автотрофні організми, які, як правило, здатні до фотосинтезу, тобто зелені рослини та водорості. Вони належать до трофічного рівня **продуцентів**. Ними харчуються рослиноїдні

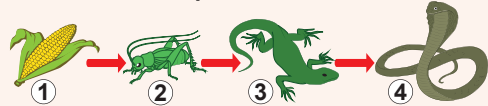
організми, яких називають **консументами** першого порядку. Консументами першого порядку харчуються консументи другого порядку і так далі, аж до тих хижаків (консументів вищих порядків), якими вже ніхто не харчується. Щоправда, навіть консументи вищого порядку після смерті можуть слугувати їжею для так званих **детритофагів** — організмів, які харчуються органічним матеріалом, що розкладається. Детритофаги, своєю чергою, можуть слугувати їжею для інших організмів, тим самим починаючи новий ланцюг харчових зв'язків. Аби відрізнити харчові ланцюги, що починаються з живих автотрофних організмів, від харчових ланцюгів, які починаються з їх решток, перші називають **пасовищними харчовими ланцюгами**, а другі — **детритними** (рис. 51.1). Детритофагів не варто плутати з **редуцентами** — сапротрофними грибами й бактеріями, які розкладають мертву органіку до найпростіших неорганічних сполук, виводячи її в такий спосіб із ланцюгів живлення в екосистемі.

Спробуйте тепер самі вигадати кілька прикладів трофічних ланцюгів. Ви переконаєтеся, що навіть за найбагатшої фантазії практично неможливо скласти харчовий ланцюг, який мав би більше 5-ти ланок. Це не випадковість, а одна з найважливіших екологічних закономірностей, що науково обґрунтована з погляду закону збереження енергії. Річ у тім, що в процесі переходу з одного рівня трофічного ланцюга на інший завжди втрачається значна частина енергії — близько 90 %. Це пов'язано, по-перше, із тим, що більшість поглинутої енергії витрачається консументами на власні потреби, а також на пошук, поглинання та перетравлення їжі й у результаті розсіюється у вигляді теплоти. По-друге, такі втрати зумовлені тим, що перетворення енергії в біохімічних процесах ефективно не на 100 %. По-третє, не всі організми одного трофічного рівня поїдаються: деякі вмирають своєю смертю, розкладаються до найпростіших неорганічних сполук і виводяться з трофічного ланцюга. Від первинних виробників біомаси в екосистемі — зелених рослин — до трав'яїдних тварин доходить лише 10 % енергії; до наступного рівня — хижаків — 10 % від 10 %, тобто лише 1 % від вихідної кількості енергії. Тому такий ланцюг не можна подовжувати безкінечно: рано чи пізно енергії в екосистемі просто не вистачить для формування наступного трофічного рівня.

Харчові мережі виникають, коли трофічні ланцюги перетинаються

У природі майже не буває випадків, коли організм входить до складу лише одного харчового ланцюга: кожна жива істота пов'язана харчовими зв'язками з безліччю інших видів. Зайців їдять не тільки вовки, а й лиси та яструби; синиці харчуються не тільки комахами, а й насінням і плодами рослин. У результаті сукупність харчових ланцюгів формує складну структуру взаємин —

Пасовищний харчовий ланцюг



Детритний харчовий ланцюг

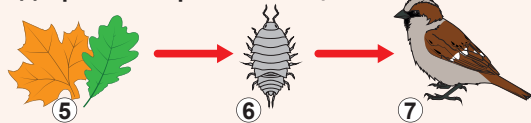


Рис. 51.1. Харчові ланцюги

1. Кукурудза (продуцент).
2. Сарана (консумент I порядку).
3. Ящірка (консумент II порядку).
4. Змія (консумент III порядку).
5. Опале листя (рештки продуцентів).
6. Мокриця (консумент I порядку).
7. Горобець (консумент II порядку).



Рис. 51.2. Морська харчова мережа

трофічну (харчову) мережу. Спрощена морська харчова мережа зображена на рисунку 51.2.

Навіть у найпростішій екосистемі харчові мережі можуть бути дуже складними та заплутаними. Усі організми мають різноманітні харчові вподобання, окрім того, багато організмів можуть належати до кількох трофічних рівнів водночас. Це, наприклад, стосується всеїдних організмів, зокрема ведмеда чи людини. Ба більше, організми можуть входити водночас до пасовищних і детритних харчових ланцюгів, ще більше ускладнюючи загальну картину.

Екологічні піраміди показують кількісні співвідношення між трофічними рівнями

Співвідношення між кількісними характеристиками трофічних рівнів в екосистемах зручно подати графічно, у вигляді пірамід, подібних до зображених на рисунку 51.3, А. Основу екологічної піраміди утворюють продуценти, над ними розташовуються консументи першого порядку, ще вище — другого й так далі. Розмір сходинки піраміди відповідає величині показника, який цікавить еколога, наприклад, чисельності особин чи їхній спільній біомасі.

Згадаймо, що в процесі переходу з одного трофічного рівня на інший значна частина енергії втрачається та розсіюється у вигляді теплоти. Вважають, що на наступний трофічний рівень переноситься близько 10 % енергії, хоча ця цифра досить приблизна. Це означає, що коли зобразити у вигляді піраміди сумарну енергію кожного трофічного рівня, то кожна наступна сходинка матиме приблизно в 10 разів меншу площу, ніж попередня. Точно визначити потенційну енергію всіх живих організмів на практиці неможливо, зате можна обчислити кількість організмів чи оцінити їхню сумарну масу. Екологічні піраміди, що зображують ці величини, так і називають — **піраміди чисельності та піраміди біомаси.**

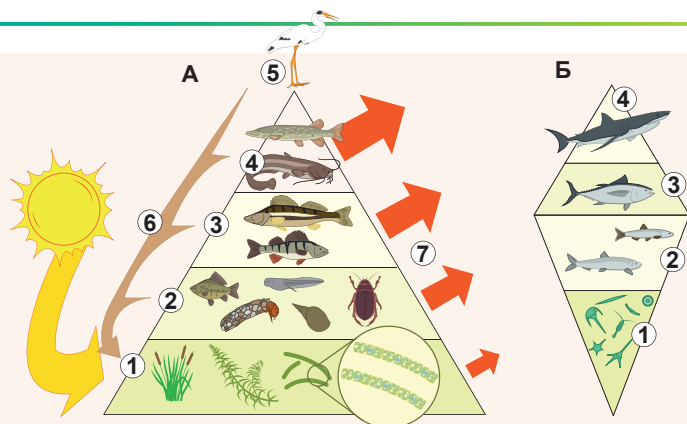


Рис. 51.3. Харчові піраміди

А. Харчова піраміда ставка.
Б. Перевернута піраміда біомаси.

1. Продуценти.
2. Консументи I порядку.
3. Консументи II порядку.
4. Консументи III порядку.
5. Консумент IV порядку.
6. Редуценти.
7. Втрати енергії.

Піраміди чисельності та біомаси, попри відносну простоту їх побудови, не завжди зручні для відображення реальної ситуації в екосистемі. По-перше, чисельність організмів на різних трофічних рівнях може неабияк різнитися: спробуйте самі зобразити піраміду чисельності для екосистеми, у якій кит харчується мікроскопічним зоопланктоном! До того ж, піраміда чисельності часто виявляється перевернутою, наприклад, у випадку харчових ланцюгів, що включають паразитів, чи коли листя великих дерев слугує їжею дрібним рослиноїдним комахам. Піраміда біомаси позбавлена цих недоліків, але в деяких випадках також буває перевернутою. Це характерно, наприклад, для багатьох водних екосистем, де великі організми-довгожителі харчуються дрібним фітопланктоном, що швидко розмножується (рис. 51.3. Б). У кожний окремий момент часу біомаса планктону, що є в екосистемі, може виявитися меншою за біомасу верхніх трофічних рівнів, але висока продуктивність фітопланктону робить цю систему стабільною.

Піраміда енергії, якщо вона справді враховує всі компоненти екосистеми, завжди має пірамідальну форму, оскільки енергія на кожному наступному рівні не може взятися нізвідки, зате може незворотно розсіятися у вигляді теплоти.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1** У більшості харчових ланцюгів людина посідає місце
A продуцента **B** редуцента **B** детритофага
Г консумента вищого порядку **Д** детриту
- 2** Прикладом пристосування, що утворилося в результаті коєволюції, може слугувати
A однакова форма тіла в дельфінів і риб
B однакові пристосування для польоту в кажанів і птахів
B здатність деяких видів метеликів створювати свої ультразвукові сигнали, щоб заплутати кажанів
Г довга шия в жирафа
Д довге хутро та пухнастий хвіст у полярної лисиці
- 3** Піраміда біомаси може бути перевернутою, якщо
A на великому хижаку живуть дрібні паразити
B на дереві харчується велика популяція попелиць
B великі консументи-довгожителі харчуються продуцентами, що швидко гинуть
Г в екосистемі наявні детритофаги
Д це харчовий ланцюг пасовищного типу
- 4** Припустімо, у деякій лісовій екосистемі сумарна біомаса продуцентів становить 1000 тонн. Ґрунтуючись на правилі екологічної піраміди, спільна біомаса консументів другого порядку в цій екосистемі становить приблизно
A 100 000 тонн, оскільки консументів завжди більше, ніж продуцентів
B 1000 тонн, оскільки біомаса всіх трофічних рівнів в екосистемі приблизно однакова
B 10 тонн, оскільки консументів другого рівня приблизно в 100 разів менше, ніж продуцентів
Г 100 кг, оскільки на кожний наступний трофічний рівень зазвичай переходить 1 % енергії
Д 810 тонн, оскільки на кожний наступний трофічний рівень зазвичай переходить 90 % енергії

- 5 Харчові ланцюги, що починаються з мертвих органічних залишків, називають
А пасовищними Б детритними В трофічними
Г перевернутими Д органічними

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6 Наведіть приклади трофічних ланцюгів однієї наземної й однієї морської екосистеми.
- 7 Чому в типовому харчовому ланцюгу не може бути 6 чи 7 ланок?
- 8 Схарактеризуйте два приклади екосистем, що матимуть перевернуті піраміди чисельності.
- 9 У сатиричній казці Фазіля Іскандера «Кролики та удави» описано систему харчових стосунків, у якій удави поїдають кролів, попередньо їх загипнотизувавши. Одного разу кролі винаходять спосіб урятуватися від гіпнозу, відтак удави втрачають можливість полювати. Запропонуйте два різні сценарії подальшого перебігу подій у такій екосистемі.
- 10 У чому принципова відмінність за типом живлення між продуцентами, консументами та редуцентами? До якого трофічного рівня треба віднести детритофагів, ураховуючи їхній тип живлення?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11 Піраміди енергії мають низку переваг порівняно з пірамідами чисельності та біомаси, проте їх побудова пов'язана з додатковими зусиллями. Які додаткові дані потрібні для побудови пірамід енергії?
- 12 Як було з'ясовано, що між рівнями харчового ланцюга переноситься лише 10 % енергії? Чи можна це підтвердити експериментально?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13 Яке практичне застосування мають екологічні піраміди? Які проблеми та труднощі пов'язані з їх побудовою та застосуванням?
- 14 Чому принцип Чорної Королеви в боротьбі між хазяїном і паразитом краще реалізується в роздільностатевих організмів, ніж у тих, що розмножуються нестатевим чи є гермафродитами?



Костянтин Надєїн

Закінчив Харківську загальноосвітню школу № 26 у 1998 році. Переможець Всеукраїнських олімпіад із біології. Навчався в Харківському національному університеті імені В. Н. Каразіна. Захистив дисертацію на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук у Зоологічному інституті в Санкт-Петербурзі. Зараз — науковий співробітник відділу систематики і біогеографії Німецького ентомологічного інституту в Мюнхенберзі.

Доповнення XI

Як рослини протистоять рослиноїдним тваринам?

Близько 450 млн років тому, коли перші рослини освоїли суходіл, почалася одна з найцікавіших і найзахопливіших історій у житті біосфери планети Земля. Ідеться про взаємодію рослин і тварин, яка з плином часу ставала все напруженішою, гострішою й витонченішою. Це триває донині, і ми на кожному кроці бачимо її прояви.

Мабуть, уже з моменту своєї появи рослини стали слугувати їжею для тварин. Звісно, рослини не могли дозволити їсти себе просто так і намагали-

ся усіляко цьому перешкоджати. У процесі еволюції вони винайшли безліч найрізноманітніших способів протистояти рослиноїдним тваринам, яких ще називають фітофагами.

Багато з-поміж цих способів загальновідомі. До них належить зовнішній механічний захист, що в буквальному розумінні слова на дає тварині їсти рослини. Це різноманітні колючки та шпичаки на стеблах і листі, як у кактусів, жалкі ворсинки, як у кропиви, насіння, вкрите твердою, майже кам'яною шкаралупою, як у кокосового горіха. А таке цікаве явище, як згортання листка у всім відомій мімоси, дає змогу рослині зменшити площу поверхні, доступної для тварини, чи навіть скинути дрібну комаху!

Багато рослин, на перший погляд, не мають жодних очевидних способів боротьби з тваринами, що їм загрожують. Проте це аж зовсім не так. Наприклад, звичайна сосна добре захищена від зазіхань іззовні. За спробу пошкодити її стовбур будь-яка комаха буде залита отруйною та в'язкою смолою майже без шансів на порятунок. А в клітинах багатьох рослин містяться дрібні та дуже гострі кристали солей Кальцію, які можуть спричинити больові відчуття у тварини, що їсть рослину, і навіть пошкодити її ротовий апарат, полегшуючи проникнення отруйних речовин і мікроорганізмів. Клітинні стінки деревних рослин спеціально потовщені та містять багато нестівної целюлози й лігніну, а в клітинах папоротей та хвощів є також оксид Силіцію, що значно утруднює перетравлення такої їжі. Навіть простий листок нерідко захищений доволі надійно. Крім колючок і голок, поверхню листка можуть вкривати різноманітні дрібні ворсинки та товстий шар воску, у якому в'язнуть щелепи дрібних рослиноїдних комах.

Рослини здатні виробляти величезну кількість різноманітних хімічних сполук, що перешкоджають поїданню цих рослин різними тваринами. Такий хімічний захист діє неабияк ефективно й різнобічно. Одні речовини роблять рослину чи її частини несмачними, інші — знижують харчову цінність, а треті — просто отруйні та можуть призвести до загибелі тварини чи ускладнити розвиток її личинок у рослині. До того ж, рослини навчилися відлякувати тварин ще на відстані за допомогою спеціальних речовин — репелентів. Тварини відчують такі речовини за неприємним запахом і не наважуються напасти на рослину.

Мабуть, найвишуканішим способом захисту є боротьба з рослиноїдними тваринами за допомогою інших тварин. Коли рослина піддається атаці рослиноїдної тварини, наприклад, комахи, вона виробляє леткі речовини, що приваблюють хижаків, які, своєю чергою, атакують фітофага. Таким чином, рослинам теж відомий принцип «ворог мого ворога — мій друг». Найбільше цим скористалися деякі види акацій. Аби не чекати щоразу на хижаків, вони винайшли власний постійний захист у вигляді мурах. Ці комахи постійно живуть на рослині (до того ж у спеціальних камерах) і за надане їм «житло» захищають рослину. Деякі пішли ще далі й, крім житла, ще й годують своїх охоронців, забезпечуючи цим собі надійний захист.

Гриби та мікроорганізми теж можуть бути в ролі захисників, і багато рослин користуються цим. Тому, хто наважився порушити цілісність рослини, вона може зробити неприємний сюрприз у вигляді отруйних речовин, що їх виробляють гриби, чи хвороб, що їх спричиняють патогенні бактерії.

Варто зазначити, що поява та розвиток нових способів перешкоджання поїданню тваринами рослин нерідко відбуваються в результаті так званої спільної еволюції — коеволуції. Рослина й тварина разом ніби винаходять способи захисту та нападу, досягаючи певного балансу й компромісу. Деякі рослини пішли шляхом меншого спротиву й дозволяють рослиноїдним тваринам уживати себе в їжу, щоправда, лише деякі частини, які спеціально для цього розвинені й таким чином відволікають від інших, життєво важливих, частин. Хитру тактику обрало багато трав'янистих рослин степів, саван і лук. Не здатні добре протистояти поїданню трав'янідними ссавцями, вони обрали простий спосіб компенсувати втрати: у слині трав'янідних містяться речовини, що стимулюють ріст трав'янистих рослин. Виходить, що чим більше їх їдять, тим більше вони ростуть! Мабуть, найпростіше уникають поїдання тваринами так звані епіфіти — рослини, що живуть на інших рослинах. Вони оселяються високо в кронах дерев тропічних лісів, де дістатися до них можуть лише одиниці. Подібно вчиняють проліски, що з'являються навесні: завдяки такому циклу розвитку вони уникають зустрічей із багатьма рослиноїдними тваринами.

§ 52. Колообіг речовин і елементів

В екосистемах наявний потік енергії та колообіг речовин

У попередньому параграфі ми з'ясували, що в екосистемах спостерігається лінійний потік енергії: сонячна енергія поглинається продуцентами й потім передається від одного трофічного рівня до іншого, підтримуючи існування екосистеми, та зрештою розсіюється у вигляді теплоти.

Зміна енергії в екосистемах (як, зрештою, і загалом у Всесвіті) підпорядковується законам термодинаміки. Перший закон термодинаміки (закон збереження енергії) стверджує, що енергія не утворюється нізвідки й не зникає безслідно, а здатна лише переходити з однієї форми в іншу. Стосовно екосистем це означає, що вся енергія, яка міститься на всіх трофічних рівнях у вигляді хімічних зв'язків у живих і мертвих організмах, колись була енергією, яку вловили автотрофні організми.

Відповідно до другого закону термодинаміки теплова енергія не може бути використана живими організмами для виконання роботи, тому в екосистемах немає «колообігу» енергії. На відміну від енергії, хімічні елементи в екосистемах беруть участь у складних колообігах, живі організми включають їх до свого складу та повертають назад у довкілля. Розглянемо колообіг двох найважливіших хімічних елементів — Карбону та Нітрогену.

У колообігу Карбону беруть участь усі живі організми на планеті

Карбон є основою всіх органічних сполук і входить до складу всіх без винятку живих організмів, тому роль цього елемента для життя важко переоцінити. Карбон

перебуває в природі в різних формах: у складі викопних вуглеводнів (нафта, природний газ), простих неорганічних сполук (вуглекислий газ, карбонати) і, звісно, у складних органічних сполуках у живих організмах. В атмосфері Карбон перебуває переважно в складі вуглекислого газу й метану, у літосфері — у вигляді вугілля, нафти, карбонатів, графіту та інших сполук.

Колообіг Карбону (рис. 52.1) в екосистемах пов'язаний із двома основними процесами — **фіксацією вуглекислого газу в процесі фотосинтезу** та його **поверненням в атмосферу під час дихання**. Автотрофні організми, наприклад, рослини й водорості, здатні включати неорганічний вуглекислий газ до складу цукрів та інших органічних речовин. Виділення вуглекислого газу назад в атмосферу відбувається в процесі дихання живих організмів і розкладання мертвої органіки.



Рис. 52.1. Колообіг Карбону в природі

У більшості стабільних екосистем процеси фіксації вуглекислого газу та дихання збалансовані. Рослини поглинають CO_2 , але їх поїдають тварини чи вони відмирають і розкладаються за участю редуцентів, що супроводжується виділенням такої самої кількості CO_2 назад в атмосферу. Виняток становлять ті екосистеми, у яких біомаса в певний спосіб вилучається з колообігу. Насамперед це стосується морських екосистем, у яких мертві організми опускаються на дно, де гниття уповільнене через низькі температури та високий тиск. Серед наземних екосистем подібне характерне, наприклад, для боліт. А от тропічні ліси, попри те, що поглинають десятки гігатонн вуглекислого газу на рік, стільки ж виділяють назад в атмосферу. Це в жодному разі не означає, що ліси некорисні для планети й що їх вирубування ні до чого поганого не призводить: у складі їхньої біомаси є величезна кількість Карбону, і в результаті використання деревини весь цей Карбон повертається назад до колообігу!

Колообіг Карбону останнім часом привертає особливу увагу. Річ у тім, що вуглекислий газ і метан, разом із деякими іншими газами та водяною парою, спричиняють так званий **парниковий ефект** (рис. 52.2), який призводить до глобального потепління й зміни клімату. Протягом мільйонів років Карбон живих організмів виводився з екосистем у вигляді копалин — вугілля, нафти та газу. Інтенсивне спалювання цих корисних копалин і вирубування лісів останні півтора-два століття призвели до порушення карбонового балансу та підвищення концентрації вуглекислого газу в атмосфері. Вуглекислий газ слугує таким собі атмосферним теплоізолятором для планети, оскільки не пропускає теплового випромінювання від її поверхні. Це може призвести до зростання середньої температури, серйозних змін клімату та стихійних лих.

Колообіг Нітрогену неможливий без бактерій

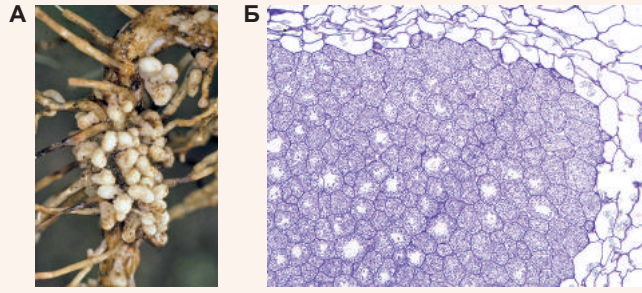
Нітроген — один із найважливіших елементів, що входять до складу живих організмів. Повітря, яким ми дихаємо, на 78 % складається з азоту, але в ньому Нітроген перебуває у формі, у якій не може бути використаний живими організмами (адже сама назва «азот» перекладається з грецької як «безжиттєвий»). Це тому, що зв'язок між двома атомами Нітрогену в молекулі N_2 дуже сильний, і щоб розірвати його, потрібна значна кількість енергії.

У промисловості для того, щоб розірвати зв'язки в цій молекулі, наприклад, для виробництва амоніаку, потрібні висока температура, тиск і каталізатор. У природі з цим завданням можуть упоратися лише деякі ґрунтові мікроорганізми — **азотфіксуючі бактерії**.



Рис. 52.3. Бульбочки азотфіксуючих бактерій на корінні сої

А. Зовнішній вигляд.
Б. Поперечний переріз кореневої бульбочки. Видно рослинні клітини, наповнені бактеріями-симбіонтами (фіолетові).



Вони зв'язують атмосферний азот і переводять його в доступну для засвоєння рослинами форму. Багато азотфіксуючих бактерій живуть у симбіозі з рослинами. Деякі, наприклад, формують бульбочки на корінні представників родини Бобові (гороху, квасолі та інших рослин), але є й вільноживучі ґрунтові азотфіксатори (рис. 52.3).

Загалом більшість ключових етапів колообігу Нітрогену (рис. 52.4) в природі так чи так пов'язана з діяльністю бактерій. Так звані **нітрифікуючі бактерії**

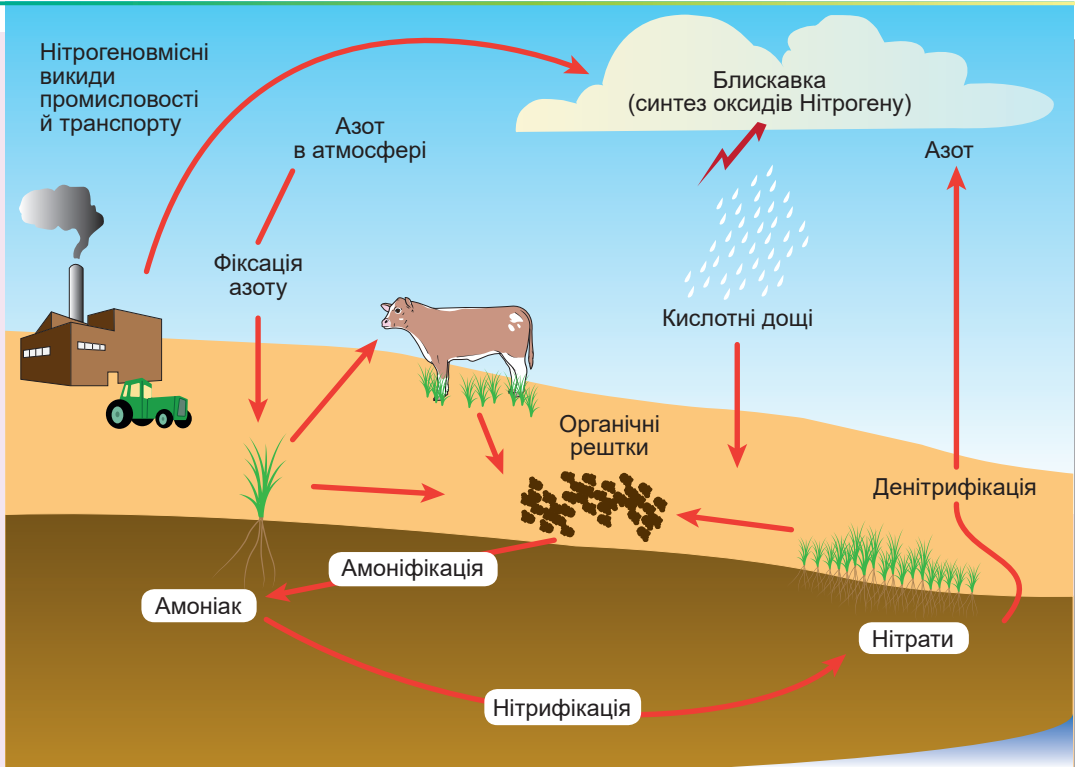


Рис. 52.4. Колообіг Нітрогену в природі

перетворюють амоніак, що утворюється азотфіксувальними бактеріями, на нітри-ти та нітрати, які рослини можуть використовувати для синтезу нітрогеновмісних органічних сполук — амінокислот, нуклеотидів, хлорофілу та інших. Тварини отримують сполуки Нітрогену, поїдаючи рослини чи інших тварин.

Нітроген із мертвих організмів чи відходів життєдіяльності тварин повертається в довкілля. Складні органічні сполуки в процесі **амоніфікації** розпадаються з утворенням амоніаку. Як нам уже відомо, амоніак може піддаватися **нітрифікації** з утворенням нітратів та нітритів і в такому вигляді знову поглинатися рослинами. З другого боку, частина нітратів та нітритів піддається **денітрифікації** з утворенням молекулярного азоту та газоподібних оксидів Нітрогену, які повертаються в атмосферу.

Таким чином, основні етапи колообігу Нітрогену можна подати у вигляді такої послідовності: зв'язування атмосферного азоту азотфіксувальними бактеріями з утворенням амоніаку → нітрифікація амоніаку з утворенням нітратів і нітритів → поглинання останніх рослинами та включення до складних органічних сполук → поширення сполук Нітрогену трофічними рівнями екосистеми → утворення амоніаку з відходів життєдіяльності організмів і мертвої органіки в результаті амоніфікації → нітрифікація з утворенням нітратів і нітритів → повернення в харчовий ланцюг чи денітрифікація з утворенням N_2O та N_2 .

Людина стала невіддільною частиною в колообігу Нітрогену

Кількість Нітрогену, що зв'язується ґрунтовими мікроорганізмами, уже давно не забезпечує потреб аграрної промисловості. У наш час унесення до ґрунту азотних добрив є необхідною умовою існування сільського господарства, а їхнє виробництво зв'язує понад 80 млн тонн атмосферного азоту на рік. Для порівняння: ґрунтові бактерії зв'язують на рік близько 100 млн тонн азоту.

Цікаво, що до початку ХХ століття не було технологій промислового зв'язування азоту, але людина за сто років навчилася виробляти азотні добрива в кількостях, що наближаються до масштабів фіксації азоту в усій біосфері. Однак це призвело до нових проблем, пов'язаних із забрудненням довкілля. Одна з них виникає при змиванні азотних добрив в озера та інші водойми. Наслідком цього є **евтрофікація** — значне збільшення вмісту у водоймах мінеральних речовин. Унаслідок евтрофікації спочатку відбувається активне розмноження мікроскопічних водоростей і ціанобактерій (фітопланктону), що називають цвітінням води. Це знижує прозорість води та спричиняє брак світла для підводних рослин. Після відмирання фітопланктону й рослин гниття їхніх решток знижує концентрацію кисню у воді, призводячи до загибелі водних тварин від задухи. Зрештою різноманітність видів в екосистемі істотно зменшується, а такі водойми поступово перетворюються на болота.

Інша проблема пов'язана із забрудненням повітря оксидами Нітрогену, наприклад, тими, що утворюються у двигунах внутрішнього згорання під дією високої температури та тиску. Унаслідок реакції цих оксидів з водою утворюються нітратна та нітритна кислоти, що може призвести до випадання **кислотних дощів**, які є серйозною загрозою для довкілля. Результатом випадання кислотних дощів є суттєве збільшення кислотності ґрунту й води. Таке закислення спричиняє зменшення чисельності рослин в екосистемах. Харчові мережі починаються саме з рослин, тому їхня загибель змінює всю екосистему, призводячи до вимирання значної частини тварин і мікроорганізмів. У такий спосіб людська діяльність впливає навіть на віддалені природні угруповання.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Відповідальними за парниковий ефект переважно є такі два гази, як
А водень і пропан Б метан і вуглекислий газ
В кисень й азот Г аргон і радон Д азот і вуглекислий газ
- 2 До зв'язування атмосферного вуглекислого газу здатні
А тварини Б молочнокислі бактерії
В азотфіксувальні бактерії Г ціанобактерії Д цвілеві гриби
- 3 Поглинають більше вуглекислого газу, ніж виділяють до атмосфери,
А тропічні ліси та коралові рифи Б болота й морські екосистеми
В екосистеми річок і струмків Г трав'янисті угруповання Д пустелі
- 4 Бульбочкові бактерії беруть участь у процесі зв'язування атмосферного
А азоту Б вуглекислого газу В амоніаку Г водню Д метану
- 5 Забруднення повітря оксидами Нітрогену небезпечно через
А зниження концентрації азоту в атмосфері
Б збільшення концентрації азоту в атмосфері
В збільшення концентрації амоніаку в атмосфері
Г зниження концентрації кисню в атмосфері
Д збільшення ризику випадання кислотних дощів

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6 Чому в екосистемах наявний потік, а не колообіг енергії? Чому для речовин є і потік, і колообіг?
- 7 Схарактеризуйте колообіг Карбону в природі. Які істоти є визначальними в підтриманні його збалансованості?
- 8 Які заходи можуть бути найефективнішими для зниження концентрації вуглекислого газу в атмосфері?
- 9 Чому екосистеми страждають від евтрофікації?
- 10 Традиційний спосіб підвищення родючості ґрунту пов'язаний із вирощуванням на ньому гороху та заорюванням його зеленої маси як добрива. Поясніть механізм цього способу підвищення родючості.

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11 Яка роль метану у виникненні парникового ефекту? Які заходи вживають для зниження його концентрації?
- 12 У чому небезпека кислотних дощів для існування екосистем?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13 Не всі вчені погоджуються з тим, що глобальне потепління пов'язане з діяльністю людини та є небезпекою для біосфери. Наведи аргументи обох сторін у дискусії про роль людини у збільшенні парникового ефекту.
- 14 За час історії Землі концентрація вуглекислого газу в атмосфері значно змінювалася. Поясни, на підставі яких даних це було встановлено та з чим пов'язані ці зміни.

§ 53. Екологічні фактори

Екологічні фактори відрізняються за походженням

Ви вже знаєте, що будь-який організм в екосистемі перебуває в постійній взаємодії з іншими організмами та довкіллям. Усі властивості довкілля, що впливають на організм, називають **екологічними факторами**. Розрізняють біотичні, абіотичні й антропоічні фактори. Під **біотичними** факторами розуміють вплив інших живих організмів, під **абіотичними** — вплив неживої природи. Поняття **антропоічних** (антропогенних) факторів об'єднує в собі будь-які впливи, пов'язані з діяльністю людини.

Прикладами абіотичних факторів є всі чинники неживої природи: кліматичні (температура, вологість, тиск повітря, вітер), хімічні (солоність і кислотність води, хімічний склад ґрунту), фізичні (світло, шум, радіоактивне випромінювання). Біотичні фактори — це всі форми взаємодії з іншими живими організмами (харчові зв'язки, конкуренція, вплив патогенних мікроорганізмів і паразитів). Антропоічні (антропогенні) фактори можуть стосуватися як прямого впливу людини (полювання на тварин, вирубування лісу, збирання грибів), так і опосередкованого — через зміну умов довкілля (радіаційне й хімічне забруднення, зміна клімату й місць проживання).

Кожен екологічний фактор має межі інтенсивності, у яких організм може існувати. Верхнє значення інтенсивності, вище за яке життя стає неможливим, має назву **максимум фактора**, а нижнє, відповідно, — **мінімум**. Інтервал між максимумом і мінімумом — це **діапазон толерантності**, чи **межі витривалості**, виду. Найсприятливіше значення екологічного фактора — це його **оптимум**, а зона найближчих до нього значень — **зона оптимуму** (рис. 53.1).

Є різні закономірності дії екологічних факторів

У середині XIX століття німецький учений **Юстус фон Лібіх** зацікавився факторами, що впливають на ріст рослин. Він виявив, що коли рослинам не вистачало в ґрунті якогось одного елемента, то їхній ріст припинявся, незалежно від наявності чи навіть надлишку інших речовин. Лібіх сформулював цей **закон мінімуму** так: «Урожай визначається речовиною, що перебуває в мінімумі». Наприклад, брак Нітрогену в ґрунті не можна компенсувати внесенням калійних добрив, а брак Калію — надлишком Фосфору. Якщо рослинам бракує і Калію, і Нітрогену, то лімітувальним буде той елемент, якого бракує більше. Закон Лібіха можна розширити, включивши до нього температуру, світло, хімічний склад повітря, води та ґрунту — тобто будь-які екологічні фактори, що обмежують ріст і розвиток живих організмів. Такі фактори називають **лімітувальними**.

Закон Лібіха іноді образно представляють у вигляді бочки з дошками різної

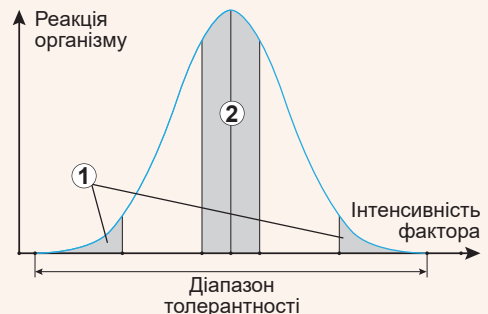


Рис. 53.1. Схема впливу різної інтенсивності екологічного фактора на життєдіяльність організму

1. Зона пригнічення. 2. Зона оптимуму.

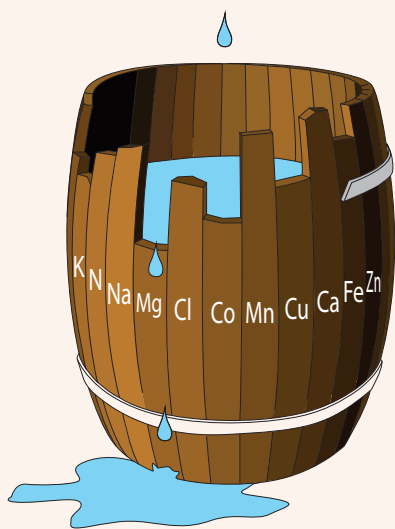


Рис. 53.2. Бочка Лібіха

довжини. Цю модель так і називають — **бочка Лібіха** (рис. 53.2). Якщо налити в таку бочку води, то рівень останньої визначатиметься лише тією дошкою, яка закінчується нижче за інші. Ця дошка й буде лімітувальним фактором.

Згадаймо, що для кожного екологічного фактора є як мінімум, так і максимум значення інтенсивності, за яких може існувати організм. Через понад півстоліття після відкриття Лібіха, 1913 року, американський еколог **Вільям Шелфорд** розширив закон мінімуму Лібіха, зазначивши, що лімітувальним може бути також фактор, що перебуває в надлишку (у максимумі). Цю закономірність називають **законом толерантності**. Надлишок води може так само обмежувати розвиток рослин, як і її брак, а надто висока температура шкідлива для організмів, як і надто низька. На організм одночасно діє багато факторів, але визначальним для його існування буде саме той, що найбільше відхиляється від оптимального значення.

Закони Лібіха та Шелфорда не є непорушними законами природи й у деяких випадках потребують уточнення. Наприклад, вони не враховують взаємодію факторів, тобто тих ситуацій, коли один фактор розширює межі стійкості до іншого: збільшення поливу може підвищити стійкість рослин до високих температур, а брак амінокислоти фенілаланіну в їжі можна компенсувати надлишком амінокислоти тирозину. З другого боку, якщо якогось фактора замало, це може негативно позначитися на життєздатності організму загалом і підвищити чутливість до браку інших факторів. Так, наприклад, голодування знижує імунітет і підвищує сприйнятливність до інфекційних хвороб. Крім того, закони Лібіха та Шелфорда застосовують лише до стабільних систем, що перебувають у стійкому стані: якщо система нестійка та постійно змінюється, то лімітувальними можуть по чергово ставати різні фактори.

Поняття «екологічна ніша» та «місцепроживання» відрізняються

Перш ніж перейти до наступного екологічного принципу, потрібно ознайомитися з одним із найважливіших понять екології — поняттям екологічної ніші. **Екологічна ніша** — це сукупність факторів існування біологічного виду, у межах яких він може перебувати та відтворюватися необмежено довго. Інакше кажучи, екологічна ніша — це умовне місце, яке займає в екосистемі вид, включаючи його положення в трофічних ланцюгах, вимоги до факторів середовища, зв'язки з іншими організмами й інші параметри. Графічно екологічну нішу можна визначити як ділянку багатовимірної графіки,

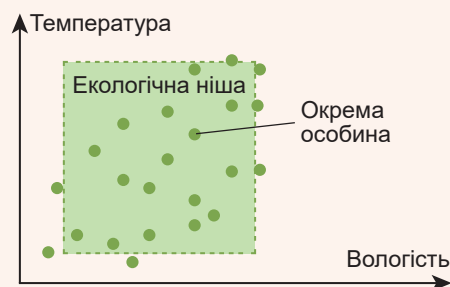


Рис. 53.3. Двовимірна модель екологічної ніші

Юстус фон Лібіх

Народився 1803 року в німецькому місті Дармштадт. Освіту здобув у Боннському та Ерлангенському університетах. Працював у Гіссенському та Мюнхенському університетах. Був президентом Баварської академії наук. Лібіх передусім відомий як хімік, який розробив радикальну теорію органічної хімії, досліджував багато органічних і неорганічних речовин, процеси каталізу тощо. Біологи поцінують Лібіха як автора теорії мінерального живлення рослин і творця агробіохімії. Учений створив наукові основи підвищення родючості ґрунтів і розробив перші в історії людства добрива. Помер учений у Мюнхені 1873 року.



у якому кожна координатна вісь — це інтенсивність екологічного фактора, і на кожній із них відкладено значення, у межах яких можливе існування виду, тобто діапазон толерантності. На рисунку 53.3 зображено двовимірну модель екологічної ніші, що визначається оптимальними значеннями температури й вологості.

Екологічну нішу не треба плутати з місцепроживанням виду. **Місцепроживання** — це сукупність усіх екологічних факторів, що діють на певній території. За образним висловлюванням одного з фундаторів екології, американського ученого **Юджина Одума**, місцепроживання — це «прописка» виду, а екологічна ніша — це його «фах». Одне й те саме місцепроживання може слугувати домівкою для багатьох різних видів, але в межах однієї екосистеми одну екологічну нішу може займати лише один вид.

Для прикладу стисло схарактеризуємо екологічну нішу людини. Людина — суходільна істота, поширена в усіх кліматичних зонах і поясах, переважно на висотах від 0 до 3500 метрів над рівнем моря. Вона характеризується низьким ступенем біологічної спеціалізації, всеїдністю та тенденцією до створення й використання у своїх цілях штучних екосистем. Завдяки будівництву ефективних сховищ і застосуванню штучної теплоізоляції (одягу) людина значно розширила межі своєї витривалості. У природі людина практично не має природних ворогів, а сама в більшості трофічних ланцюгів є консументом найвищого порядку. Продовжувати цей опис можна було б і далі, включаючи всі можливі екологічні фактори, що впливають на існування людини.

Принцип конкурентного виключення робить екологічні ніші унікальними

Уявіть собі, що існує якийсь біологічний вид, який перебуває там само, де й людина, харчується тими самими продуктами, що й людина, будує такі самі житла та використовує таке саме знаряддя, що й людина. Як ви гадаєте, чи довго триватиме мирне співіснування цього виду та людини? Найімовірніше, один із них неодмінно буде витіснений іншим у результаті найжорстокішої конкуренції.

Якщо два види співіснують в екосистемі — отже, їхні екологічні ніші чимось відрізняються. Два види не можуть займати ту саму екологічну нішу тривалий час. Це правило було сформульоване радянським ученим **Георгієм Гаузе** й має назву **принцип конкурентного виключення**, або **принцип Гаузе**. Щоб уникнути конкуренції, види зі схожими екологічними нішами часто розподіляють ресурси, наприклад, проявляють активність у різний час доби чи займають різні яруси в лісових екосистемах. Такий розподіл є в різних видів лісових співунів Північної Америки (рис. 53.4).



Рис. 53.4. Різноманіття місцепроживань американських лісових співунів

Хоча їжа й умови існування в різних видів американських лісових співунів дуже подібні, однак вони мешкають і харчуються в різних місцях крон дерев у лісі, аби уникнути конкуренції.

Принцип Гаузе суворо дотримується в більшості екосистем, але й із нього, можливо, є нечисленні винятки. Так званий **планктонний парадокс** полягає в тому, що планктон складається з організмів багатьох видів із дуже схожою біологією, що співіснують на тій самій території, тобто, можливо, займають одну екологічну нішу. До сьогодні цей феномен до кінця не розгадано: деякі вчені вважають планктонний парадокс винятком із принципу Гаузе, натомість інші переконані, що середовище перебування планктону дуже мінливе й створює умови для почергового домінування різних біологічних видів.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 До біотичних належить такий екологічний фактор, як

А солоність води	Б шум від автотраси	В сонячне світло
Г наявність хижаків в екосистемі	Д радіаційне забруднення	
- 2 Ключова відмінність закону толерантності Шелфорда від закону мінімуму Лібіха в тому, що

А закон мінімуму Лібіха розширює закон толерантності Шелфорда, включаючи в себе абіотичні фактори
Б закон толерантності Шелфорда розширює закон Лібіха, включаючи в себе біотичні фактори
В закон Шелфорда розширює закон мінімуму Лібіха, включаючи фактори, що перебувають у максимумі
Г закон мінімуму Лібіха, на відміну від закону Шелфорда, поширюється лише на штучні екосистеми
Д ці два закони еквівалентні та різняться лише формулюваннями

- 3** Чи може один вид займати різні екологічні ніші в різних екосистемах?
А ні, бо це суперечить принципу конкурентного виключення Гаузе
Б ні, бо це суперечить законам Лібіха та Шелфорда
В ні, бо місцепроживання унікальне для кожного виду
Г ні, бо екологічні фактори в усіх екосистемах однакові
Д так, бо екологічні фактори, що діють у різних екосистемах, можуть значно відрізнятися
- 4** Поняття екологічної ніші та місцепроживання співвідносяться так:
А поняття екологічної ніші ширше, у нього входить місцепроживання виду, його трофічні зв'язки, спосіб життя та інші фактори
Б поняття місцепроживання ширше, воно включає в себе екологічну нішу виду та низку інших характеристик
В поняття місцепроживання застосовується лише до окремих організмів, а поняття екологічної ніші — до біологічних видів
Г поняття екологічної ніші стосується лише певної території, а поняття місцепроживання включає в себе територію та екологічні фактори, що діють на цій території
Д поняття місцепроживання й екологічної ніші рівнозначні
- 5** Діапазон між припустимим мінімумом і максимумом екологічного фактора називають
А оптимумом фактора **Б** витривалістю фактора
В лімітом фактора **Г** діапазоном толерантності **Д** зоною оптимуму

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Наведіть по два приклади біотичних, абіотичних та антропогенних факторів середовища, що впливають на картоплю на грядці.
- 7** Схарактеризуйте екологічну нішу вовка, звертаючи увагу на його місцепроживання, спосіб життя й харчування.
- 8** Наведіть два приклади дії закону Лібіха.
- 9** Які обмеження притаманні правилам Лібіха та Шелфорда?
- 10** І птахи, і кажани здатні до польоту й харчуються комахами, але при цьому можуть співіснувати на одній території, не витісняючи один одного. Чи не суперечить це принципам конкурентного виключення Гаузе?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Чому один екологічний фактор не може повністю компенсувати відсутність іншого?
- 12** Чи для всіх екологічних факторів можна побудувати криву із зоною оптимуму? Які фактори можуть діяти інакше?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Крім екологічних закономірностей, розглянутих у цьому параграфі, є багато інших. Сформулюй та поясни їх.
- 14** Досліди наукову діяльність одного зі згаданих учених-екологів: Юджина Одума, Георгія Гаузе, Юстуса Лібіха чи Віктора Шелфорда. Завдяки яким дослідженням вони з'ясували запропоновані екологічні закономірності?

§ 54. Стабільність екосистем

Стійкість — невіддільна властивість екосистем

Екосистеми — це складні структури, що функціонують як єдине ціле, у яких усі компоненти у той чи той спосіб взаємопов'язані. З одного боку, це забезпечує стійкість екосистем та їхню здатність до саморегуляції, з другого, — робить їх дуже чутливими до змін у будь-якому з компонентів. Виключення однієї ланки трофічної мережі неминуче позначається на всіх інших її учасниках; зникнення одного виду призводить до порушення рівноваги всієї системи.

Стійкість екосистем — це їхня здатність протистояти зовнішнім впливам. Стійкість можна розглядати у двох планах: як здатність опиратися змінам чи як здатність швидко відновлюватися після них. Перший вид стійкості називають **резистентною стійкістю**, а другий — **пружною**. Наприклад, листяні ліси в середньому мають більш високу резистентну стійкість до полум'я, ніж степи: пожежа в сухому степу виникає від однієї іскри та поширюється набагато швидше, ніж у вологому листяному лісі. Водночас степи мають вищу пружну стійкість до цього ж фактора: відновлення угруповань степових екосистем після пожежі відбувається протягом кількох сезонів, натомість повне відновлення лісової екосистеми може тривати багато десятиліть (рис. 54.1).

Екосистеми змінюються завдяки сукцесіям

Іноді замість вислову «стійкість екосистем» уживають слово «стабільність». Хоча деякі вчені вважають ці терміни різними, для нас відмінність між ними не принципова. Однак дуже важливо, щоб слово «стабільність» не вводило в оману: в жодному разі не йдеться про незмінність і постійність! Зміни в екосистемах — природний процес, не обов'язково пов'язаний із зовнішніми впливами. Одні угруповання живих організмів змінюються на інші, створюючи, своєю чергою, передумови для подальших змін. Наприклад, лісове озеро через відкладання органічних



Рис. 54.1. Низька пружна стійкість соснового лісу

За два роки після пожежі відновилася лише трав'яниста рослинність.

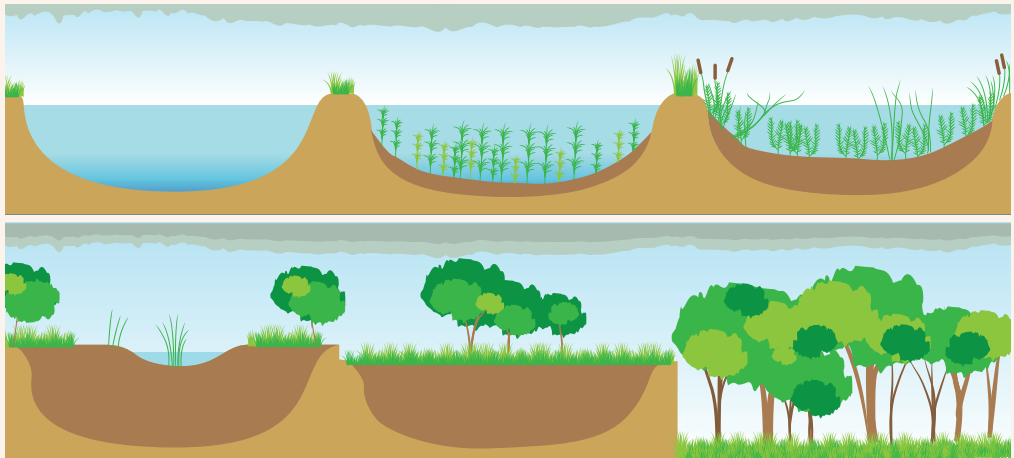


Рис. 54.2. Поступове перетворення озера на болото, болота на луку, а луки на ліс

залишків на дно мілішає та заболочується. Далі в болотній екосистемі відмерлі болотні мохи та інші рослини поступово формують шар ґрунту, на якому можуть рости лугові трави — і болото поступово перетворюється на луку. Лука, у міру формування потужного ґрунтового шару, заростає чагарниками, а згодом і деревами. Урешті-решт, на місці колишнього озера утворюється лісова екосистема (рис. 54.2). Інший приклад: вирубка в сосновому лісі в перший рік після зникнення дерев заростає травами й однорічними будяками, потім чагарниками та швидко-рослими листяними деревами, які з часом поступово витісняються хвойними.

Таку послідовну зміну угруповань на певній території називають **сукцесією**. Кожне угруповання живих організмів, що існує в цей момент, формує умови для існування наступних угруповань. Сукцесія завершується формуванням стійкої екосистеми, у якій немає внутрішніх передумов для подальших змін (у розглянутих нами прикладах такою екосистемою є ліс). Така дозріла стабільна екосистема має назву **клімаксної**. Клімаксна екосистема теоретично може існувати необмежено довго, якщо не станеться різкої зміни умов чи природного катаклізму, які зруйнують цю систему та зумовлять початок нової сукцесії.

Розрізняють первинну та вторинну сукцесії. Сукцесія може розпочинатися на територіях, де раніше не мешкали живі організми (скелі, потоки вулканічної лави, схили гір після сходження лавин, сипучі піски); таку сукцесію називають **первинною**. Ключовим фактором первинної сукцесії зазвичай є ґрунтоутворення, без якого неможлива поява складних угруповань живих організмів. Першими на безжиттєвих субстратах оселяються лишайники, які руйнують породу та збагачують її Нітрогеном, створюючи умови для появи мохів і найневибагливіших трав'янистих рослин. Далі, залежно від місцевих факторів, можуть з'являтися чагарники, дерева чи більш складні рослинні угруповання, у яких оселяються відповідні види тварин (рис. 54.3).

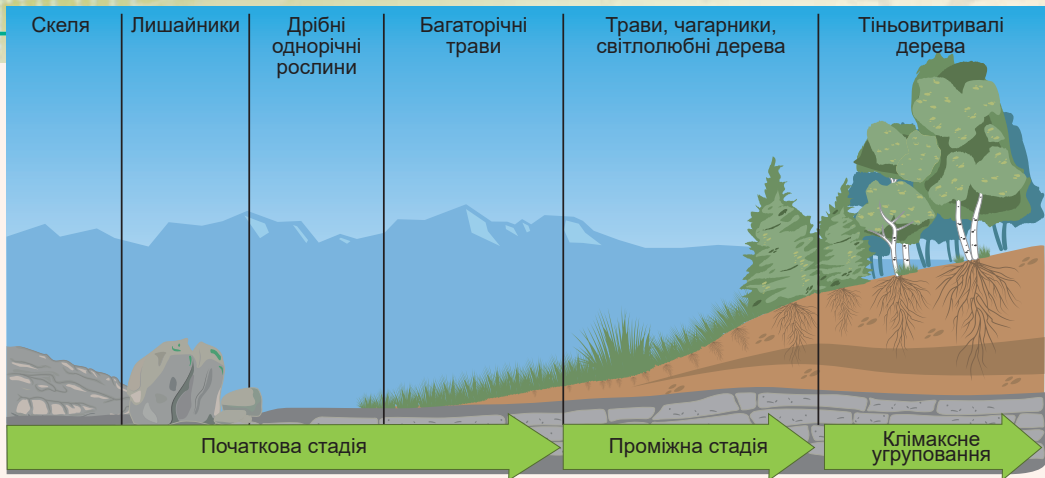


Рис. 54.3. Первинна сукцесія

Вторинна сукцесія виникає, наприклад, після пожежі чи іншої катастрофи, що зруйнувала екосистему, яка існувала на цій території раніше. Вторинна сукцесія відбувається швидше, оскільки не потребує ґрунтоутворення. До того ж організми чи їхні захищені форми (спори, насіння), що вижили в катастрофі, одразу стають основою для початку сукцесії. Однак повне відновлення дозрілої клімаксної екосистеми може тривати 100–300 років.

Видове різноманіття є умовою стійкості екосистем

Як ви гадаєте, яка держава буде стійкішою до зовнішніх і внутрішніх потрясінь — «бананова» республіка, економіка якої побудована лише на одному джерелі доходу, чи країна з багатьма розвиненими галузями промисловості? Відповідь на це запитання очевидна: що різноманітніша економічна діяльність у країні, то менший вплив на її добробут чинитимуть зовнішні фактори. Такий самий принцип діє й щодо екосистем: що складнішою є екосистема, тобто чим більше різних живих організмів і зв'язків між ними в ній є, то вона стійкіша. Зникнення одного виду чи будь-яке інше відхилення від рівноваги в такій системі може швидко компенсуватися завдяки іншим учасникам. Бідні на види угруповання (наприклад, агроценози, тобто створені людиною сільськогосподарські екосистеми) украй нестабільні. Тому агроценози потребують постійного втручання людини для їх підтримки. Усі знають, що відбувається за якийсь час із покинутою грядкою чи садом: нестабільний, бідний на види агроценоз швидко перетворюється на стабільнішу та багатшу на види, але неефективну з погляду людини екосистему, яка заростає бур'янами.

Цей приклад показує важливість однієї з ключових характеристик будь-яких екосистем і всієї біосфери загалом — **біологічного різноманіття**, або скорочено **біорізноманіття**.

Згідно із визначенням, запропонованим на конференції ООН у 1992 році, біологічне різноманіття — це варіабельність живих організмів зі всіх джерел. Зазвичай, коли говорять про біорізноманіття, передусім мають на увазі видове різноманіття, що не зовсім правильно. Термін «біорізноманіття» стосується як різноманіття організмів у межах виду, так і різноманіття самих видів і навіть різноманіття екосистем.

Видове різноманіття в екосистемі характеризується не лише кількістю видів, що в ній мешкають (хоча це, звісно, ключова характеристика), а й рівномірністю їх розподілу. Уявіть собі дві екосистеми, у кожній із яких мешкає по 100 тварин, що належать до 10 видів. В одній екосистемі чисельність тварин усіх видів приблизно однакова, тобто кожен вид представлений у середньому десятьма особинами. У другій — 90 зі 100 особин належать до одного виду, а інших видів є лише по одному представнику. Як ви гадаєте, у якій з екосистем біорізноманіття вище? Зрозуміло, у першій, бо за інших однакових умов відносна чисельність тварин кожного з видів у ній вища.

Для кількісної оцінки біорізноманіття було запропоновано багато різних індексів, але всі вони ґрунтуються на двох головних характеристиках — кількості видів в екосистемі та рівності їх розподілу.

Збереження біорізноманіття — одне з головних завдань сучасної охорони природи, визначене в Конвенції ООН про різноманіття (рис. 54.4). Цю Конвенцію було прийнято 1992 року. Її підписали більшість країн світу, зокрема й Україна. ООН також запровадила Міжнародний день біологічного різноманіття, який відзначають щороку 22 травня. Про вплив людини на біорізноманіття та про заходи щодо збереження останнього йтиметься в наступних параграфах.



Convention on
Biological Diversity

Рис. 54.4. Емблема Конвенції
ООН про біорізноманіття

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

1 Яка екосистема (за інших однакових умов) є стійкішою без втручання людини — лука чи пшеничне поле?

- А** без втручання людини екосистема луки стійкіша, оскільки в ній вище біорізноманіття
- Б** польова екосистема стійкіша, оскільки в ній менше біорізноманіття
- В** лука стійкіша до несприятливих абіотичних факторів, а поле — до біотичних
- Г** лука має вищу резистентну стійкість, а поле — пружну стійкість
- Д** обидві екосистеми однаково стійкі, якщо людина не втручається в їхнє існування

2 Сукцесія — це

- А** стійкість біологічного угруповання до впливу несприятливих абіотичних і біотичних факторів
- Б** здатність екосистеми повертатися у вихідний стан після змін, що в ній сталися
- В** здатність організмів з плином часу переходити на вищий трофічний рівень в екологічній піраміді
- Г** сезонні коливання чисельності живих організмів в екосистемі під дією абіотичних факторів
- Д** послідовна закономірна зміна угруповань на певній території

- 3** Ключову роль у ґрунтоутворенні на початкових етапах первинної сукцесії відіграють такі живі організми, як
А лишайники й мохи **Б** злаки й інші однодольні
В дерева й чагарники **Г** черви й комахи **Д** ссавці й птахи
- 4** Клімаксною називають екосистему,
А яка завершує сукцесію та в якій відсутні внутрішні передумови для подальшої зміни угруповань живих організмів
Б що містить перше угруповання організмів у первинній сукцесії, представлене переважно лишайниками та мохами
В у якій перевищена межа пружної стійкості до певного екологічного фактора
Г яка не здатна більше підтримувати своє існування й вимирає
Д що характеризується найменшим біорізноманіттям і найнижчою стійкістю
- 5** Біорізноманіття
А визначається лише кількістю біологічних видів, що мешкають на певній території
Б не залежить від кількості біологічних видів в екосистемі
В як термін позначає різноманіття живих організмів у межах виду, між видами й екосистемами
Г чим вище в екосистемі, тим нижча її резистентна стійкість
Д чим нижче в екосистемі, тим вища її пружна стійкість

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** У чому відмінність між пружною й резистентною стійкістю екосистем?
- 7** Схарактеризуйте вторинну сукцесію, яка починається із залишеної грядки на лісовому хуторі, зазначивши угруповання, що змінюють одне одне.
- 8** Чому в природі відбуваються сукцесії?
- 9** Чому біорізноманіття є одним із ключових факторів стабільності екосистем, і чому агроценози — дуже нестабільні екосистеми?
- 10** Які два показники є ключовими для визначення біорізноманіття в екосистемі? Які вони повинні мати характеристики для максимального біорізноманіття?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** В угрупованнях мікроорганізмів, як і в інших екосистемах, може спостерігатися сукцесія. Розкажи про те, як одні мікроорганізми змінюються на інші в різних середовищах перебування.
- 12** Чи змінюються угруповання живих організмів в агроценозах? Що є подібне й відмінне в проходженні сукцесій в агроценозах і природних екосистемах?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Остаточного не з'ясовано, у чому полягає причина біорізноманіття, тобто чому на Землі існує стільки різних біологічних видів. Спробуй розібратися в різних теоріях, що пояснюють цей феномен.
- 14** Із якою метою було прийнято Конвенцію ООН із питань біорізноманіття? Про що в ній ідеться?

§ 55. Біосфера як цілісна система

Біосфера об'єднує всі екосистеми Землі

Коли йшлося про екосистеми, то ми зауважували, що вони не обмежені розміром: і невеличке лісове озерце, і гігантський тропічний ліс можна розглядати як екосистему. Дуже важко провести чітку межу між різними екосистемами, оскільки їхні кордони зазвичай умовні й живі організми можуть легко їх перетинати та взаємодіяти з організмами з інших екосистем. Зрештою, усі екосистеми Землі пов'язані між собою спільною атмосферою, міграцією організмів, потоками речовини, енергії й іншими глобальними процесами. Уся сукупність екосистем Землі формує глобальну світову екосистему, яка має назву **біосфера**. Біосфера, як і будь-яка екосистема, містить біотичний та абіотичний компоненти — усіх живих істот планети й середовища їхнього перебування відповідно. Межі біосфери визначаються межами зустрічності живих організмів у воді, повітрі та в землі. Біосфера простягається від кількох кілометрів углиб земної поверхні, до 10–11 км углиб під водою та до 15–20 км у висоту в атмосфері (рис. 55.1). Межі ці приблизні, особливо в атмосфері, оскільки теоретично живі організми можуть траплятися на висоті озонового шару (20–30 км), вище за який ультрафіолетове випромінювання знищує все живе. Але ймовірність потрапляння навіть найдрібніших спор бактерій на таку висоту зовсім невелика¹. Більшість живих організмів мешкає в набагато вужчому шарі — від глибини в кілька метрів під землею до кількох десятків метрів над поверхнею Землі. У планетарних масштабах біосфера невелика: маса всієї біосфери (включаючи біотичний та абіотичний компоненти) становить лише 0,1 % маси Землі, а сумарна маса живих організмів — лише одну мільйонну маси біосфери, тобто лише одну мільярдну маси нашої планети. Однак живі організми (а також людина) є сьогодні одним із найважливіших геологічних факторів, що видозмінюють обличчя нашої планети.

Поняття «біосфера» запропонував австрійський учений **Едуард Зюсс** 1875 року, а найповніше розвинув концепцію біосфери у своїх працях **Володимир Вернадський** — видатний вітчизняний учений, перший президент Української академії наук.

Володимир Вернадський цікавився питаннями кристалографії, мінералогії, ґрунтознавства, геохімії й навіть історії. Це дало йому змогу розробити міждисциплінарну концепцію біосфери, що об'єднує знання з різних галузей науки. Можливо, якісь погляди Володимира Вернадського в наш час можуть здатися дещо абстрактними чи несучасними, але треба пам'ятати, що він працював над питаннями біосфери в 1920-ті роки, тобто близько ста років тому, і заклав підвалини для наступних досліджень у цій галузі.

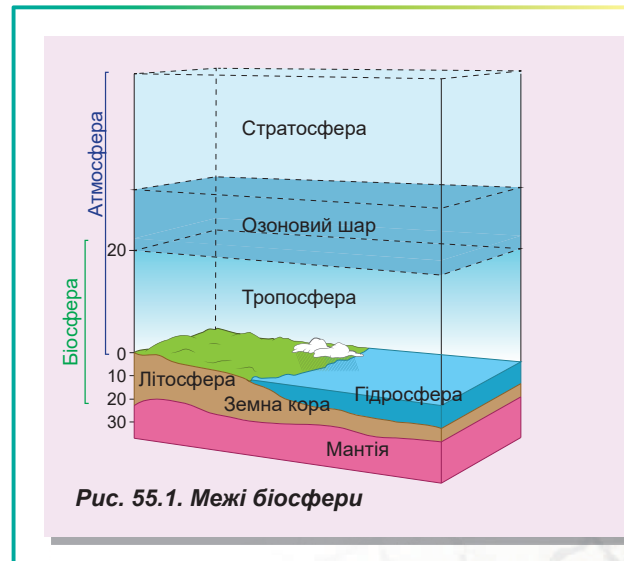


Рис. 55.1. Межі біосфери

¹ Утім у травні 2017 року життєздатні спори бактерій було знайдено на поверхні Міжнародної космічної станції. Тому верхню межу біосфери можна розширити до висоти 400 км.

Біосфера має унікальні властивості

Біосфера — не просто дуже велика екосистема: крім властивостей, спільних для всіх екосистем, вона має власні, унікальні властивості.

Цілісність. Біосфера як система складається з багатьох компонентів, але функціонує як єдине ціле, оскільки всі організми та середовища їхнього перебування так чи так пов'язані між собою.

Різноманіття. Водночас єдність компонентів біосфери характеризується величезним різноманіттям живих організмів і середовищ їхнього існування. Біосфера — найбагатша екосистема на Землі. Нині на нашій планеті мешкають 9–15 млн видів живих організмів, а загалом за всю історію біосфери в ній мешкали понад 100 млн видів.

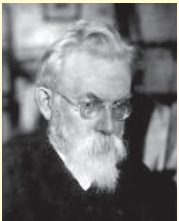
Стійкість і здатність до саморегуляції. Ця властивість є ключовою для існування життя на Землі й забезпечується тими самими механізмами, що й в окремих екосистемах, тільки в глобальному масштабі. Одним із найважливіших параметрів стійкості як окремих екосистем, так і біосфери загалом є біорізноманіття.

Централізованість. Володимир Вернадський підкреслював, що живі організми формують основу біосфери та є її центральним компонентом.

Наявність колообігу речовин і потоку енергії. Біосфера — відкрита система, тобто вона обмінюється речовиною й енергією з іншими системами. Насамперед це стосується, звісно, сонячної енергії, без надходження якої існування біосфери неможливе. Водночас надходження речовин у біосферу ззовні обмежене, тому ще одна її властивість — наявність механізмів, що забезпечують колообіг речовин. Саме колообіги забезпечують тривале існування біосфери без виснаження власних ресурсів.

Еволюція біосфери відбувається постійно

Біосфера — динамічна структура, що постійно змінюється. Володимир Вернадський приділяв значну увагу питанням еволюції біосфери та виокремив три ключові етапи в її розвитку. Перший етап пов'язаний із виникненням життя на Землі й початком формування біосфери як такої. Другий етап супроводжувався ускладненням біосфери і збільшенням біорізноманіття. Третій, сучасний етап, пов'язаний із появою людини і поступовим перетворенням біосфери під впливом людини.



Володимир Вернадський

Народився 1863 року в Санкт-Петербурзі. Дитинство провів у Полтаві, Харкові й Києві. Навчався в Харківській гімназії, потім у Санкт-Петербурзькому університеті. Був першим президентом Української академії наук. Якщо спробувати визначити, яким ученим був Вернадський, то одним-двома словами не обійтися: він заснував геохімію, біогеохімію, радіогеологію, вчення про біосферу, був висококласним природознавцем, філософом, мислителем. Доробок ученого дуже великий і різноманітний. Утім найголовнішим надбанням Вернадського є створена ним система уявлень про біосферу й ноосферу. Володимир Вернадський брав активну участь у політичному житті держави. Був головою комісії Міністерства освіти і мистецтв України за часів гетьмана Скоропадського. У цей час він писав: «Важливо створити сильний центр наукових досліджень українського народу, його історії, його мови, природи України. Звичайно, треба вести ці дослідження в найширшому загальнолюдському масштабі. Треба якнайшвидше створювати кафедри і лабораторії, інститути». Помер Володимир Вернадський на початку 1945 року в Москві від інсульту.

Александр фон Гумбольдт

Народився 1769 року в Берліні. Освіту здобув в Університеті Відрїна, Фрай-берзькій гірничій академії й Геттінгенському університеті. Гумбольдт був різнобічним ученим — геологом, географом, ботаніком, екологом, кліматологом. Всесвітньо відомий як засновник географії рослин, вчення про життєві форми. Важливими є погляди ученого на живу природу як невіддільну частину планети Земля: він вважав, що хімічний склад організмів залежить від складу неживого довкілля. Зрештою, Гумбольдт вказував на існування особливої частини географічної оболонки Землі, заселеної живими організмами, яка об'єднує літосферу, гідросферу й атмосферу. І хоча термін «біосфера» був запропонований не Гумбольдтом, його уявлення про її будову стали піонерськими й на довгі роки визначили напрями її дослідження. Помер учений 1859 року в Берліні. Нині Берлінський університет носить його ім'я.



Кінцевою вищою стадією розвитку біосфери Володимир Вернадський уважав формування ноосфери¹. Теорія вченого про ноосферу доволі складна для розуміння, але можна сформулювати кілька основних положень, що характеризують його уявлення про ноосферу. Цікаво, що деякі з постулатів Вернадського, що їх у першій половині ХХ століття вважали фантастичними, уже справдилися. Отже, ось основні передумови, які Вернадський уважав ключовими для формування ноосфери.

1. Розселення людини по всій планеті та повне панування над іншими біологічними видами.
2. Глобалізація, зміцнення зв'язків між державами, формування глобальних систем зв'язку та єдиних інформаційних систем.
3. Використання нових джерел енергії, що дає людям змогу стати ще важливішою геологічною силою.
4. Розвиток демократії, рівність усіх людей, зростання їхнього добробуту, припинення війн.
5. Розвиток науки, створення умов для вільного розвитку наукової думки, зростання ролі науки в житті людей.
6. Розширення біосфери шляхом космічної експансії людини та підкорення інших планет.

Ми живемо в перехідний період, і людство має взяти на себе відповідальність за своє майбутнє, аби ноосфера справді стала сферою розуму, а не світовою катастрофою.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Внеском Вернадського у вивчення біосфери стало те, що
- А** він запровадив терміни «біосфера» й «ноосфера»
 - Б** він уперше точно визначив межі біосфери в повітрі, воді та літосфері
 - В** він докладно розробив концепції біосфери й ноосфери
 - Г** працями Вернадського та його учнів було встановлено, що живі організми взаємодіють один з одним та з довкіллям
 - Д** він визначив точну кількість живих організмів у біосфері та розрахував їхню сумарну біомасу

¹ У перекладі з грецької — «куля розуму».

- 2** До складу біосфери НЕ входять
А земне ядро та мантія **Б** усі живі організми Землі
В мертві органічні рештки **Г** люди як біологічний вид
Д ґрунт, вода й інші абіотичні компоненти екосистем
- 3** Властивістю ноосфери є те, що вона — це
А частина біосфери, яка містить розумні живі організми
Б частина біосфери, яка містить всі живі організми й речовину органічного походження
В вища стадія розвитку біосфери, сформована людським розумом
Г історична стадія існування біосфери, протягом якої сформувався вид Людина розумна
Д початкова стадія розвитку біосфери, яка передувала формуванню життя на Землі
- 4** Згідно з концепцією Володимира Вернадського, НЕ є передумовою формування ноосфери
А глобалізація, посилення зв'язків між державами та континентами
Б розвиток засобів зв'язку
В формування єдиної загальнолюдської інформаційної системи
Г розвиток науки та використання нових джерел енергії
Д зростання ролі релігії в житті людей
- 5** Нині на Землі видів живих організмів мешкає приблизно
А 9–15 тисяч **Б** 90–150 тисяч **В** 9–15 мільйонів
Г 90–150 мільйонів **Д** 9–15 мільярдів

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Назвіть приблизні межі біосфери в літосфері, гідросфері та атмосфері.
- 7** Як ви розумієте твердження про те, що біосфера — відкрита система?
- 8** Чи можна вважати, що на сьогодні еволюція біосфери завершена й ми живемо в повністю сформованій ноосфері?
- 9** Володимир Вернадський уважав живі організми важливою геологічною силою. Як живі організми беруть участь у геологічних процесах на планеті?
- 10** Які властивості біосфери відрізняють її від звичайної екосистеми? Чому ці властивості не притаманні екосистемам?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Чому живі організми досі не заселили глибокі пласти земної кори, зате змогли заселити дно океанів?
- 12** На сьогодні описано близько 1,9 млн видів живих організмів, водночас учені вважають, що їх понад 8 млн. Чому не вдається описати усі види живих організмів?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Біогеохімія — наука, фундатором якої є Володимир Вернадський. Що вивчає ця наука та які її основні досягнення?
- 14** Не всі вчені погоджуються з концепцією ноосфери та піддають її критиці як ненаукову й умоглядну теорію, на підставі якої виникло багато псевдонаукових концепцій. Які аргументи при цьому наводять такі противники концепції ноосфери? Чи є в цих аргументах раціональне зерно?

§ 56. Захист і збереження біосфери

У результаті діяльності людини в екосистемах відбуваються глобальні зміни

Усього за кілька сотень років людина стала одним із найвпливовіших екологічних факторів планетарного масштабу. Розгляньмо глобальні зміни в природі, які відбулися та продовжують відбуватися в результаті діяльності людини.

Вимирання видів і зменшення видового різноманіття. За даними Міжнародного союзу охорони природи, усього за останні п'ять століть в результаті прямого чи опосередкованого впливу людини вимерло понад 800 видів тварин і рослин. Серед них кілька десятків видів ссавців (тарпан, тур, стеллерова корова), птахів (мандрівний голуб, дронт) та інших тварин, яких просто більше не існує (рис. 56.1). За деякими оцінками, щодня на Землі зникає щонайменше два види тварин (передусім тропічних безхребетних). Якщо це так, то нинішнє вимирання тварин — найшвидше в історії Землі за останні 65 мільйонів років.

Руйнування екосистем. Господарська діяльність людини руйнівню впливає не лише на окремі організми, а й на цілі екосистеми. Ми вже говорили про проблему скорочення площ тропічних лісів, однак під загрозою перебувають не лише вони: в Америці майже зникли високотравні прерії, в яких паслися бізони, а в наших широтах під загрозою перебувають степи та діброви. Саме зникнення місць проживання тварин є головною причиною зникнення видів. Попри це, природоохоронні кампанії в основному орієнтовані на пропаганду збереження окремих видів тварин, оскільки люди охочіше відгукуються на заклики щодо захисту конкретного організму, а не абстрактної екосистеми. Для захисту рідкісних екосистем в Україні вперше в світі було створено так звану Зелену книгу — аналог Червоної книги, до якої заносять рідкісні й зникаючі рослинні угруповання. Зелена книга України — офіційний державний документ, на підставі якого ухвалюють рішення про заходи щодо охорони унікальних угруповань.

Забруднення довкілля. Якщо вимирання видів та зникнення рідкісних екосистем хтось може вважати незначною проблемою через те, що це безпосередньо



Рис. 56.1. Вимерлі тварини

А. Тарпан — дикий предок домашнього коня.
Б. Стеллерова корова, винищена всього за 27 років із часу відкриття виду. **В.** Дронт, вимерлий птах, що зображений на гербі держави Маврикій, де він мешкав. З іншими прикладами вимерлих тварин можна ознайомитися за посиланням.





Рис. 56.2. Забруднення довкілля та його вплив на живі організми

А. Злив неочищених стічних вод. **Б.** Кити, що масово викинулися на берег, імовірно, через гідроакустичне забруднення води гідролокаторами. **В.** Одна з ділянок великої тихоокеанської сміттевої плями, площа якої більша за площу всієї України.

«нас не стосується», то від забруднення довкілля людина потерпає нарівні з усією біосферою, й ігнорувати цю проблему неможливо. Залежно від характеру забрудника виокремлюють кілька видів забруднень.

- **Хімічне забруднення**, мабуть, найпоширеніше: промислові відходи містять чимало шкідливих речовин, здатних забруднити воду, ґрунт і повітря. Джерелами хімічного забруднення є відходи хімічної промисловості, отрутохімікати, добрива, продукти згоряння палива та будь-які інші процеси, через які у довкіллі підвищується концентрація потенційно токсичних речовин (рис. 56.2, А).
- **Фізичне забруднення** включає світлове, шумове, теплове й радіаційне забруднення середовища. Наслідки фізичного забруднення не менш серйозні, ніж хімічного. Шум негативно впливає на здоров'я людини, є фактором неспокою тварин в екосистемах, порушує їхню орієнтацію в просторі. Можливо, шум від гідролокаційного обладнання призводить до викидання китів і дельфінів на берег (рис. 56.2, Б). Нічне освітлення міст впливає на фотоперіодизм рослин, порушує орієнтацію в просторі птахів і нічних комах. Локальне теплове забруднення (наприклад, через скидання теплої води електростанціями) значно впливає на водні екосистеми: при збільшенні температури зменшується концентрація розчиненого у воді кисню, можуть розпочатися цвітіння водойм і їхнє заболочування.
- **Біологічне забруднення** виникає в разі потрапляння в екосистеми небажаних організмів. Насамперед під біологічним забрудненням розуміють потрапляння у воду, ґрунт чи атмосферу шкідливих або хвороботворних мікроорганізмів. Джерелами біологічного забруднення можуть бути незнезаражені сільськогосподарські, промислові чи побутові стоки, трупні сільськогосподарських тварин, звалища побутового й промислового сміття.
- **Механічне забруднення**. Якщо забрудник і не здійснює яскраво вираженого хімічного, фізичного чи біологічного впливу на довкілля, значні кількості навіть «нешкідливого» сміття негативно позначаються на якості води, ґрунту та на організмах, що в них мешкають (рис. 56.2, В). Відведення значних територій під сміттєзвалища та полігони руйнує екосистеми, що раніше існували на їхньому місці. Ба більше, на практиці нешкідливого сміття практично не буває: механічне забруднення майже завжди поєднується з біологічним, хімічним або фізичним.

Вживають різноманітні заходи для охорони довкілля

Які ж заходи вживають для охорони природи? Підходи, що застосовують зараз, спрямовані переважно на досягнення двох цілей: запобігання забрудненню довкілля та збереження біорізноманіття. Для зменшення забруднення пропонують різні способи, але, на жаль, остаточного розв'язання цієї проблеми поки що не очікується. Ось деякі з пропонованих підходів до її розв'язання.

1. Перехід на екологічно чисті джерела енергії: енергію Сонця, вітру, біомаси, припливів і відпливів. Треба зазначити, що досі немає жодного джерела енергії, яке повністю виключає негативний вплив на довкілля. Але вважається, що альтернативні джерела енергії мають перевагу над використанням корисних копалин хоча б тому, що є відновлюваним ресурсом. Зараз у світі близько 5 % усієї електроенергії виробляють із відновлюваних ресурсів.
2. Перехід на безвідходні технології виробництва, за яких відходи одного промислового процесу слугують сировиною для іншого.
3. Вторинне використання відходів і їх безпечна переробка. Наприклад, сортування побутового сміття, яким люди часто нехтують, і максимальне повторне використання матеріалів, що містяться в ньому.
4. Перехід автомобільного транспорту на електричні двигуни та двигуни, що працюють на відновлюваних видах палива (наприклад, на водневі).

Збереження біорізноманіття є необхідним для природи й людини

Ми неодноразово згадували, що біорізноманіття, згідно із сучасними уявленнями, є головною цінністю біосфери, а його збереження — одним із найважливіших завдань охорони природи.

Ви можете запитати: а для чого взагалі потрібно зберігати біорізноманіття? Що з того, що зникне сотня-друга видів, про існування яких ми навіть не підозрюємо? По-перше, як ми вже зауважували в § 54, біорізноманіття підвищує стійкість екосистем, і зникнення окремих видів може поставити під загрозу існування всієї екосистеми. А порушені екосистеми можуть бути вкрай небезпечними: можливі неконтрольовані зростання чисельності шкідників, небезпечних тварин або переносників інфекцій. По-друге, біорізноманіття — потенційне джерело нових корисних продуктів, біологічно активних речовин і нових знань про світ. Можливо, у ще не вивчених організмах криються відповіді на важливі наукові питання чи захований ключ до лікування невиліковних на сьогодні захворювань. По-третє, біорізноманіття як невіддільна характеристика природи має важливе естетичне та рекреаційне значення. Рекреація, тобто відпочинок та оздоровлення, у дикій природі має набагато більшу цінність, ніж на пожвавленій міській вулиці, а бурякове поле навряд чи стане більшим джерелом натхнення для художника, ніж ранок у сосновому лісі. Четвертий аргумент, що його наводять на захист біорізноманіття, цілком етичного плану: чи маємо ми право руйнувати те, чого не створювали, лише тому, що не розуміємо його практичної цінності у цей момент?

Для збереження біорізноманіття вживають різні заходи.

1. Створення заповідників, національних парків та інших природоохоронних територій.
2. Створення переліків рідкісних тварин і рослин (наприклад, у формі Червоної книги) та обмеження використання цих видів.
3. Розмноження рідкісних тварин у неволі з подальшим їх поверненням у дику природу.

4. Екологічна освіта й інформування населення про проблеми довкілля.
5. Рациональне природокористування в широкому сенсі: скорочення площі посівів шляхом підвищення ефективності сільського господарства, боротьба з браконьєрством та викорінення передумов для його появи, відновлення лісів на місці вирубок.

У наступному параграфі ми розглянемо й проаналізуємо деякі з перелічених заходів докладніше.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Зелену книгу України було створено з метою
 - А захисту рідкісних і зникаючих видів рослин
 - Б захисту рідкісних і зникаючих видів тварин
 - В захисту рідкісних і зникаючих рослинних угруповань
 - Г запобігання вирощуванню генетично модифікованих рослин
 - Д підвищення продуктивності сільського господарства
- 2 До фізичного забруднення довкілля призводить
 - А викид підприємствами вуглекислого газу в атмосферу
 - Б утворення оксидів Нітрогену у двигунах внутрішнього згорання
 - В нічне освітлення вулиць у великих містах
 - Г вивіз відходів свиноферм на поля
 - Д цвітіння води та масова загибель риби
- 3 Наслідком шумового забруднення довкілля може бути
 - А втрата тваринами орієнтації в просторі
 - Б порушення фотоперіодизму в рослин
 - В підвищення частоти мутацій у людини
 - Г уповільнення росту рослин
 - Д випадання кислотних дощів
- 4 Найменш ефективним із-поміж підходів до збереження біорізноманіття є
 - А створення природоохоронних територій
 - Б рациональне природокористування
 - В збереження та розведення рідкісних тварин у неволі
 - Г обмеження полювання на рідкісних тварин
 - Д боротьба зі шкідниками сільського господарства
- 5 НЕ є відновлюваною енергія
 - А спалювання бурого вугілля
 - Б припливів і відпливів
 - В вітру
 - Г морських хвиль
 - Д геотермальна

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6 Схарактеризуйте глобальні завдання, пов'язані з проблемами довкілля, які стоять перед людством.
- 7 Аргументуйте важливість охорони довкілля.

- 8** Схарактеризуйте найефективніші, на вашу думку, заходи зі збереження біорізноманіття в біосфері.
- 9** Які є види забруднень довкілля? Наведіть по одному прикладу кожного з видів.
- 10** Як можна змінити свій побут, аби зменшити забруднення довкілля?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Так званий Великий смог, який спостерігався в Лондоні 1952 року, призвів до смерті понад 12 тисяч людей, після чого було ухвалено низку законів про охорону чистоти повітря. Які причини цієї трагічної події?
- 12** У заповіднику Асканія-Нова є остання збережена в Європі ділянка нерозораного типчаково-ковилового степу. Як вдалося зберегти таку унікальну територію і яка роль заповідника в збереженні рідкісних тварин і рослин?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Схарактеризуй причини та обставини вимирання тарпана, стеллерової корови, мандрівного голуба чи будь-якого іншого зниклого виду тварин.
- 14** Які екосистеми та біотопи перебувають на межі зникнення в наш час? Які заходи вживають для їх збереження?

Проект II

Виявлення рівня антропогенного впливу в екосистемах своєї місцевості

1. Виявлення рівня впливу діяльності людини на природні угруповання своєї місцевості можна здійснювати за різними напрямками.

Напрямок	Спосіб визначення
<i>Пилове забруднення</i>	зібрати проби з поверхні різних об'єктів (за допомогою скотчу чи ватних паличок) і порівняти
<i>Хімічне забруднення</i>	з'ясувати наявність і вміст різних речовин у пробах води чи пилу хімічними методами
<i>Територіальні зміни</i>	використавши карти території різних років або сервіс « <i>Google Earth Engine</i> », дослідити зростання площ звалищ, збільшення територій міст, розорювання, вирубка лісів та інше
<i>Біологічні зміни</i>	проаналізувавши наукові статті, звіти екологічних організацій та установ, визначити біологічні зміни в екосистемах своєї місцевості

2. Проаналізувавши спостережувані впливи, оцініть їх за п'ятибальною шкалою та зробить висновки.

§ 57. Охорона природи


Охорона довкілля часто вступає в суперечність із людськими потребами

Ми вже знаємо, що охорона довкілля та збереження біорізноманіття мають важливе значення для всього людства. Але проблема в тому, що забруднення середовища та руйнування природних екосистем — зворотний бік цивілізації, і повністю запобігти шкідливому впливові людини на довкілля на сьогоднішньому етапі розвитку технологій неможливо. Неможливо водночас розширювати території агроценозів (полів та садів) і зберігати колишні площі цілинних, нерозораних земель, спалювати корисні копалини й знижувати рівень вуглекислого газу в атмосфері, збільшувати виробництво й при цьому скорочувати кількість відходів. У будь-яких природоохоронних питаннях завжди вступають у суперечність протилежні інтереси: бажання отримати максимальну вигоду за мінімальних витрат і необхідність збереження Землі в придатному для існування людей стані.



Рис. 57.1. Природоохоронні території України

- А.** Високогірні озера Карпатського біосферного заповідника (Закарпатська область).
Б. Схили Дніпра в Канівському природному заповіднику (Черкаська область). **В.** Берег озера в національному природному парку «Шацькі озера» (Волинська область).
Г. Пам'ятка природи «Тунель кохання» (Рівненська область).



Кінець ХХ — початок ХХІ століття позначився усвідомленням потреби в охороні довкілля та переходом від споживацького ставлення до природи до збалансованого й раціонального природокористування. Природоохоронні організації й так звані зелені партії набирають політичної ваги, а пересічні громадяни все більше уваги приділяють природоохоронним питанням на побутовому рівні. Попри докладені зусилля, проблема збереження біосфери та довкілля далека від остаточного розв'язання.

Створення природоохоронних територій — один із методів збереження біорізноманіття

Надання окремим територіям статусу охоронних має тривалу історію. Вважається, що перший в історії заповідник було засновано понад дві тисячі років тому, у ІІІ столітті до н. е. в Шрі-Ланці. У ХІІІ столітті князь Данило Галицький створив у Біловезькій Пущі заповідник¹, у якому було заборонено полювання та господарська діяльність. У наші дні різні природоохоронні території, на яких обмежена господарська діяльність людини, за наближеними оцінками займають близько 10 % суші. Це чимало, але все ще не досить для повноцінного збереження природних комплексів. Планується взяти під охорону не менше 17 % території суші та 10 % площі морів і океанів. 2010 року країнами-учасницями Конвенції про біологічне різноманіття було ухвалено рішення про розширення охоронних територій у зазначених обсягах до 2020 року.

Залежно від ступеня допустимого втручання людини Міжнародний союз охорони природи (МСОП) виокремлює кілька типів природоохоронних територій.

Заповідники. Їх створюють із метою збереження всіх компонентів дикої природи. У заповідниках зазвичай заборонено будь-яку господарську діяльність людини, а їх відвідування сторонніми допускається лише за особливими дозволами. Серед заповідників наймасштабнішими й найзначущими є біосферні заповідники, у яких зберігається унікальний для всієї біосфери комплекс живих організмів. На території України розташовано чотири біосферні заповідники: Асканія-Нова, Чорноморський, Дунайський і Карпатський (*рис. 57.1, А*).

Національні парки. Тут обмежується господарська діяльність людини, але дозволено їх туристичне та відпочинкове відвідування. Нині у світі є близько 1000 національних парків, 43 з-поміж яких — в Україні (*рис. 57.1, В*).

Пам'ятки природи. Це унікальні об'єкти природи, угруповання чи природні комплекси, що охороняються. Пам'яткою природи може бути старий дуб чи ділянка лісу з рідкісними рослинами, а також печери, гроти, старі парки з унікальною фауною або флорою. Пам'ятка природи зазвичай займає невелику територію та створена для охорони одного конкретного об'єкта (*рис. 57.1, Г*).

Заказники. У заказниках, на відміну від заповідників, охороняється не весь природний комплекс, а лише деякі його об'єкти (наприклад, окремі види тварин чи рослин). У заказниках можуть бути дозволені деякі види господарської діяльності (і навіть полювання), якщо вони не перешкоджають збереженню охоронного об'єкта.

¹ Згідно із сучасною термінологією, правильніше було б сказати «заказник».

Охоронні ландшафти, чи ландшафтні заповідники. Це території, що мають важливе значення для відпочинку людей. У ландшафтних заповідниках дозволено господарську діяльність, якщо вона не порушує охоронний ландшафт і не перешкоджає відпочинку населення.

Охоронні території з керованими ресурсами. Цю категорію було виділено нещодавно й застосовано до територій, на яких дозволено господарську діяльність із певними обмеженнями для ощадного використання ресурсів екосистем.

Червона книга — список видів, яким загрожує вимирання

Створення природоохоронних територій — ефективний спосіб збереження рослинних і тваринних угруповань. Але як дізнатися, які види потребують особливої охорони?

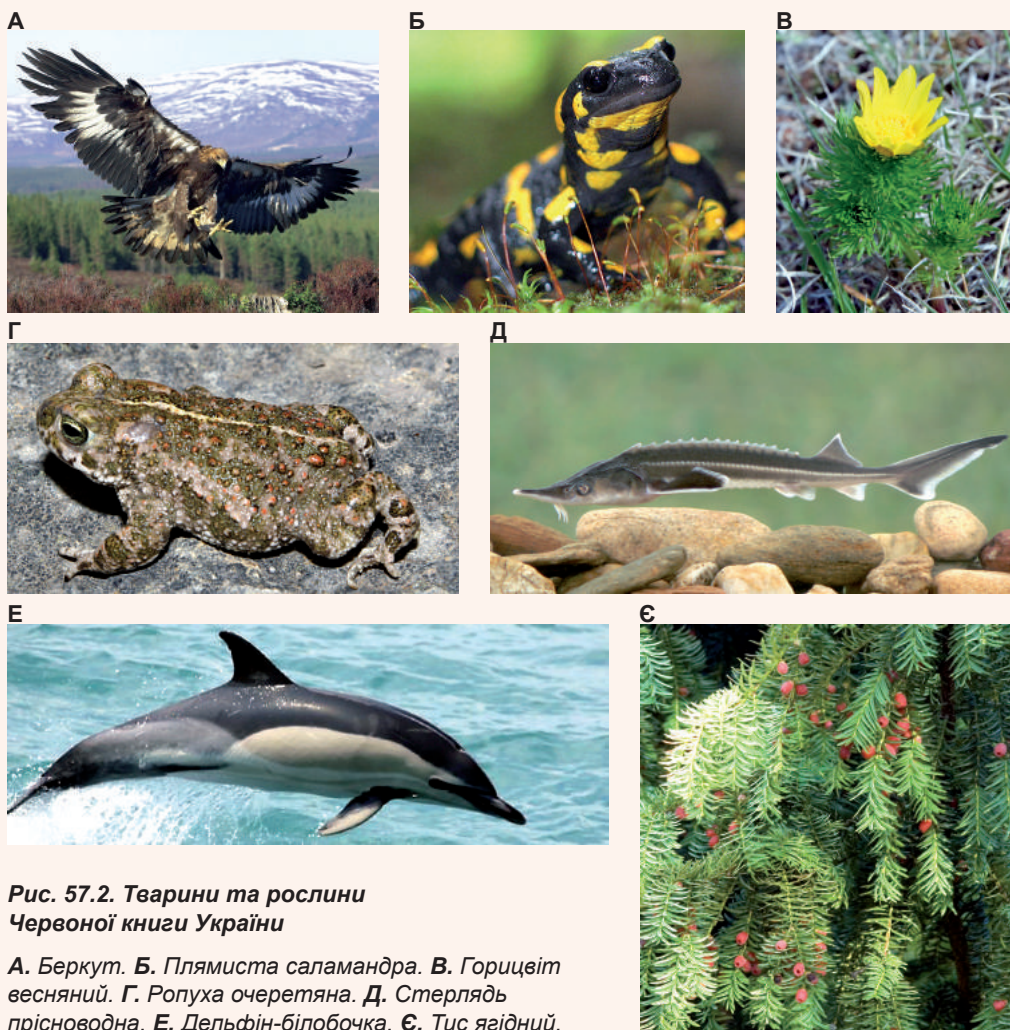


Рис. 57.2. Тварини та рослини Червоної книги України

А. Беркут. **Б.** Плямиста саламандра. **В.** Горицвіт весняний. **Г.** Ропуха очеретяна. **Д.** Стерлядь прісноводна. **Е.** Дельфін-білобочка. **Є.** Тис ягідний.

Міжнародний союз охорони природи з 1949 року займається питаннями збереження біорізноманіття та складає переліки тварин і рослин, що потребують охорони. Ці переліки було запропоновано об'єднати, назвавши Червоною книгою, бо червоний колір часто означає небезпеку та привертає увагу. Перше видання Червоної книги МСОП вийшло 1963 року і містило перелік понад 500 видів ссавців і птахів. Загалом вийшло чотири її видання. Крім Червоної книги, інформацію про види, що потребують охорони, публікує Всесвітній центр моніторингу довкілля у формі «Червоних переліків видів, що перебувають під загрозою».

Поряд із Червоною книгою МСОП (яку іноді називають також Міжнародною Червоною книгою) існують аналогічні національні та регіональні видання. До Червоної книги України занесено близько 500 видів тварин і понад 800 видів рослин та грибів. Наприклад, із-поміж ссавців до неї занесені вухатий їжак, заєць-біляк, бурий ведмідь, лісовий кіт, горностай, 26 видів кажанів, дельфіни афаліна та білобочка й інші рідкісні види (рис. 57.2). З-поміж червонокнижних вищих рослин можна назвати кедрову сосну, тис ягідний, сон розкритий кримський, багато видів ковили, червону конюшину, деякі первоцвіти. До червонокнижних грибів належать зморшок степовий, сиріожка синювата, рядовка опенькоподібна, боровик королівський й інші. Із повним переліком видів, що перебувають під охороною, можна ознайомитися **на офіційному сайті Червоної книги України**.

Червона книга України — офіційний державний документ, що визначає статус біологічних видів, які потребують охорони. За заподіяння шкоди видам, занесеним до Червоної книги, передбачено адміністративну відповідальність.



Роздільне збирання сміття та його рециклізація стають дедалі популярнішими в Україні

Нині в Україні продукується понад 12 млн тонн сміття на рік, тобто в середньому по 300 кг сміття на людину! Основним способом утилізації побутових відходів у нашій країні є їх захоронення на спеціальних полігонах (сміттєзвалищах) — це один із найбільш неекологічних і безперспективних методів. Не кажучи про те, що це призводить до забруднення ґрунтів, ґрунтових вод і погіршення епідеміологічної ситуації. Крім того, потужності наявних полігонів практично вичерпані.

Альтернативою цьому методу є спалювання сміття на сміттєспалювальних заводах і мінімізація кількості відходів шляхом їх сортування та вторинної переробки. Спалювання сміття перспективніше з економічного погляду, оскільки теплоту, що виділяється при цьому, можна використовувати водночас із іншими джерелами енергії (за питомою теплотою згоряння сміття близьке до бурого вугілля). Цей спосіб є також безпечнішим з епідеміологічного погляду й дає змогу зменшити масу відходів, що захоронюються, вчетверо.

Інший підхід до мінімізації кількості відходів — сортування побутових відходів за категоріями (рис. 57.3). У більшості країн Європи роздільне збирання сміття давно стало нормою, а в Україні лише набирає оберти. Розділятися можуть такі категорії сміття: харчові відходи, скло, папір, пластмаса та поліетилен, металеві відходи, електроприлади, батарейки та акумулятори. Принцип розділення всюди однаковий: разом збирають ті відходи, які можна використати для одноступінчастої повторної переробки чи утилізації. Особливу увагу звертають на утилізацію батарейок та електроприладів: одна батарейка, викинута разом з іншими побутовими відходами, здатна призвести до забруднення близько 400 літрів води



Рис. 57.3. Баки для роздільного збирання сміття на Закарпатті

чи 20 квадратних метрів ґрунту! Тому намагайтеся утилізувати хоча б цей вид сміття правильно!

Роздільне збирання сміття сприятливо позначається на довкіллі з трьох причин. По-перше, воно мінімізує загальну кількість відходів, адже частина переробляється. По-друге, дає змогу утилізувати різні компоненти в оптимальний для них спосіб. По-третє, полегшує повторне використання матеріалів і знижує навантаження на довкілля, пов'язане з їх видобуванням чи виробленням, а також зменшує кількість відходів, що з'явилися б на цих етапах. Економічна вигода від сортування сміття невелика, оскільки витрати на створення інфраструктури із сортування відходів дуже великі, а доходи від вторинної переробки ледь їх перекривають. Однак сортування сміття дає змогу кожному зробити свій внесок у збереження природи.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Припустімо, неподалік від вашого будинку росте дуб, посаджений самим Тарасом Шевченком. Найдоцільніше присвоїти цьому дереву таку природоохоронну категорію, як

А національний парк	Б заповідник	В заказник
Г пам'ятка природи	Д біосферний заповідник	
- 2 До Червоної книги України занесено таку тварину, як

А вовк	Б звичайна лисиця	В кабан
Г дикий кріль	Д бурий ведмідь	
- 3 Щодо проблеми утилізації побутових відходів правильним є таке твердження:

А захоронення сміття на полігонах і звалищах — найекологічніший спосіб утилізації відходів
Б спалювання сміття на сміттєспалювальних підприємствах є одним із найпрактичніших способів утилізації відходів і завдає меншої шкоди довкіллю, ніж звалища
В сортування побутових відходів за категоріями застосовується сьогодні лише в Японії
Г найдоцільніше з погляду охорони довкілля викидати батарейки разом із харчовими відходами
Д сортування сміття за категоріями дає змогу повністю подолати проблему утилізації побутових відходів у великих містах

- 4** Виберіть правильне твердження про Червону книгу.
- А** перше видання Червоної книги МСОП вийшло 1863 року
 - Б** Червона книга МСОП сама по собі не має юридичної сили, але на її підставі можуть ухвалювати закони про охорону зникаючих видів
 - В** останнє видання Червоної книги МСОП містить перелік близько 150 тисяч зникаючих видів
 - Г** Червона книга України містить той самий перелік видів, що й Міжнародна Червона книга
 - Д** більшість видів ссавців, що мешкають в Україні, занесено до Червоної книги України
- 5** Заказник від заповідника відрізняється тим, що
- А** у заказнику може бути дозволена господарська діяльність, якщо вона не шкодить охоронним об'єктам
 - Б** заповідник створюють з метою збереження невеликої кількості особливо цінних об'єктів природи
 - В** у заказниках суворіший режим і заборонена будь-яка діяльність людини
 - Г** заказник призначено для туризму та рекреації, тому в ньому створюють умови для безпечного перебування людей
 - Д** заказник — це альтернативна назва заповідника, принципової відмінності між цими поняттями немає

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Яка користь від сортування побутових відходів?
- 7** У чому відмінність між національним парком і заповідником?
- 8** Із якою метою створюють різні природоохоронні території?
- 9** Наведіть по п'ять прикладів тварин і рослин, занесених до Червоної книги України. Чому вони туди потрапили?
- 10** Чи можуть деякі види входити до регіональної Червоної книги, але при цьому не бути внесеними до Міжнародної Червоної книги?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Які є технології утилізації побутових відходів? Які з них найбільш ефективні та перспективні?
- 12** МСОП присвоює всім видам різні природоохоронні статуси. Які статуси бувають та як їх визначають?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Наведи кілька прикладів тварин і рослин, занесених до Червоної книги України, та розкажи про заходи щодо їх захисту.
- 14** Чи є види, внесення яких до Червоної книги та застосування щодо них інших природоохоронних методів дало позитивний результат, а отже, зникла потреба їх охороняти?



The rewards for biotechnology are tremendous — to solve disease, eliminate poverty, age gracefully. It sounds so much cooler than Facebook.

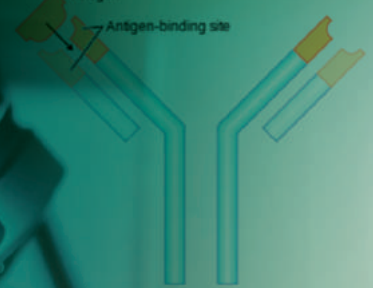
George M. Church

Antigens

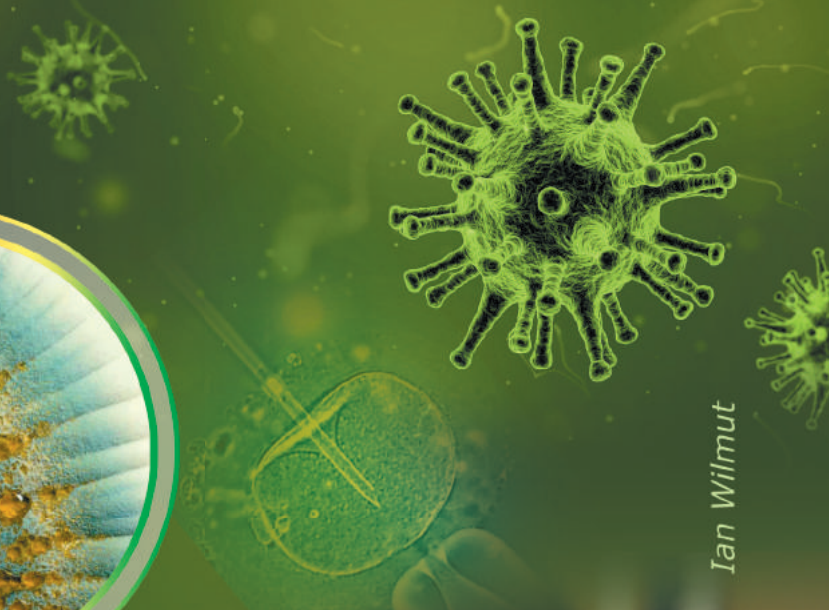
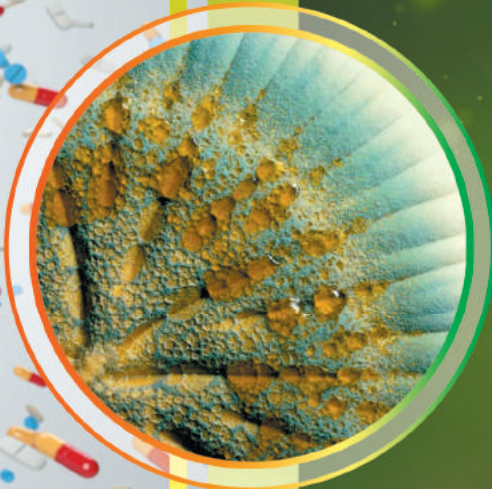


Antigen

Antigen-binding site



Antibody



Ian Wilmut



РОЗДІЛ 9

Біологія як основа біотехнології та медицини

DIABETES
GLUCOSE
HYPERGLYCEMIA
KETOACIDOSIS
SUGAR
INSULIN
ISLETS
MONITOR
INJECT
SENSITIVITY
CONGENITAL
NERVE
PANC
MELLI
WELL
ACUTE
ENDOCRINE
WELL
DIABETES
STAGES
INJECT
WELL
CONGENITAL
NERVE
KETOACIDOSIS
SUGAR
INSULIN
ISLETS
MONITOR
INJECT
SENSITIVITY
CONGENITAL
NERVE
PANC
MELLI

§ 58. Одомашнення рослин і тварин

Рослини були окультурені на різних територіях

Перехід первісних людей від полювання та збиральництва до землеробства — так звана **неолітична революція** — став найважливішим етапом розвитку людського суспільства, що радикально змінив перебіг розвитку всієї цивілізації. Перші спроби вирощування культурних рослин було здійснено близько 10–11 тисяч років тому на Близькому Сході (територія сучасних Туреччини, Іраку, Сирії, Ізраїлю та Лівану). Ця територія відіграла особливу роль в історії людства: тут було окультурено перші рослини та приручено більшість сучасних домашніх тварин. За формою вона нагадує серп, тому її ще іноді називають **Родючим півмісяцем** (рис. 58.1). Найдавнішими культурними рослинами стали злаки (пшениця та ячмінь), горох і виноград. Саме тут було одомашнено таких тварин, як коза, свиня, вівця та корова.

Велика заслуга у визначенні батьківщини культурних рослин належить видатному біологові **Миколі Вавилову**. Завдяки науковим працям його та його послідовників було визначено, що місць, звідки походить більшість усіх культурних рослин у світі, зовсім небагато — менше десяти (рис. 58.2). У таблиці 58.1 наведено основні центри походження з прикладами рослин, які були вперше окультурено в кожному з них.



Рис. 58.1. Родючий півмісяць — територія, де відбулися окультурення рослин та одомашнення тварин

1. Середземне море. 2. Аравійський півострів. 3. Перська затока.

Таблиця 58.1. Центри походження культурних рослин

Центри походження рослин	Розташування	Приклади рослин
Центральноамериканський	Мексика, Нікарагуа, Гондурас, Гватемала	Кукурудза, квасоля, гарбуз, какао, соняшник
Південноамериканський	Колумбія, Еквадор, Перу, Болівія	Картопля, томат
Середземноморський	Албанія, Хорватія, Греція, Італія, Іспанія, Туніс, Єгипет	Овес, капуста, буряк, кріп, морква, олива
Передньоазійський (включаючи Родючий півмісяць)	Іран, Ірак, Туреччина, Сирія, Ліван, Ізраїль, Йорданія	Пшениця, жито, горох, виноград
Ефіопський	Ефіопія, Судан, Еритрея	Кава, кавун
Середньоазійський	Індія, Пакистан, Афганістан, Таджикистан, Узбекистан	Диня, ріпчаста цибуля, часник
Індійський	Індія, М'янма, Філіппіни, В'єтнам, Лаос, Камбоджа	Рис, огірок, баклажан, цукрова тростина
Китайський	Східна частина Китаю	Соя, яблуна, вишня, апельсин, мандарин, шовковиця, хурма

«Принцип Анни Кареніної» пояснює, чому одомашнені не всі тварини

Роман Льва Толстого «Анна Кареніна» починається фразою, що стала афоризмом: «Усі щасливі сім'ї схожі одна на одну, кожна нещаслива сім'я нещаслива по-своєму». Річ у тому, що для того, аби сім'я була щасливою, потрібне одночасне поєднання багатьох чинників (таких, наприклад, як любов, взаєморозуміння, здоров'я, матеріальні статки), а для нещастя достатньо, щоб не було хоча б одного із них.

Американський біолог **Джаред Даймонд** у книзі «Зброя, мікроби та харч: витоки нерівностей між народами» запропонував застосувати «принцип Анни Кареніної» для пояснення того, чому домашніх тварин дуже мало. Згідно з його припущеннями, для одомашнення тварини потрібне одночасне поєднання багатьох чинників, а відсутність хоча б одного унеможлиблює одомашнення. Даймонд виділив шість таких чинників для великих травоядних ссавців:

- невибагливість у харчуванні;
- швидкий ріст;
- здатність розмножуватись у неволі;
- товариське ставлення до людини;
- відсутність схильності до паніки;
- наявність соціальної структури з явно вираженою ієрархією.

Тварини, що не відповідають одному чи кільком із цих параметрів, не можуть бути приручені. Отже, «принцип Анни Кареніної» щодо цієї ситуації матиме такий вигляд: «Усі одомашнювані тварини схожі одна на одну, кожна неодомашнювана тварина неодомашнювана по-своєму».

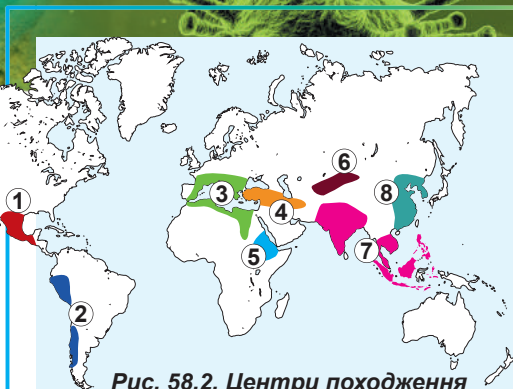
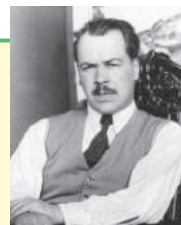


Рис. 58.2. Центри походження культурних рослин

1. Центральноамериканський.
2. Південноамериканський.
3. Середземноморський.
4. Передньоазійський.
5. Ефіопський.
6. Середньоазійський.
7. Індійський.
8. Китайський.

Микола Вавилов

Народився 1887 року в Москві. Навчався в Московському сільськогосподарському інституті. Один із найвидатніших генетиків, ботаніків і селекціонерів. Відомий у світі передусім як автор вчення про центри походження культурних рослин, автор закону гомологічних рядів спадкової мінливості. Відкрив та описав імунітет рослин, зробив істотний внесок у розробку вчення про біологічний вид. У результаті 180 ботанічних експедицій по всьому світу Вавилов створив найбільшу колекцію насіння й банк генів культурних рослин. У 1940 році під час експедиції в Західну Україну вченого було заарештовано в Чернівцях. Слідство проти нього тривало 11 місяців, Вавилов був підданий жорстоким тортурам. Йому винесли смертний вирок, який замінили 20 роками таборів. Здоров'я великого вченого було підірване тортурами й голодом, і у 1943 році Микола Вавилов помер. У 1955 році його було повністю реабілітовано, а 1987 рік — рік сторіччя від дня народження ученого — було оголошено ЮНЕСКО роком Вавилова.



Не всіх тварин одомашнили задля дружби з ними

Одомашнення тварин, поряд із землеробством, стало ключовим чинником розвитку цивілізації. Джаред Даймонд навіть пов'язує прогрес або занепад тієї чи тієї культури з наявністю в різних частинах світу тварин, що підходять для одомашнення. Більшість тварин було одомашнено з початком неолітичної революції та розвитком землеробства, але з цього правила є деякі винятки.



Рис. 58.3. Деякі породи собак



Рис. 58.4. Деякі породи котів

Собака, безсумнівно, став першою одомашненою людьми твариною ще приблизно за 30 тисяч років до н. е. Натомість одомашнення більшості інших видів тварин відбулося в епоху неолітичної революції близько 10 тисяч років тому. Усі сучасні собаки походять від вовків, здатні схрещуватися з ними та дають плідне потомство, тому собаку вважають одним із підвидів вовка. Первісно собак використовували для охорони та допомоги на полюванні; також іноді їх вживали в їжу.

Сьогодні у світі налічується близько 525 млн собак, що належать до понад 500 порід (рис. 58.3).

Кішка. Свійська кішка походить від дикої степової кішки, у наші дні поширеної в Північній Африці та на окремих територіях Азії.

Кішок одомашнили близько 10 тисяч років тому в районі вже відомого нам Родючого півмісяця. Гризуни були справжнім

лихом землеробських культур, тому гостро поставало питання збереження зерна, і кішок цінували за допомогу в захисті врожаю. Зовсім по-іншому ставилися до кішок у середньовічній Європі, де їх уважали слугами диявола й часто жорстоко винищували. Це стало одним із чинників поширення гризунів у середньовічних містах і призвело до спалаху епідемії чуми.

Нині у світі налічується понад 600 млн кішок, що належать до понад 200 порід (рис. 58.4), але всі вони залишаються генетично дуже близькими до дикого предка.

Вівця, коза та корова. Вівці, кози та корови були одомашнені під час неолітичної революції в районі Родючого півмісяця на території сучасних Сирії та Туреччини.

Коза — одна з найдавніших одомашнених тварин. Предком домашніх кіз вважають безоарового козла (рис. 58.5, А), що трапляється в дикій природі й сьогодні. Кіз розводять заради м'яса, молока й шкіри, а також задля отримання вовни та пуху.

Предком овець є муфлон — дикий баран (рис. 58.5, Б), нині поширений у гористих районах Азії та на деяких середземноморських островах. Вівці мають важливе господарське значення, насамперед як джерело вовни. Також м'ясо овець вживають у їжу, особливо в тих країнах, де з релігійних міркувань не їдять свинини.

Предком домашньої корови був один із підвидів дикого бика — тур (рис. 58.5, В), який на сьогодні належить до зниклих у природі тварин. Приручені корови були

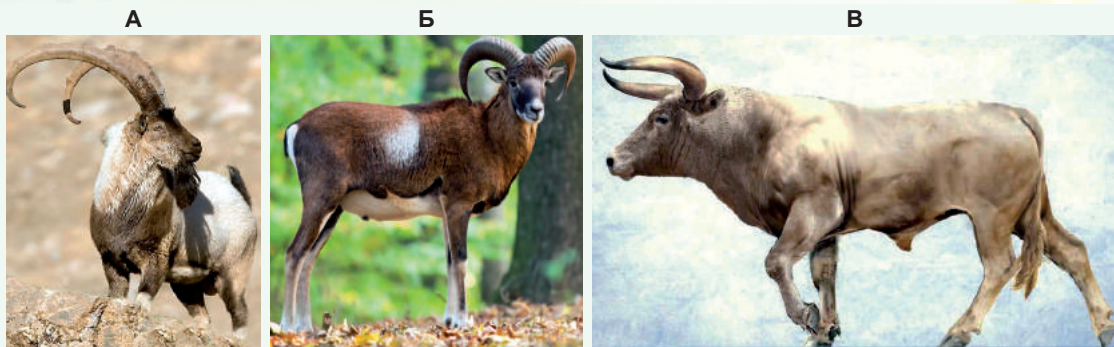


Рис. 58.5. Дикі предки домашніх тварин

А. Безоаровий козел. Б. Муфлон. В. Тур.

і джерелом м'яса, і тягловою силою в землеробстві (для цього зазвичай використовували кастрованих биків — волів).

Свиня. Свиня походить від дикого кабана, вільно з ним схрещується та належить до одного з ним біологічного виду. Свині, подібно до більшості інших тварин, були вперше одомашнені на Близькому Сході, але, найімовірніше, дещо раніше за кіз, овець і корів — уже 11–13 тисяч років тому. Цьому сприяли їхні невибагливість і всеїдність. Цікаво, що паралельно з одомашненням на Близькому Сході відбувалося їх незалежне одомашнення й у Китаї.

Незважаючи на те, що вживання свинини в їжу заборонено багатьма релігіями (іслам, іудаїзм, деякі течії християнства), свинарство — одна з найрозвиненіших галузей тваринництва. Нині у світі налічується близько мільярда свиней — майже стільки, скільки собак і кішок разом.

Кінь. Коні були одомашнені дещо пізніше — приблизно в IV тисячолітті до н. е. Дикі коні були добре відомі людині й до цього як об'єкт полювання. Перші зображення колісниць, запряжених кіньми, з'явилися близько II тисячоліття до н. е., але є археологічні докази, що коней почали розводити за кілька тисяч років до цього, можливо, спершу як джерело м'яса. Імовірно, це сталося в одній зі степових культур.

Предком домашнього коня вважають давно вимерлого дикого коня — тарпана. Єдиним родичем коня, що живе зараз, є дикий кінь Пржевальського — зникаючий вид, особини якого в Україні живуть у заповіднику Асканія-Нова та в Чорнобильській зоні відчуження.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1** Центром походження картоплі й томату — основних представників родини Пасльонових, що їх ми вживаємо в їжу, — є
- А** Ефіопський **Б** Індійський **В** Південноамериканський
Г Середземноморський **Д** Південнокитайський

- 2** Найбільший внесок у визначення основних географічних центрів походження культурних рослин зробив
А Володимир Вернадський **Б** Джаред Даймонд **В** Микола Вавилов
Г Трохим Лисенко **Д** Лев Толстой
- 3** «Принцип Анни Кареніної» був запропонований Джаредом Даймондом, щоб пояснити,
А чому деякі тварини були одомашнені в різних частинах світу одночасно та незалежно одна від одної
Б чому порівняно небагато тварин могли бути одомашнені
В для чого людина одомашнювала тварин
Г як правильно одомашнювати тварин
Д чому домашні тварини мають бути соціальними
- 4** Диким предком корови є
А тур **Б** тарпан **В** бізон **Г** кінь Пржевальського **Д** зубр
- 5** Одомашнення собаки відбулося
А у період неолітичної революції, тобто близько 10 тисяч років тому
Б задовго до неолітичної революції, приблизно за 30 тисяч років до н. е.
В одночасно з появою роду Людина, тобто кілька мільйонів років тому
Г одночасно з одомашненням кішки
Д одночасно з одомашненням коня

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Укажіть географічне походження культурних рослин — компонентів традиційного українського борщу.
- 7** Спробуйте пояснити з погляду «принципу Анни Кареніної» в інтерпретації Джареда Даймонда, чому ніколи не були одомашнені слон і ведмідь.
- 8** Чому собака був одомашнений ще первісними людьми, а кішка — лише з розвитком землеробства?
- 9** Навіщо людина одомашнила тварин? Що є результатом цього процесу?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 10** Поміркуй, чи є винятки з «принципу Анни Кареніної», запропонованого Джаредом Даймондом. Із чим вони можуть бути пов'язані? Чи можна доповнити перелік Даймонда?
- 11** Як Миколі Вавилову вдалося визначити центри походження культурних рослин?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 12** Чи можна застосувати «принцип Анни Кареніної» до культурних рослин? Спробуй сформулювати для культурних рослин ознаки, необхідні для вирощування цих рослин у господарстві.
- 13** Завдяки методам молекулярної біології та генетики значно збільшилися наші знання про походження й поширення домашніх тварин. Які відповідні наукові дані були отримані на підставі аналізу ДНК кішок, собак та інших домашніх тварин?

§ 59. Селекція

Селекція створює сорти, породи й штами

Почавши розводити домашніх тварин і вирощувати культурні рослини, люди на цьому не зупинилися: виникла потреба в поліпшенні властивостей наявних організмів. Тисячі років тому було зроблене основоположне спостереження, що нащадки успадковують властивості предків, а отже, відбираючи організми з потрібними властивостями, можна значно поліпшити якість нащадків. Це спостереження початково й стало основою **селекції** — науки про методи створення та поліпшення сортів і порід сільськогосподарських рослин і тварин.

В основі селекції лежать два прості принципи: штучний добір і гібридизація (схрещування). Добираючи для відтворення виду тих представників, у яких найяскравіше виражені властивості, можна закріпити та посилити ці властивості в нащадків. Водночас, схрещуючи організми з різними наборами ознак (наприклад, висока врожайність у одного та стійкість до посухи в другого), можна отримати нащадків — **гібридів**, що поєднують переваги предків.

Результатом селекції є формування нових сортів рослин, порід тварин і штамів мікроорганізмів. **Сорти, породи й штами** — це групи організмів одного виду, подібні між собою й отримані штучно в ході селекції.

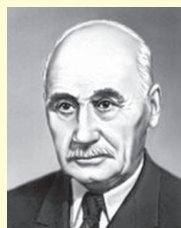
Результати селекції рослин використовують усюди

Крім класичних методів добору та гібридизації, у селекції рослин застосовують також свої, особливі методи.

Штучний добір — один із базових методів селекції як тварин, так і рослин. Він дає змогу добирати для розмноження ті рослини, які серед собі подібних є найкращими. Добір буває **масовий** та **індивідуальний**. За індивідуального добору оцінюють корисні якості окремих рослин і добирають їх для розмноження. Індивідуальний добір особливо важливий у селекції самоzapильних рослин. Для перекресноzapильних рослин застосовують масовий добір. Це така форма добору, за якої з популяції добирають одразу велику кількість найцінніших представників і використовують їх для подальшого схрещування.

Василь Юр'єв

Народився 1879 року в Пензенській губернії Російської імперії. Освіту здобув у Новоолександрійському інституті сільського господарства й лісівництва в місті Пулави в Польщі. З 1909 року й до кінця життя мешкав і працював у Харкові. Василь Юр'єв працював над виведенням нових сортів пшениці, жита, вівса, проса, кукурудзи. Виведені ним сорти донині займають величезні площі сільськогосподарських угідь України. Учений так визначав особливості своєї роботи: «Селекціонер має жити довго, вести осілий спосіб життя, бути постійним у любові до обраної справи, аби не відволікатися від головної мети». Був директором Інституту генетики і селекції Української академії наук, а також директором Українського науково-дослідного інституту рослинництва, який нині носить його ім'я. Помер учений 1962 року в Харкові. Після смерті Юр'єва в Харкові йому встановлено бюст і названо бульвар на його честь.

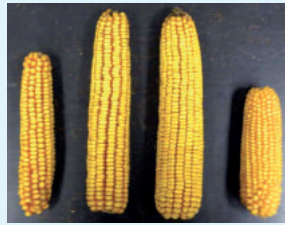




Mo17

F₁

B73



Mo17

F₁

B73

Рис. 59.1. Явище гетерозису в кукурудзи

Гетерозисний сорт кукурудзи (F₁), отриманий при схрещуванні низькорослих сортів Mo17 і B73, вирізняється вищими пагонами та більшими початками.

Щоб отримати більше матеріалу для добору, іноді застосовують **штучний, або індукований, мутагенез**: пилок чи насіння рослин піддають дії радіації або хімічних речовин, що зумовлюють зміни в ДНК. Це дає змогу отримати рослини з новими ознаками, що не траплялися в батьківських форм.

Схрещування рослин теж має свої особливості. Завдяки наявності в рослин явища самозапилення можна отримати генетично однорідні сорти. Їх називають **чистими лініями**, і в них усі рослини генетично ідентичні. Поряд з цим, при перехресному запиленні двох різних сортів часто спостерігається явище **гетерозису**: гібриди першого покоління перевершують батьківські організми за багатьма показниками, такими як родючість, урожайність, стійкість до несприятливих факторів довкілля (рис. 59.1). Цей ефект особливо виражений лише в першому поколінні гібридів і в наступних поколіннях сходиться нанівець.

У селекції рослин важливу роль відіграє **міжвидова гібридизація** — явище досить рідкісне, але таке, що має велике практичне значення. Одним із найуспішніших прикладів міжвидової гібридизації є **тритікале** — гібрид пшениці та жита (рис. 59.2). Тритікале поєднує харчові якості та високу врожайність пшениці з невибагливістю і стійкістю до захворювань жита.

Поліплоїдизація, тобто збільшення кількості хромосомних наборів, — ще один важливий метод селекційної роботи з рослинами. На відміну від тварин, багато рослин у природі **поліплоїдні**, тобто мають три чи більше наборів подібних хромосом. Окрім того, збільшення кількості хромосомних наборів у рослин часто позначається на їхньому розвитку позитивно, підвищуючи швидкість росту та збільшуючи розміри рослини (рис. 37.5, А).



А

Б

Рис. 59.2. Зерна тритікале (А) та пшениці (Б) відрізняються за розміром і стійкістю до шкідників

У селекції тварин поширеним є схрещування

Селекція тварин розпочалася водночас з їхнім одомашненням і, ймовірно, спочатку здійснювалася неусвідомлено, без певної мети: людина просто залишала для розмноження тварин, що мали найкорисніші якості.

На відміну від рослин, тваринам не властиві нестатеве розмноження та самозапліднення. Селекція ускладнюється й тим, що кількість нащадків зазвичай невелика, а життєвий цикл довгий. Міжвидова гібридизація тварин можлива в рідкісних випадках, але такі гібриди тварин зазвичай

не здатні до розмноження (про репродуктивні бар'єри йшлося в § 43). Прикладом такої тварини є мул — безплідний гібрид віслюка та кобили (рис. 59.3).

Таким чином, основними методами селекції тварин, як і тисячі років тому, залишаються штучний добір і внутрішньовидове схрещування. Застосовують два види схрещування — **споріднене** та **неспоріднене**. Споріднене схрещування використовують для закріплення й збереження цінних ознак у нащадків. При цьому споріднене схрещування, як і самозапилення в рослин, призводить до послаблення тварин.

А неспоріднене схрещування використовують для підтримки та поліпшення ознак породи. Як і в рослинному світі, при схрещуванні двох різних порід тварин може спостерігатися явище гетерозису. Наприклад, при схрещуванні курей двох різних м'ясних порід у першому поколінні отримують швидкостиглих і швидкорослих бройлерів.

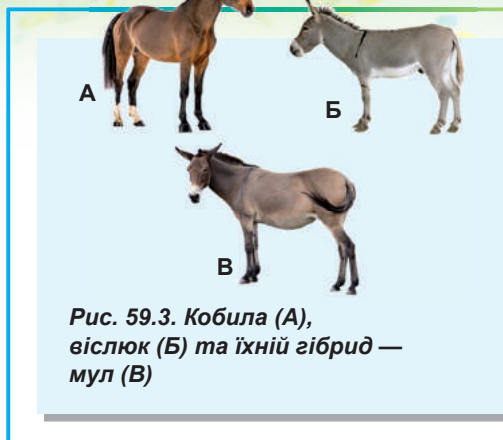


Рис. 59.3. Кобила (А), віслюк (Б) та їхній гібрид — мул (В)

Селекція мікроорганізмів має свої особливості

Якщо можна здійснювати добір рослин і тварин із заданими якостями, то чому б не спробувати зробити те саме щодо мікроорганізмів?¹ Людина здавна використовувала бактерії та мікроскопічні гриби для виробництва продуктів харчування (таких як хліб, вино, пиво, сир, квашені овочі), але навіть не підозрювала про їхнє існування. Унаслідок цього селекція мікроорганізмів як наука стала розвиватися порівняно пізно, лише у ХХ столітті. Ось деякі особливості селекції мікроорганізмів.

1. Селекціонер-тваринник працює лише з кількома десятками тварин, а при селекції мікроорганізмів добір здійснюється серед мільярдів живих істот.
2. Покоління мікроорганізмів змінюються в сотні разів швидше, ніж покоління тварин або рослин.
3. Більшість мікроорганізмів гаплоїдні, тобто мають один набір генів. Це означає, що всі мутації проявляються відразу ж, у першому поколінні.
4. У бактерій немає класичного статевого розмноження, тому гібридизацію в селекції мікроорганізмів не застосовують.
5. У селекції мікроорганізмів, як і в селекції рослин, широко використовують метод штучного мутагенезу. Це дає змогу значно підвищити частоту мутацій та, відповідно, отримати найрізноманітніший матеріал для штучного добору.

Методи селекції мікроорганізмів уможливили, наприклад, у сотні разів підвищити виробництво антибіотиків та інших корисних для людини продуктів.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Тритікале — це міжвидовий гібрид таких рослин, як
- | | | |
|------------------|--------------------|---------------------|
| А жито й пшениця | Б овес і ячмінь | В кукурудза й просо |
| Г сорго й рис | Д пшениця й ячмінь | |

¹ Нагадаємо, що до мікроорганізмів належать усі бактерії, найпростіші, а також мікроскопічні гриби й водорості.

- 2** Для поліплоїдизації клітини обробляють спеціальною речовиною — колхіцином. У результаті поділу такої клітини кількість хромосом у ній збільшується вдвічі. Укажіть структуру клітини, яку руйнує колхіцин.
А ядро **Б** хромосоми **В** веретено поділу **Г** центріолі **Д** цитоплазма
- 3** Виберіть одне правильне твердження.
А рослини різних сортів можуть належати до одного біологічного виду
Б до одного сорту можуть належати рослини різних біологічних видів
В сорти в рослин — це те саме, що підвиди у тварин
Г рослини різних сортів не можуть схрещуватися між собою та давати плідне потомство
Д рослини різних порід отримують штучно в результаті селекції
- 4** Перевага гібридів першого покоління неспорідненого схрещування перед батьківськими формами має назву
А поліплоїдія **Б** гетерозис **В** мутагенез
Г гібридизація **Д** самозапилення
- 5** У хромосомному наборі м'якої пшениці 7 хромосом. Чи можна вважати новий сорт із 10-ма хромосомами результатом поліплоїдизації?
А так, бо збільшилася кількість хромосом
Б ні, бо поліплоїдія характерна лише для тварин
В ні, бо при поліплоїдизації кількість хромосом має бути кратною 7-ми
Г ні, бо при поліплоїдизації кількість хромосом мала б зменшитися
Д ні, бо поліплоїди мають непарну кількість хромосом

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Порівняйте особливості селекції тварин і рослин за такими критеріями, як: результат селекції, швидкість зміни поколінь, можливість отримання міжвидових гібридів, використання статевого та нестатевого розмноження.
- 7** У селекції яких організмів застосовують штучний мутагенез? Із якою метою?
- 8** Що таке поліплоїдизація? Яка її роль у селекції рослин?
- 9** Які методи застосовують у селекції мікроорганізмів? У чому основні відмінності селекції мікроорганізмів та селекції рослин і тварин?
- 10** Розгляньте рисунок 59.3 та опишіть риси подібності гібрида й батьківських видів.

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Чому спостерігається таке велике різноманіття порід собак? Яка мета виведення тих чи тих порід?
- 12** Які рослини-поліплоїди ми вживаємо в їжу? Чи є вони потенційно небезпечними для здоров'я людей?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Які міжвидові гібриди тварин і рослин отримали селекціонери? У чому переваги та недоліки цих гібридів порівняно з батьківськими видами?
- 14** Окресли послідовність дій, потрібних для виведення нового штаму цвілевого гриба аспергіла, який синтезував би великі кількості вітаміну В₂.

§ 60. Традиційні біотехнології

Людина здавна використовує біотехнологію

Слово «біотехнологія» 1919 року вперше вжив угорський інженер **Карл Ерекі**, коли описував процес вирощування свиней, що харчуються цукровим буряком. Згідно з його визначенням, **біотехнологія** — це всі види робіт, у яких із сировинних матеріалів за допомогою живих організмів виробляють ті чи ті продукти. Відповідно до цього визначення, буряк — це сировина, із якої за допомогою живих організмів (свиней) отримують кінцевий продукт — свинину.

Визначення Ерекі актуальне й у наші дні, але набуло дещо іншого змісту та застосовується переважно для опису використання мікроорганізмів, клітинних культур або генетично модифікованих організмів у промисловому виробництві.

Історія розвитку біотехнології налічує кілька тисячоліть. Навіть не підозрюючи про існування мікроорганізмів, люди з найдавніших часів використовували їх для виробництва продуктів харчування.

Існування мікроорганізмів уперше виявив голландський натураліст-аматор Антоні ван Левенгук 1675 року. Лише майже через два століття, 1862 року, французький учений Луї Пастер дослідив роль мікроорганізмів у процесах бродіння. Це відкриття дало поштовх подальшому розвитку біотехнології як наукової дисципліни.

Зараз біотехнологія — одна з прикладних дисциплін, що розвиваються найдинамічніше. Вона використовує досягнення біохімії, молекулярної біології, генетики, клітинної біології та інших наук у комплексі з інженерними підходами для вирішення технологічних завдань. Біотехнологія відіграє найважливішу роль у виробництві продуктів харчування та багатьох медичних препаратів (антибіотиків, гормонів тощо). Найзначніших успіхів вона досягла наприкінці XX — на початку XXI століття з розвитком методів генної інженерії.

Мікроорганізми застосовують у виробництві продуктів харчування

Хлібопечення. Хліб — один із найдавніших продуктів, що виготовляє людина. Спочатку хліб був у вигляді каші з води та борошна, запеченої на вогні, тобто готували його без бродіння, із бездріжджового тіста. Вважають, що перший дріжджовий хліб з'явився в Давньому Єгипті близько 4000 років тому, звідки поширився практично всім давнім світом. Із погляду мікробіології заквашування — це процес дріжджового бродіння. Основним компонентом закваски є одноклітинні гриби — хлібопекарські дріжджі (рис. 60.1), що в процесі бродіння виділяють вуглекислий газ, який є розпушувачем для хліба.

Пивоваріння. Пиво — слабоалкогольний напій, відомий людству з найдавніших часів. Пиво є результатом дріжджового бродіння солодового сусла — вимочених і про-

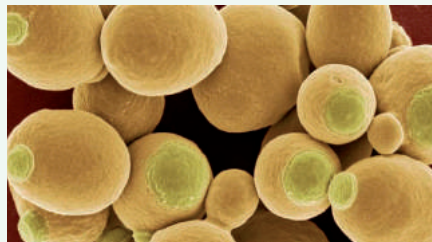


Рис. 60.1. Електронна мікрофотографія клітин хлібопекарських дріжджів

Світлина розфарбовано вручну. Чітко видно місця брунькування.



Рис. 60.2. Процес бродіння виноградного соку

Характерною ознакою бродіння є інтенсивне виділення вуглекислого газу, що призводить до спінювання.

Виноробство. Вино стало першим продуктом, для виробництва якого була доведена необхідність мікроорганізмів. Вивчаючи дозріваюче вино французьких виноробів під мікроскопом, Луї Пастер виявив велику кількість мікроскопічних живих організмів і припустив, що саме вони відповідальні за зброджування виноградного соку. Пізніше було встановлено, що ці мікроорганізми — дріжджі, які живуть у природі на ягодах винограду, потрапляють до вичавленого виноградного соку та перетворюють його на вино завдяки процесу спиртового бродіння (рис. 60.2).

рощених зерен злаків, найчастіше ячменю. У пивоварінні використовують дріжджі кількох різних видів і штамів, які об'єднані назвою пивні дріжджі.

Пивоваріння було відоме народам Давньої Месопотамії, Єгипту, Риму, Китаю та інших цивілізацій. Особливих успіхів пивоваріння досягло в середньовічній Європі. Річ у тім, що через відсутність ефективної каналізації та антисанітарію в європейських містах споживання простої питної води було вкрай ризикованим. З огляду на це шкода здоров'ю, яку завдає вживання пива, була, безсумнівно, меншим злом.

Незважаючи на популярність пива в усьому світі, воно, як і будь-які алкогольні напої, за надмірного споживання заподіює значну шкоду здоров'ю, особливо, якщо його вживають підлітки.

Молочнокисле бродіння. Для виробництва кисломолочних продуктів (йогурту, кефіру, сметани, домашнього сиру, кислого молока) застосовують молочнокислі бактерії, що перетворюють вуглевод лактозу, який міститься в молоці, на молочну кислоту.

У виробництві різних кисломолочних продуктів застосовують різні види молочнокислих бактерій (рис. 60.3). Наприклад, до складу йогурту входять культури болгарської палички та термофільного стрептокока; до складу скислого молока — молочнокислого лактокока.

Крім виготовлення кисломолочних продуктів, молочнокислі бактерії використовують також для квашення овочів і силосування кормів для тварин. Квашення не лише надає овочам нових смакових якостей, а й значно подовжує термін їх зберігання завдяки закисненню середовища, що робить його непридатним для розвитку інших мікроорганізмів.

Сири. Технологія приготування сирів відома людству впродовж принаймні 7–8 тисяч років, тобто сир можна вважати навіть давнішим продуктом харчування, ніж дріжджовий хліб.

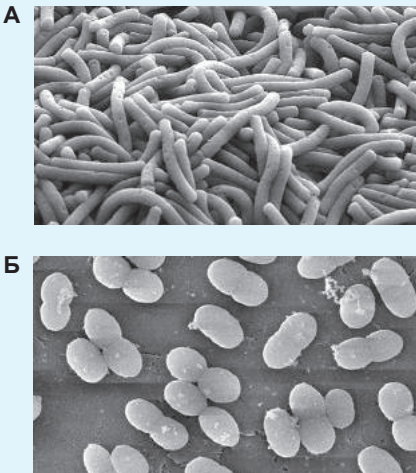


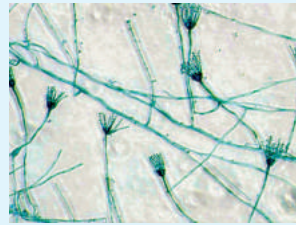
Рис. 60.3. Молочнокислі бактерії

А. Болгарська паличка з йогурту.
Б. Лактокок із кислого молока.



Рис. 60.4. Молоко після згортання сичужним ферментом

Після обробки молоко має вигляд желеподібного згустка та рідкої сироватки.



А

Б



Рис. 60.5. Використання плісняви для виробництва сиру

А. Гіфи та спорангії гриба пеніцилу.
Б. Сир рокфор, який містить цей гриб.

На відміну від інших молочнокислих продуктів, основним способом виробництва твердих сирів є згортання молока (рис. 60.4) під дією травного ферменту **хімозину** (відомого також під назвою сичужний фермент, або реннін). Раніше хімозин виділяли зі шлунків забитих молочних телят, але завдяки розвитку генної інженерії в 1990-ті роки почали виробляти хімозин за допомогою генетично модифікованих бактерій. Наразі використання хімозину із сичуга телят стрімко скорочується: до 80 % сиру у світі вже виготовляється за допомогою хімозину, утвореного бактеріями. Після згортання молока отриману сирну масу фільтрують, перемішують, просолюють і дають сирові час дозріти. Увесь промисловий процес виробництва сиру ви можете побачити, **переглянувши відео за посиланням**.....

Крім того, у виробництві деяких сирів використовують кілька видів їстівної плісняви пеніцилу (рис. 60.5). До таких сирів належать брі та камамбер, а також блакитні сири рокфор, дорблю, Ґорґонцولا та інші, що вирізняються характерними запахами.



Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Біотехнологічним процесом НЕ є
 - А виробництво йогуртів із використанням молочнокислих бактерій
 - Б виробництво свинини з використанням цукрових буряків як корму
 - В виробництво квасу з використанням дріжджів
 - Г виробництво макаронних виробів із твердих сортів пшениці
 - Д виробництво людського інсуліну з використанням кишкової палички

- 2 Мікробну природу бродіння вперше дослідив

А Антоні ван Левенгук	Б Луї Пастер
В Джеймс Вотсон	Г Роберт Кох
Д Карл Ерекі	

Доповнення XII

Чим чорний чай відрізняється від зеленого?

Запекла боротьба між прихильниками чаю та прихильниками кави на світських прийомах триває із середини XVII століття, коли чай уперше потрапив до Європи. Ще тривалішими є суперечки між поціновувачами чорного та зеленого чаїв, які ми успадкували з Китаю — батьківщини цього чудового напою. Скільки разів ви самі починали ранок із горнятка запашного чаю? Скільки разів відклали всі справи й обіцяли собі, що сядете за роботу буквально за десять хвилин, щойно доп'єте чай? Цей напій так міцно увичаївся в нашому житті, що став частиною культури, приводом для мільйонів бесід, ухвалених і відкладених рішень, довгоочікуваних і випадкових зустрічей, кілограмів з'їденого «до чаю» печива.

Зелений, чорний чай, улун, пуер, жовтий, білий чай і сенча — на кожного витонченого поціновувача знайдеться свій неповторний смак. Але що ж зумовлює всі їхні відмінності?

Насправді всі ці напої — із завареного чи настояного сухого й попередньо обробленого листя чайного куща. Еге ж, одного куща, вам не почулося. Незважаючи на величезне різноманіття сортів чаю, усіх їх виготовляють із рослини одного виду — Камелії китайської. Вона не обдарована такими чудовими яскравими квітами, як інші камелії, й виглядає доволі непримітно. Але, як зазвичай і буває зі справжньою красою, вона прихована всередині.

Сорти чаю відрізняються місцем зростання, віком і найбільше — способом обробки чайного листя. Після збирання вручну чайне листя піддають ферментації — процесу окиснення, зумовленого його-таки ферментами. Саме цей етап виробництва чаю визначає, до якого типу та класу належатиме отриманий напій. Спочатку чайне листя підв'яляють і скручують, після чого залишають на якийсь час «бродити у власному соку». Що довше триває етап ферментації чайного листя, то темнішим буде його колір і насиченішим смак напою. Закінчується цей процес сушінням листя за високої температури. Зелений чай піддають мінімальному окисненню, не більше трьох днів, натомість для виготовлення чорного чаю цей процес подовжують іноді до місяця — доки листя не окиснеться майже повністю.

Основний лікувальний ефект чаю забезпечують алкалоїди. Найвідоміший із-поміж них, безперечно, кофеїн. Як бачите, навіть непримиренні суперники за першість — чай і кава — насправді не такі вже далекі один від одного. Але також у чаї містяться теобромін, нофілін, ксантин, гіпоксантин і параксантин. Останні — антагоністи кофеїну. Завдяки м'якшій ферментації зелений чай зберігає більший уміст кофеїну, що дає йому змогу проявляти сильніший тонізувальний ефект одразу після потрапляння всередину організму. Проте його дія дуже короткочасна, й у гру відразу ж вступають антагоністи, що знижують тонус судин і знижують артеріальний тиск. А чорний чай діє м'якше, і нехай його тонізувальні властивості не такі значні, зате завдяки високому вмістові вітамінів груп В та Р, що зберігаються в процесі ферментації, він довше підтримує тонус судин і не спричиняє різких перепадів тиску. Саме тому вважають, що зелений чай корисніше пити гіпертонікам, а чорний — гіпотонікам.

Але якому б із багатьох різновидів чаю ви не віддавали перевагу, будьте певні: крім корисних вітамінів та антиоксидантів, вам у комплекті дістануться внутрішня теплота, трохи спокійних роздумів і, звісно, незабутній аромат. Бо, хоча Маргарита з роману Олександра Дюма-сина й вибрала квітки камелії саме за те, що вони «практично позбавлені запаху», заварене сушене листя Камелії китайської повністю надолужило цю втрату.

А поки ви розмірковуєте над цією історією, я піду заварю собі горнятко запашного чаю перед початком робочого дня. Чи все ж варто віддати перевагу каві?

Дар'я Вдовенко



Закінчила Харківську загальноосвітню школу № 80 у 2007 році. Багаторазова переможниця Всеукраїнських олімпіад із біології і турнірів із хімії. Продовжила навчання в Московському державному університеті. Зараз навчається в аспірантурі у Швейцарській вищій технічній школі Цюриха (ETH) за спеціальністю «Імунологія».

§ 61. Генна та клітинна інженерія

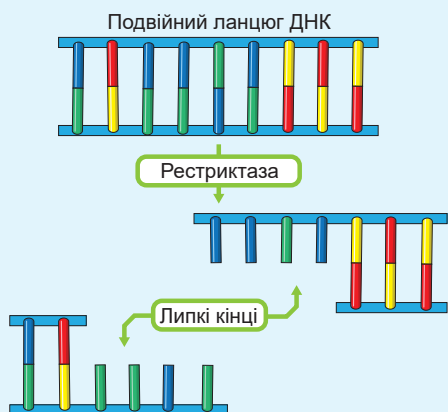


Рис. 61.1. Розрізання молекули ДНК рестриктазою

У результаті роботи ферменту утворюються два фрагменти з липкими кінцями — комплементарними один одному одноланцюговими послідовностями нуклеотидів.

Молекулярні основи спадковості — ключ до сучасних біотехнологій

У другій половині ХХ століття з розвитком генетики та молекулярної біології людина отримала змогу не тільки добирати наявні в природі комбінації генів, а й безпосередньо втручатися в спадковість організмів, створюючи живих істот із цілком новими властивостями.

Це стало можливим завдяки низці ключових відкриттів у галузі молекулярної генетики та з'ясуванню механізмів передачі й реалізації спадкової інформації. Згадаємо основні етапи цього шляху.

1928 року англійський лікар **Фредерік Гриффіт** відкрив явище бактерійної трансформації, тобто здатності бактерій поглинати з довкілля якийсь «трансформувальний фактор», який змінює спадковість.

1944 року американський біохімік **Освальд Евері** дослідив хімічну природу цього фактора: ним виявилася, як нам тепер добре відомо, ДНК. Уперше в історії науки ця

молекула була пов'язана зі спадковістю!

Наприкінці 1960-х років було відкрито ендонуклеази рестрикції, або скорочено **рестриктази**, що дають змогу розрізати молекули ДНК у місцях розташування певних послідовностей (рис. 61.1).

Приблизно водночас із відкриттям рестриктаз, 1967 року був відкритий ще один ключовий фермент — ДНК-лігаза. **Лігаза** зшиває окремі молекули ДНК між собою, й поряд із рестриктазами її широко використовують у молекулярній біології та біотехнології.

1970 року **Говард Темін** і **Девід Балтімор** відкрили **зворотну транскриптазу** — вірусний фермент, здатний синтезувати ДНК на матриці РНК (раніше вважалося, що це неможливо). Відкриття Теміна й Балтімора уможливило роботу не лише з геномною ДНК організмів, а й безпосередньо з їхньою РНК.

1972 рік можна вважати роком народження генної інженерії: у цьому році **Пол Берг** у Стенфорді отримав першу **рекомбінантну** молекулу ДНК, тобто молекулу, утворену шляхом убудовування одного фрагмента ДНК в інший (рис. 61.2). У 1980 році Пол Берг за цю роботу отримав Нобелівську премію з хімії.

1978 року технологію рекомбінантних ДНК було вперше застосовано на практиці: ген людського інсуліну було перенесено до кишкової палички, а вже 1982 року компанія **Genentech** випустила перший комерційний препарат рекомбінантного білка інсуліну¹.

¹ Нагадаємо, інсулін — це гормон поліпептидної природи. Він виробляється підшлунковою залозою та регулює обмін речовин і, насамперед, концентрацію глюкози в крові.

Брак інсуліну призводить до тяжкого захворювання — цукрового діабету, який вважали невиліковним до 1922 року, коли було винайдено спосіб очищення інсуліну з бичачих підшлункових залоз. До 1982 року виділення інсуліну з тканин тварин було єдиним способом його отримання для лікування хворих на діабет. Сьогодні більшість інсуліну, що є на ринку, виробляють за допомогою генної інженерії.

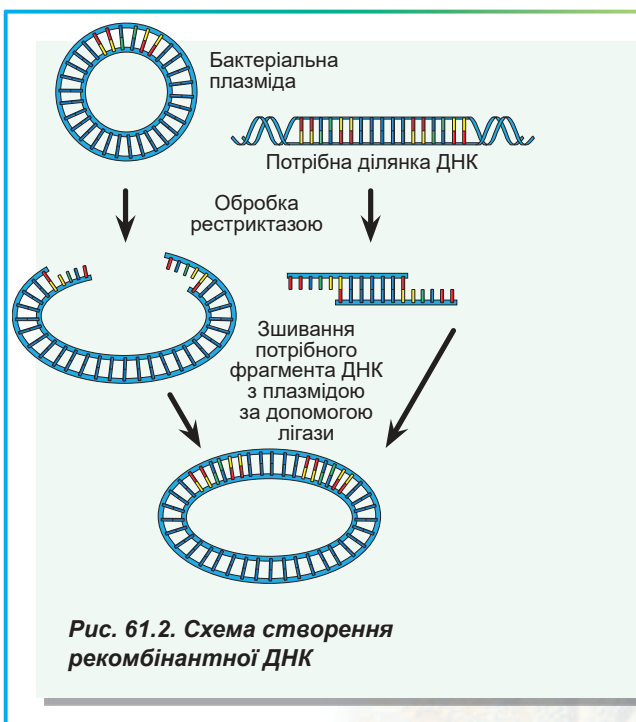
1987 року Кері Мулліс розробив метод **полімеразної ланцюгової реакції** (ПЛР) — простий спосіб швидкого отримання великої кількості копій певної ділянки ДНК, про який ви вже знаєте з § 39. Кері Мулліс 1993 року отримав Нобелівську премію з хімії за створення ПЛР.

Розвиток технологій рекомбінантних ДНК на цьому не зупинився. Наразі **генна інженерія** (її ще називають **генетичною інженерією**), тобто сукупність методів здійснення маніпуляцій із генами, стала найважливішим інструментом біотехнології. Із використанням методів генної інженерії виробляють рекомбінантні гормони, вакцини, інтерферон, антибіотики та інші продукти. Було розроблено методи переносу генів до клітин не лише бактерій, а й багатоклітинних організмів — рослин і тварин. Із питаннями отримання генетично модифікованих багатоклітинних організмів ми ознайомимося в § 63, а зараз розглянемо методи, що їх використовують у роботі з бактеріями.

Генна інженерія дає змогу вбудовувати гени одних організмів в інші

Розглянемо типову послідовність дій на простому прикладі створення бактерії, що синтезує якийсь білок людини (саме такий підхід використовують для виробництва рекомбінантного інсуліну). Протягом 1970–1980-тих років ця технологія зробила справжню революцію; а нині процес настільки відпрацьований, що кваліфікований біолог у добре обладнаній лабораторії може створити таку бактерію менш ніж за тиждень роботи. Стандартна послідовність дій із перенесення гена до бактеріальної клітини має кілька етапів (рис. 61.3).

Першим етапом є **отримання ізольованого цільового гена**. Ви вже знаєте, що ген — це ділянка молекули ДНК, відповідальна, найчастіше, за синтез одного білка. Джерелом гена для роботи зазвичай слугує або ДНК організму, або його РНК. Використовувати РНК краще, бо вона не містить інтронів — некодувальних послідовностей. Але робота з РНК включає додатковий етап: на її основі спочатку за допомогою ферменту зворотної транскриптази синтезують так звану **комплементарну ДНК** (кДНК). Крім природних



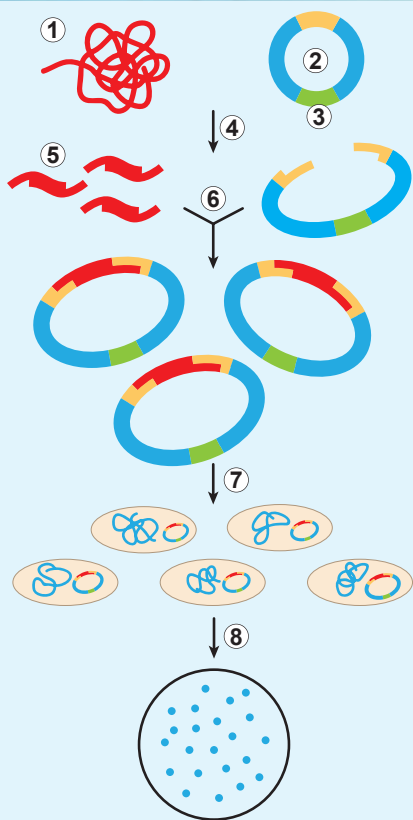


Рис. 61.3. Схема генної інженерії

Завдяки рестриктазі вирізається потрібний фрагмент із чужорідної ДНК, а також розрізається плазміда. Отримані ДНК зшиваються лігазою для отримання вектора для трансформації. Після трансформації не всі бактерії отримують плазмиду з геном. І на поживному середовищі з антибіотиком виростають лише ті, що отримали плазмиду з геном стійкості до антибіотика.

1. Чужорідна ДНК.
2. Плазміда. 3. Ген стійкості до антибіотика. 4. Обробка рестриктазою. 5. Цільовий ген.
6. Вбудовування гена до плазміди.
7. Трансформація. 8. Вирощування трансформованих клітин.

джерел, ДНК можна отримати штучно, за допомогою хімічного синтезу. Із розвитком методів хімічного синтезу послідовностей ДНК нині цей спосіб стає все популярнішим.

При використанні ДНК чи РНК із природних джерел виникає проблема: у кожній клітині є десятки тисяч генів. Аби перенести до бактерії лише один із них, треба спочатку отримати його в зручній для роботи формі. Для цього використовують порівняно простий і надійний спосіб — полімеразну ланцюгову реакцію, яка дає змогу «розмножити» потрібну ділянку ДНК, щоб отримати багато її копій. Одержаний фрагмент містить всю інформацію про амінокислотну послідовність білка, що нас цікавить, але напяму перенести його до бактерії не можна — він буде в ній непрацездатним, бо не містить жодних «інструкцій» щодо роботи з ним.

Аби він запрацював у бактерії, потрібен наступний етап роботи — **вбудовування гена в бактеріальний вектор**. Вектором називають спеціальну молекулу ДНК, призначену для перенесення генетичного матеріалу. Хоча в бактерій немає справжнього статевого розмноження, але є спеціальні механізми обміну невеличкою частиною спадкової інформації, закодованою в плазмідах — кільцевих молекулах ДНК довжиною в кілька тисяч пар нуклеотидів. Плазміди, що трапляються в природі, зазвичай містять кілька корисних генів, наприклад таких, що забезпечують стійкість бактерій до антибіотиків. Вектори для перенесення генетичного матеріалу зазвичай створюються саме на основі таких плазмід.

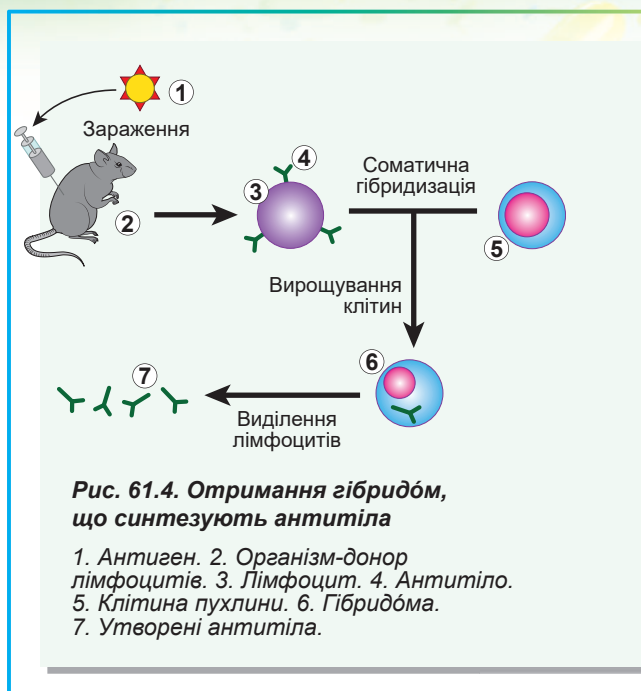
Щоб вбудувати людський ген у бактеріальний вектор, у векторі спочатку роблять розріз за допомогою спеціальних ферментів — рестриктаз, після чого змішують із ДНК, що кодує людський білок (саме вона була отримана на попередньому етапі), і зшивають розріз за допомогою ферменту ДНК-лігази.

Третій етап — **перенесення вектора до бактерії**. Цей процес ґрунтується на природній властивості бактерій поглинати невеличкі молекули ДНК та має назву **бактеріальна трансформація**. Найчастіше використовують клітини звичайної кишкової палички, але для різних цілей можуть застосовувати бактерії чи дріжджі інших видів.

Далі здійснюють **добір трансформованих клітин**. Вектори зазвичай містять не лише регуляторні послідовності ДНК, що змушують бактерію здійснювати транскрипцію вбудованих у вектор генів, а й гени-маркери (наприклад, гени стійкості до антибіотиків), що дають змогу швидко відбирати клітини, у які вектор вбудувався.

Кожна така клітина дасть початок великій кількості клітин, кожна з яких також міститиме вектор. Генетично ідентичне потомство однієї клітини називають **клон**, а весь процес отримання великої кількості ідентичних молекул ДНК — **молекулярним клонуванням**.

Отримана в результаті бактерія вироблятиме людський білок, який за допомогою нескладних фізико-хімічних методів можна легко очистити від домішок і використати. Завершальним (і при цьому найбільш трудомістким і найдорожчим) етапом створення будь-якого комерційного генетично модифікованого продукту є перевірка його безпечності для здоров'я людини й навколишнього середовища. Якщо кваліфікований біолог за вдалих обставин може створити трансгенний мікроорганізм лише за кілька днів, то випробування властивостей цього мікроорганізму й перевірка безпечності в деяких випадках тривають роки.



Завдяки клітинній інженерії можна створювати нові типи клітин

Приблизно водночас із генною інженерією почав розвиватися новий прикладний напрям біотехнології — клітинна інженерія. **Клітинна інженерія** — це сукупність методів отримання нових типів клітин, їх вирощування та практичного застосування. Методи вирощування клітин тварин поза організмом було розроблено ще на початку ХХ століття, але започаткували розвиток клітинної інженерії дослідження, проведені в 1960-х роках. Тоді було розроблено методи **соматичної гібридизації** — штучного злиття соматичних клітин з отриманням життєздатних клітин, здатних практично безкінечно утворювати подібних собі. Методи соматичної гібридизації дають змогу отримувати гібридні клітини з клітин різних типів або навіть із клітин організмів різних біологічних видів. Такі клітини не лише цікаві для фундаментальних біологічних досліджень (наприклад, за їхньою допомогою було визначено місце розташування різних генів на хромосомах людини), а й мають важливе практичне значення. Наприклад, гібридні клітини, утворені шляхом злиття лімфоцитів із пухлинними клітинами, здатні виробляти антитіла, як це роблять лімфоцити, і при цьому необмежено довго ділитися під час вирощування (рис. 61.4). Такі клітини мають назву **гібридоми**. Вони слугують основним джерелом промислового виробництва антитіл.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Інсулін належить до такого класу сполук, як
А білки **Б** ліпіди **В** вуглеводи **Г** нуклеїнові кислоти **Д** неорганічні сполуки

- 2** За допомогою рестриктаз і лігаз можна
A розрізати та зшивати молекули ДНК
Б копіювати специфічні послідовності ДНК
В переносити гени з одного організму до іншого
Г здійснювати селекцію трансгенних організмів
Д пригнічувати дію мутагенів
- 3** Найчастіше для експериментів у галузі генної інженерії використовують такий вид мікроорганізмів, як
A кишкова паличка **Б** туберкульозна паличка **В** амеба
Г дріжджі **Д** стафілокок
- 4** За молекулою РНК синтезують комплементарну їй ДНК за допомогою такого ферменту, як
A ДНК-полімераза **Б** лігаза **В** рестриктаза
Г зворотна транскриптаза **Д** РНК-полімераза
- 5** Процес поглинання бактеріальною клітиною молекули ДНК із навколишнього середовища має назву
A трансформація **Б** трансляція **В** транскрипція
Г транслокація **Д** трансмутація

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Опишіть послідовність дій для клонування гена зеленого флуоресцентного білка з медузи еквореї в кишковій паличці.
- 7** Які наукові відкриття потрібно було здійснити, щоб генна інженерія стала реальністю?
- 8** Як створення технології генної інженерії бактерій допомогло медицині?
- 9** Як у схемі, що представлена на рисунку 61.3, здійснюється добір колоній, що містять цільовий ген?
- 10** Поясніть методику отримання гібридом. Як використовують гібридомі?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** У чому переваги методів генної інженерії порівняно з методами класичної селекції мікроорганізмів? Чому, незважаючи на це, селекцію мікроорганізмів продовжують застосовувати й зараз?
- 12** Гібриди яких організмів вдалось отримати методами соматичної гібридизації? Чи знадобилися ці організми науці та виробництву?
- 13** Як за допомогою соматичної гібридизації вдалося дізнатися, на яких хромосомах людини розташований той чи той ген?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 14** Схарактеризуй потенційні біологічні загрози, пов'язані зі створенням і використанням генетично модифікованих бактерій.
- 15** Розкажи про перспективи застосування генетично модифікованих мікроорганізмів у різних сферах людської діяльності.

§ 62. Роль біотехнології в медицині

Генна терапія може рятувати життя людей

Якщо трансгенні рослини і тварини успішно створюють уже кілька десятиліть, то чи не можна застосувати методи генної інженерії до людини? Насправді принципових технічних проблем на цьому шляху немає. У цьому параграфі ми докладніше ознайомимося з досягненнями та проблемами **генної терапії** (чи **генотерапії**) — галузі медицини, що застосовує методи перенесення й модифікації генів для лікування захворювань людини.

Із § 39 ви вже знаєте, що генну терапію можна застосовувати для лікування спадкових захворювань. Також цей метод здатен допомогти хворим на рак, при захворюваннях нервової системи¹ та інфекційних захворюваннях. Сьогодні методи генної терапії проходять клінічні випробування, багато з них продемонстрували позитивний ефект для здоров'я пацієнта.

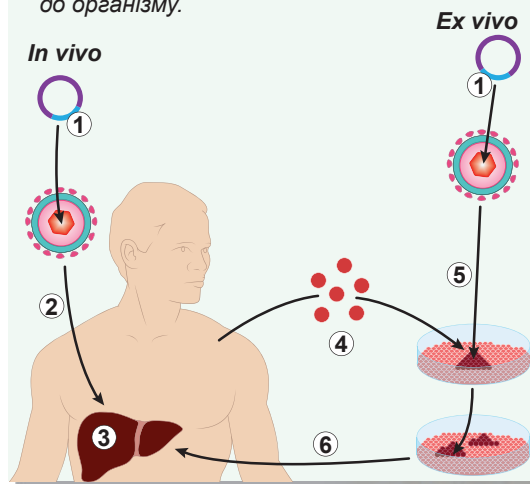
Основним напрямом генної терапії є **соматична генотерапія** — доставка «правильної» копії гена чи «вимкнення» його мутантної форми в соматичних клітинах. Такі модифікації не успадковуються. Є кілька різних експериментальних підходів для доставки ДНК до клітин організму, але на практиці найуспішніше себе зарекомендувала, як ви вже знаєте, доставка за допомогою модифікованих вірусів. Звісно, віруси модифікують так, щоб повністю унеможливити їх розмноження в клітинах пацієнта та позбавити їх здатності уражати інші клітини чи інших людей. Після зараження клітин віруси вбудовують свою ДНК, що несе «лікувальний» ген, у ДНК пацієнта. Вбудований ген зчитується і, наприклад, або компенсує наявний генетичний дефект, або підвищує здатність клітин опиратися патогенним вірусам, або дозволяє імунним клітинам знищувати ракові клітини.

Найчастіше генотерапевтичному впливу піддають клітини пацієнта напряму — *in vivo*, тобто в живому організмі. А іноді на клітини діють після виділення їх з організму. Такий метод називають терапією *ex vivo*, тобто поза організмом. Після генної модифікації *ex vivo* «відремонтовані» клітини «повертають» пацієнтові (рис. 62.1).

Нині у світі дозволено використання менше десятка генотерапевтичних препаратів, але набагато більша кількість проходить клінічні випробування. Розробляються невірусні способи доставки ДНК та нові методи модифікації геному. Отримано обнадійливі результати з лікування окремих форм раку. Очікується, що генна терапія зможе повністю змінити підходи

Рис. 62.1. Два способи генної терапії

1. «Лікувальний» ген. 2. Введення вірусу в організм. 3. Хворий орган (наприклад, печінка). 4. Виділення клітин з організму. 5. Зараження виділених клітин вірусом із «лікувальним» геном. 6. Повернення клітин із виправленим геномом до організму.



1 Наприклад, хворобах Альцгеймера та Паркінсона, хореї Хантінгтона.

Пара пацієнтів

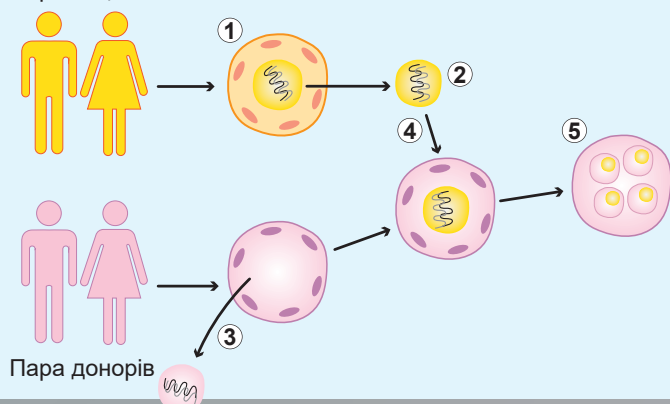


Рис. 62.2. Метод цитоплазматичної заміни

1. Зигота пари пацієнтів з ушкодженими мітохондріями.
2. Здорове ядро виймають з ушкодженої зиготи.
3. Ядро видаляють зі здорової зиготи.
4. Ядро пацієнтів переносять до зиготи донорів зі здоровими мітохондріями.
5. Ембріон, позбавлений мітохондріальних хвороб.

до лікування деяких інфекційних захворювань, уповільнити процес старіння організму, виправити генетичні дефекти.

Однак із розвитком генної терапії постають нові етичні питання. Як далеко може зайти модифікація геному людини? Чи не призведуть успіхи генної терапії до появи «дизайнерських дітей» із покращеними спортивними чи інтелектуальними показниками? Чи не погіршиться генофонд людства і чи не відродиться еугеніка — вчення про його уявне «покращення»? З огляду на успіхи сучасної генної інженерії, відповіді на ці запитання можуть знадобитися вже найближчим часом.

Трансплантація мітохондрій допомагає при мітохондріальних захворюваннях

Однією з форм генної терапії можна вважати **трансплантацію мітохондрій** (чи **метод цитоплазматичної заміни**) — нещодавно розроблений метод, що дає змогу лікувати деякі форми безпліддя та запобігати розвитку в плода захворювань, пов'язаних із дефектом мітохондрій. Мітохондрії мають власну ДНК, що кодує кілька білків, транспортних і рибосомних РНК. Попри невеличкий розмір, ця ДНК необхідна для нормального функціонування клітини, і мутації в ній призводять до серйозних, часто летальних порушень розвитку дитини. Мітохондріальна ДНК успадковується дитиною від матері (зумовлюючи цитоплазматичну спадковість), і якщо мати має в ній мутації, дитина також народиться хворою.

У важких випадках єдиним дієвим методом розв'язання цієї проблеми є використання здорових мітохондрій від донора для заміщення мітохондрій матері, що несуть мутації в мітохондріальній ДНК. Уже розроблено методи, що дозволяють переносити ядро з яйцеклітини чи зиготи пацієнтки до здорової яйцеклітини чи зиготи, отриманої від жінки-донора. Така зигота, що містить хромосомний матеріал обох батьків і мітохондрії від третьої жінки, дає початок здоровому зародку, який нормально розвивається в матці жінки-пацієнтки. Схему такого процесу зображено на рисунку 62.2.

На місці зигот можуть бути яйцеклітини, тоді після перенесення ядра здійснюють штучне запліднення сперматозоїдами батька.

Технологію пересаджування мітохондрій у популярній літературі іноді називають народженням дитини від трьох батьків, але з таким визначенням не погоджуються більшість фахівців, що працюють у цій галузі. Мітохондріальна ДНК кодує

лише 13 білків людини з кількох десятків тисяч, що є в організмі, тобто її внесок у формування фенотипу дитини мінімальний.

Українська наука не стоїть осторонь від світових досягнень. Нашим лікарям одним із перших у світі вдалося успішно здійснити пересаджування мітохондрій, завдяки чому в січні 2017 року в Києві народилася здорова дівчинка.

Клонування ссавців можливе вже сьогодні

Клонування ссавців свого часу стало справжньою сенсацією та його широко обговорювали в пресі. Слово «клонування» означає отримання ідентичних копій — **клонів** — когось або чогось, у цьому випадку цілого багатоклітинного організму. Успішне клонування жаб було здійснене в 1960–1970-ті роки, але клонування ссавців виявилось набагато важчим завданням. Першим клонованим ссавцем у 1996 році стала вівця на ім'я Доллі.

Принцип клонування полягає в заміні гаплоїдного ядра яйцеклітини диплоїдним ядром соматичної клітини (тобто майже будь-якої клітини організму, окрім статеві). Отриманий із такої клітини організм буде генетично ідентичним тому організму, із якого було взято соматичну клітину (рис. 62.3).

Вже розроблено технології, що уможливають клонування багатьох тварин (мишей, свиней, корів, кішок, собак та інших). Незважаючи на певні успіхи, клонування не є простою рутинною процедурою: не кожен ембріон розвивається в дорослу особину, а в отриманих у такий спосіб тварин часто спостерігаються патології розвитку. Наприклад, клонування Доллі вдалося після 277 невдалих спроб, а сама Доллі не прожила й 7 років. Однак технології розвиваються, завдяки чому вже розпочато комерційне клонування кішок і собак (рис. 62.4).

Для чого на практиці можна застосовувати клонування? Насамперед, для відтворення тварин з унікальними цінними

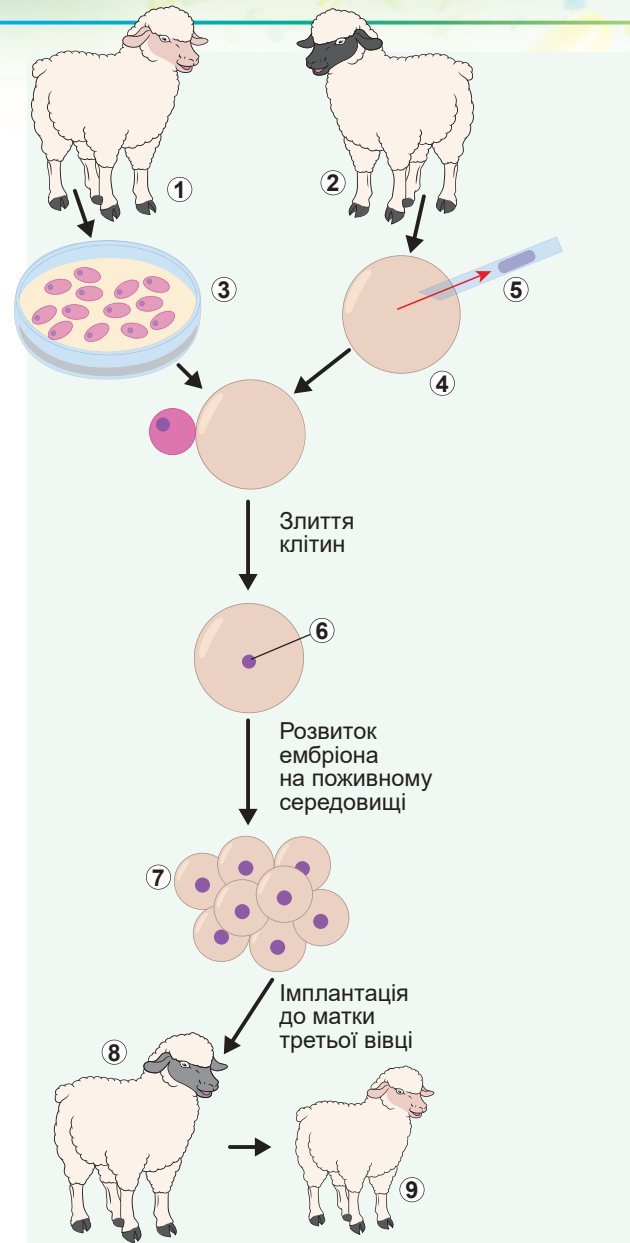


Рис. 62.3. Схема клонування вівці Доллі

1. Донор соматичної клітини.
2. Донор яйцеклітини.
3. Вирощування соматичних клітин.
4. Яйцеклітина з яєчника.
5. Видалення ядра яйцеклітини.
6. Ядро соматичної клітини.
7. Ранній ембріон.
8. Сурогатна мати.
9. Вівця Доллі, генетично ідентична донорові соматичної клітини.



Рис. 62.4. Клони різних тварин

властивостями або, у перспективі, для відновлення вимерлих видів тварин. Крім того, експерименти з клонування дають важливу наукову інформацію, наприклад, про роль ядерної та цитоплазматичної спадковості та їхній взаємозв'язок.

Таким чином, клонування ссавців цілком можливе, хоча й стикається з певними технічними труднощами. А як щодо клонування людини? Є два основні напрями, куди може рухатися клонування людини. **Репродуктивне клонування** передбачає повний розвиток плода та народження клонованої людини. При **терапевтичному клонуванні** розвиток ембріона зупиняється на ранній стадії, і отримані з нього клітини використовують для лікування. Репродуктивне клонування заборонено в усіх країнах світу, натомість терапевтичне клонування в деяких країнах дозволене (наприклад, у Великій Британії).

Мабуть, клонування людини — одне з найбільш обговорюваних наукових питань. Технічні проблеми в цій галузі пов'язані передусім із недосконалістю технології, високим відсотком невдач і ризиком виникнення відхилень розвитку. Етичні проблеми виникають через появу в процесі клонування великої кількості невдалих чи просто зайвих зародків, які знищують через непотрібність. За терапевтичного ж клонування знищують цілком життєздатного зародка людини з метою отримання клітин. У зв'язку з репродуктивним клонуванням виникають також численні юридичні проблеми щодо батьківства, спадкування майна тощо. Водночас часто обговорюване в пресі та популярній літературі питання «клонування Гітлера» й інших історичних особистостей не має жодного наукового підґрунтя: при клонуванні не відбувається «перенесення свідомості» і клон психологічно не буде абсолютно ідентичним своєму прототипові. Його радше можна розглядати як однойцевого близнюка людини, тобто цілком самостійну особистість зі своїм фенотипом і свідомістю, що сформувалися в процесі життя.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 У генній терапії найпоширенішим є спосіб доставки ДНК до соматичних клітин пацієнта за допомогою
- | | | |
|--------------------------------|----------------------------------|---------------------------|
| A модифікованих вірусів | Б агробактерій | В кишкової палички |
| Г мікроін'єкції | Д перенесення мітохондрій | |

- 2** Нині перенесення мітохондрій застосовують для
А лікування деяких форм безпліддя та для запобігання виникненню мітохондріальних захворювань у дитини
Б корекції мутацій у ядерній ДНК
В запобігання народженню дітей із синдромом Дауна
Г запобігання перенесенню мітохондріальних захворювань за чоловічою лінією
Д лікування дорослих пацієнтів із порушеннями в мітохондріальній ДНК
- 3** За цитоплазматичну спадковість відповідають такі клітинні органели, як
А ядро **Б** ендоплазматичний ретикулум **В** комплекс Гольджі
Г мітохондрії **Д** лізосоми
- 4** Першим клонованим ссавцем стала
А кішка **Б** собака **В** корова **Г** вівця **Д** коза
- 5** Клонування доцільно застосувати, щоб
А повернути до життя відомих людей
Б створити «запланованих» дітей
В зберегти собак з унікально чутливим нюхом
Г збільшити надой корів
Д трансплантувати мітохондрії

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Як генна інженерія може допомогти запобігти спадковим захворюванням людини та лікувати їх? Які етичні проблеми при цьому виникають?
- 7** Який спосіб генної терапії доцільніше використовувати для лікування генетичного захворювання, пов'язаного з роботою не однієї, а кількох різних тканин?
- 8** У чому відмінність між репродуктивним і терапевтичним клонуванням?
- 9** Які технічні, етичні та юридичні проблеми виникають у зв'язку з можливим клонуванням людини?
- 10** Чи є сенс клонувати великих учених минулого для здійснення проривів у сучасній науці?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 11** Здебільшого генну терапію *ex vivo* здійснюють зі стовбуровими клітинами. Чим це пояснюється?
- 12** Схарактеризуй технологію клонування вівці Доллі. Чому вона прожила так мало?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 13** Як методи клонування можуть допомогти відновити вимерлих тварин? Які успіхи досягнуто та які проблеми постають?
- 14** У лікуванні яких захворювань генна терапія досягла найбільших успіхів?
- 15** Використавши здобуті знання, доповни процес клонування, показаний у фільмі «Парк Юрського періоду».

§ 63. ГМО



Рис. 63.1. Різні варіанти GloFish

Що таке ГМО?

ГМО розшифровується як «генетично модифікований організм». Це означає, що до його спадкової інформації штучно було внесено зміни для надання йому корисних властивостей. Найчастіше це досягається шляхом перенесення генів з організму одного виду в інший, і тоді отриманий генетично модифікований організм ще називають **трансгеном**.

Стисло розглянемо історію й сучасні досягнення у створенні генетично модифікованих організмів.

- Перший генетично модифікований багатоклітинний організм — трансгенна миша — з'явився на світ 1974 року, тобто лише через два роки після створення першої рекомбінантної молекули ДНК і через рік після появи першої генетично модифікованої бактерії.
- 1983 року було створено першу трансгенну рослину — тютюн, що містив ген стійкості до антибіотика.
- 1992 року вірусостійкий тютюн, вирощений у Китаї, став першою комерційною трансгенною рослиною.
- 1994 року на ринку з'явився перший генетично модифікований продукт харчування — томат сорту Flavr Savr, плід якого довше зберігається та повільніше псується.
- 2003 року було створено акваріумну рибку GloFish (рис. 63.1), здатну флуоресцювати. Вона стала першою генетично модифікованою домашньою твариною.
- 2015 року було дозволено промислове вирощування та вживання в їжу генетично модифікованого лосося з прискореним ростом — AquAdvantage. Лосося використовуватимуть лише у тваринництві й не випускатимуть у природне середовище. Він досягатиме потрібного розміру вдвічі швидше, ніж його звичайні співродичі (рис. 63.2).

У створенні трансгенних тварин і рослин застосовують ті самі підходи, що й під час роботи з мікроорганізмами. Основні етапи їх модифікації такі: отримання ізольованого цільового гена, вбудовування гена у вектор, перенесення вектора до клітин модифікованого організму та відбір модифікованих



Рис. 63.2. Звичайний лосось (менший) і лосось AquAdvantage (більший) одного віку

організмів, їхня перевірка на безпеку. Принципово відрізняється лише метод переносу вектора, оскільки у тварин і рослин немає природного процесу, що забезпечував би поглинання ДНК із навколишнього середовища. Також доводиться враховувати особливості розвитку багатоклітинних організмів.

По рослинах стріляють із генної гармати

Для перенесення генів до клітин рослин використовують **агробактерію**, яка здатна заражати клітини рослин і при цьому переносити до них генетичний матеріал. Для деяких рослин (наприклад, кукурудзи та пшениці) цей спосіб непридатний. У такому разі використовують трансформацію за допомогою **генної гармати** (рис. 63.3), яка в буквальному сенсі стріляє наночастинками із закріпленою на них ДНК.

Іншими способами трансформації рослинних клітин є **мікроін'єкція** ДНК за допомогою мікропіпетки та **електропорація**, тобто введення ДНК у клітину завдяки створенню електричного поля високої напруги.

Сьогодні трансгенними рослинами засаджено понад 10 % усіх посівних територій. Усього в сільському господарстві дозволено використовувати понад 30 видів генетично модифікованих рослин. Більшість модифікацій націлені на підвищення опірності рослин шкідникам чи на надання стійкості до гербіцидів. Крім того, є модифікації, що подовжують термін зберігання продуктів (томати), міняють колір декоративних рослин (гвоздики, троянди), надають стійкості до посухи (кукурудза, цукрова тростина), підвищують уміст корисних речовин (рапс, соя) чи знижують уміст шкідливих (тютюн). Використання ГМО дало змогу зменшити використання пестицидів майже на 40 % і водночас підвищити врожайність на 20 %. Однак вирощування модифікованих рослин досі стикається із серйозною протидією.

2000 року було розроблено так званий **золотий рис** (рис. 63.4), що містить, на відміну від звичайного рису, в значній кількості β -каротин, попередник вітаміну А. Важливість цього продукту, особливо для бідних верств населення Африки та Азії, важко переоцінити: у світі щонайменше 250 млн людей страждають від браку вітаміну А. Щороку від гіповітамінозу гине до 2 млн людей і щонайменше 250 тисяч дітей назавжди втрачають зір. Вирощування золотого рису могло б раз і назавжди розв'язати цю проблему. Але його комерційне використання досі не розпочато,



Рис. 63.3. Трансформація клітин рослини за допомогою генної гармати



Рис. 63.4. Зерна звичайного та золотого рису

Жовтий колір зерен золотого рису зумовлений наявністю великих кількостей жовтого β -каротину.

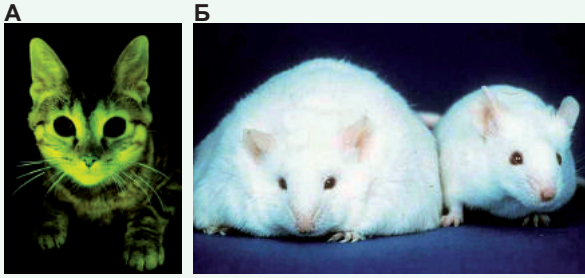


Рис. 63.5. Генетично модифіковані тварини

А. Кішки з вбудованим флуоресцентним білком допомагають вивчати СНІД.

Б. Генетично модифікованих гризунів використовують у якості модельних організмів для вивчення ожиріння й діабету.

передусім через сильний (і не зовсім зрозумілий) спротив природоохоронних організацій і їхніх прихильників. У 2016 році 107 учених — лауреатів Нобелівської премії — підписали відкритого листа, адресованого природоохоронній організації «Грінпіс», а також Організації Об'єднаних Націй та урядам усіх держав світу, із закликом припинити боротьбу з ГМО загалом і проти золотого рису зокрема. Лист закінчується риторичним питанням: скільки ще людей у світі мають померти, перш ніж боротьбу з ГМО визнають злочином проти людства?

Генетично модифіковані тварини допомагають у розв'язанні численних проблем

Методи створення генетично модифікованих тварин теж добре відпрацьовані, їх широко застосовують у наукових дослідженнях (рис. 63.5). Для отримання таких тварин генетичній модифікації піддають зиготу або клітини ембріона на ранніх стадіях. Це роблять, наприклад, для створення експериментальних лабораторних тварин, що слугують модельними організмами для вивчення хвороб людини.

Іншим перспективним напрямом застосування трансгенних тварин є виробництво різноманітних медичних препаратів — антитіл, факторів згортання крові та інших білків. Особливо цікавим рішенням є синтез чужорідних білків у клітинах молочної залози. У такий спосіб можливо виробляти та виводити з організму значні кількості цих препаратів із молоком, тобто без шкоди для тварини. Незважаючи на наявність відпрацьованих технологій, генетично модифікованих тварин у сільському господарстві поки що широко не використовують (крім згаданих нами лососів AquAdvantage).

ГМО: за та проти

Полеміка про можливість вживання в їжу генетично модифікованих продуктів триває вже не одне десятиліття з моменту створення перших трансгенних організмів. Незважаючи на очевидні переваги, що дає їх використання, і відсутність якихось наукових даних про потенційну шкоду ГМО, застосування їх у сільському господарстві стикається зі значним спротивом.

Ось кілька аргументів, які наводять супротивники ГМО.

- 1. Генетично модифіковані організми шкідливі для здоров'я.** Насправді це не так: за десятиліття найретельніших досліджень жодної реальної небезпеки для здоров'я, пов'язаної з трансгенними організмами, виявлено не було. Це в жодному разі не означає, що вони безпечні у будь-яких випадках: якщо вбудувати до геному картоплі ген холерного токсину, то така картопля, без сумніву, користі здоров'ю не принесе. Щоб запобігти будь-яким подібним

ризикам, кожен трансгенний організм проходить ретельну перевірку, подібну до тієї, яку проходять лікарські препарати. Завдяки цьому ГМО навіть безпечніші за організми, отримані в результаті класичної селекції, оскільки останні зазвичай не перевіряють на відсутність шкідливих речовин¹.

2. *Гени з ГМО можуть переноситися до клітин людини, спричиняючи мутації та рак.* Це не так, оскільки після переносу гена до трансгенного організму цей ген уже нічим не відрізняється від решти ДНК і не може самостійно перенестися до геному людини. Якби гени могли самостійно переміщатися, то небезпеку становили б усі організми, які ми вживаємо в їжу.
3. *ГМО становлять загрозу біорізноманіттю та шкідливі для довкілля.* Загрожують біорізноманіттю всі види сільського господарства. ГМО в цьому сенсі не такі шкідливі, оскільки завдяки їхній вищій продуктивності можна скорочувати території, відведені під посіви, і тим самим зберігати більше природних екосистем. Ба більше, стійкі до шкідників ГМО дають змогу зменшити використання пестицидів і тим самим зменшити хімічне навантаження на довкілля. Теоретично перенесення генів стійкості в «дикі» види можливе, але його ймовірність дуже низька.

Як ставитися до ГМО і чи вживати їх у їжу, кожен може вирішити самостійно, але це рішення має бути аргументованим і добре виваженим. На жаль, більшість аргументів супротивників генної інженерії свідчить радше про їхню біологічну неграмотність, аніж про реальну турботу про наше здоров'я.

Поміркуймо

Знайдіть одну правильну відповідь

- 1 Трансгенний організм — це організм,
 - А що мутував у результаті природних причин чи спрямованої модифікації людиною
 - Б у який методами генної інженерії штучно введено ген з організму іншого виду
 - В отриманий у результаті схрещування з організмом іншого виду
 - Г який тривалий час перебував у контакті з трансгенами
 - Д що утворився внаслідок операції зі зміни статі
- 2 Перевага золотого рису порівняно зі звичайним полягає в тому, що золотий рис
 - А містить менше токсичних речовин
 - Б стійкіший до хвороб і шкідників
 - В можна вирощувати в районах із сухішим і холоднішим кліматом
 - Г містить значну кількість β-каротину
 - Д містить більшу кількість золота
- 3 Для рослинних клітин зазвичай не застосовують такий спосіб, як
 - А трансформація за допомогою агробактерії
 - Б трансформація за допомогою генної гармати
 - В уведення ДНК за допомогою мікроін'єкції
 - Г електропорація
 - Д вимочування рослини у розчині ДНК

1 Наприклад, селекціонери випадково вивели сорти картоплі, що містили отруйну речовину соланін у значних кількостях.

- 4** Дозволено розводити для вживання в їжу
А свиню з підвищеним вмістом вітаміну А
Б лосося AquAdvantage з прискореним ростом
В рибку GloFish із зеленим флуоресцентним білком
Г клоновану вівцю Доллі
Д гризунів, хворих на діабет
- 5** Щодо ГМО правильним є твердження:
А перший трансгенний багатоклітинний організм було створено 1974 року
Б першою генетично модифікованою сільськогосподарською культурою стала пшениця
В на сьогодні немає методів, що дають змогу отримувати генетично модифікованих ссавців
Г вирощування генетично модифікованих рослин дозволено лише в США та Японії
Д більшість фахівців-біологів не підтримує застосування ГМО в сільському господарстві

Сформулюйте відповідь кількома реченнями

- 6** Які переваги та недоліки мають методи генної інженерії порівняно з методами традиційної селекції?
- 7** Чи всі ГМО є трансгенними організмами? І чи всі трансгенні організми — ГМО?
- 8** Прочитайте уривок із вигаданої газетної статті та вкажіть авторові на помилки й неточності в тексті: *«Генетичний код ГМО відрізняється від генетичного коду нормальних організмів тим, що ГМО містять гени, які становлять серйозну небезпеку для здоров'я людини. Численні дослідження вчених показали, що вживання ГМО в їжу спричиняє рак, СНІД і коров'ячий сказ, проте, незважаючи на це, ГМО продовжують активно вирощувати та продавати в Україні. І це в той час, коли в усіх інших цивілізованих країнах виробництво й поширення ГМО заборонені та суворо переслідуються законом! На щастя, провідні біологи світу ведуть непримиренну боротьбу за світ без ГМО».*
- 9** Які позитивні зміни в сільське господарство й побут людей може внести використання ГМО?

Знайди відповідь і наблизься до розуміння природи

- 10** У яких наукових дослідженнях і навіщо використовують тварин із видаленими та непрацездатними генами — нокаутними генами?
- 11** Поширеною модифікацією організмів є вбудовування в їхній геном гена зеленого флуоресцентного білка. Що дає така модифікація і як використовують такі організми?

Дізнайся самостійно та розкажи іншим

- 12** Які небезпеки все ж приховує в собі використання ГМО? Проаналізуй основні аргументи супротивників цієї технології.
- 13** Порівняй цілі використання генетичної модифікації рослин і тварин. Які з них унікальні для тварин, а які — для рослин?

§ 64. Властивості живих систем

Що таке життя?

Упродовж цього навчального року ми вивчали різні аспекти існування живих організмів: молекулярні та клітинні основи життєдіяльності, закони спадковості та їх застосування на практиці, взаємодію організмів між собою і з довкіллям. То що ж таке життя? Хоча всі ми здатні інтуїтивно відрізнити живе від неживого, проте дати точне визначення поняттю «життя» дуже складно, практично неможливо. Спроби відповісти на запитання, що таке життя, робилися неодноразово. Є понад сто визначень життя, що їх запропонували свого часу представники різних наук, узявши за основу різні його аспекти.

Одне з найвідоміших визначень життя дав Фрідріх Енгельс, який стверджував, що «життя є спосіб існування білкових тіл, істотним моментом якого є постійний обмін речовин із зовнішньою природою, причому з припиненням цього обміну речовин припиняється й життя, що призводить до розкладання білка». Це визначення, дуже прогресивне для свого часу, звісно, не може вважатися достатньо точним у світлі сучасних знань. Наприклад, воно не враховує фундаментальної ролі інших, окрім білків, біомолекул і не розглядає явища спадковості.

Іншим, більш сучасним визначенням життя є запропоноване біофізиком Михайлом Волькенштейном формулювання: «Живі тіла, що існують на Землі, є відкритими системами, що саморегулюються, самовідтворюються та побудовані з біополімерів — білків і нуклеїнових кислот» (рис. 64.1). Це визначення більш досконале порівняно з визначенням Енгельса, оскільки враховує деякі

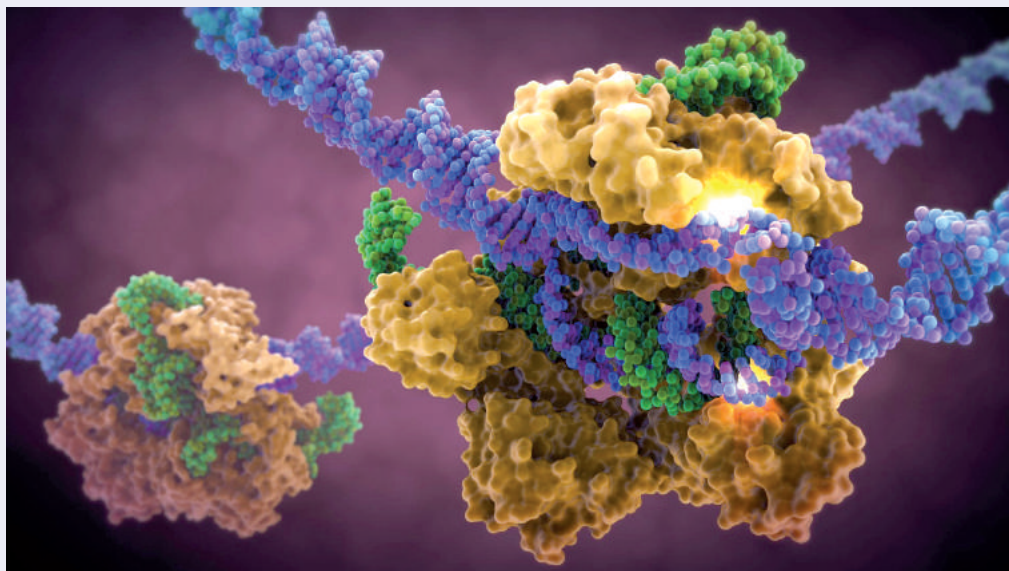


Рис. 64.1. Відтворення молекули РНК (зеленим кольором) за матрицею ДНК (синім кольором) за допомогою білка (жовтим кольором) у процесі транскрипції

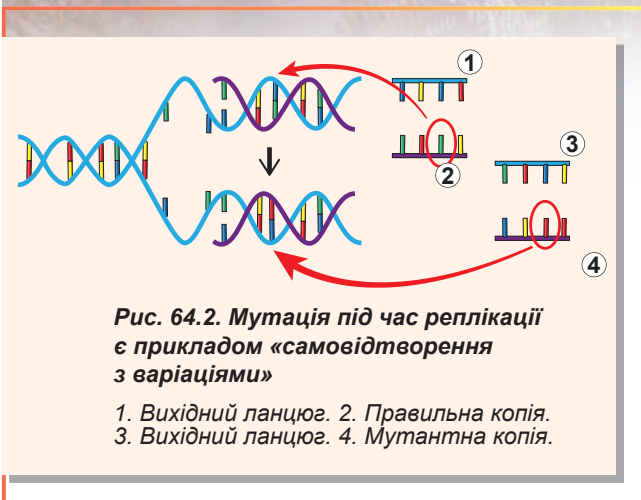


Рис. 64.2. Мутація під час реплікації є прикладом «самовідтворення з варіаціями»

1. Вихідний ланцюг. 2. Правильна копія.
3. Вихідний ланцюг. 4. Мутантна копія.

фундаментальні властивості живого (саморегуляцію, самовідтворення) і вказує на роль нуклеїнових кислот. Проте воно все ж залишається доволі неточним й узагальненим, оскільки враховує аж ніяк не всі властивості живих організмів і не розглядає форм життя, що не містять білків.

Ось ще кілька прикладів визначень, зроблених у різні епохи різними вченими.

Давньогрецький філософ Аристотель стверджував, що життя — це «харчування, ріст та дряхління організму».

Група французьких просвітників, які працювали наприкінці XVIII століття над «Тлумачним словником наук, мистецтв

і ремесел», визначила життя як «стан, протилежний смерті». А французький учений Марі Франсуа Біша писав, що життя це «сукупність функцій, що чинять спротив смерті».

Французький хімік Антуан Лавуазьє називав життя «хімічною функцією».

Відомий біолог Борис Медніков стверджував, що «життя — це активна властивість живої матерії, що супроводжується витратою енергії на підтримку та відтворення специфічної структури».

З погляду біофізики, життя — це процес або система, розвиток яких спрямований на зменшення власної ентропії за рахунок підвищення ентропії навколишнього середовища. Ентропія — це ступінь неупорядкованості системи. Тобто, підтримуючи порядок усередині себе, живі системи створюють безлад у довкіллі. Зверніть увагу на це визначення — ми повернемося до нього ще раз, коли обговорюватимемо властивості живих організмів.

На підставі аналізу всіх наявних визначень життя біофізик Едуард Тріфонов нещодавно запропонував «мінімальне» визначення: «Життя — це самовідтворення з варіаціями» (рис. 64.2). Це визначення фокусується на двох фундаментальних аспектах живого — спадковості та мінливості, але не враховує решти.

Дуже близьким до нього є офіційне визначення життя, яким послуговується Національне аерокосмічне управління США (NASA) для пошуку позаземного життя: «Життя — хімічна система, що самопідтримується та здатна до дарвінівської еволюції».

Продовжувати наводити приклади визначень життя можна було б ще дуже довго, але чи має це сенс? Як бачимо, досі немає жодного визначення життя, що зусбіч описувало б його властивості. Як ви гадаєте, чому настільки складно дати визначення такого «буденного» явища? Імовірно, річ у тім, що явище життя багаторівневе, проявляє себе в різних масштабах — від молекули до біосфери: згадайте, у § 1 йшлося про різні рівні організації життя. Поняття «живі організми» включає всього лише один рівень організації живого — організмівий. Намагаючись визначити життя через властивості живих організмів, ми не враховуємо решти рівнів його організації; намагаючись визначити життя як глобальне явище — не зважаємо на властивості окремих живих організмів. Спробуймо підійти до проблеми по-іншому: визначити спільні властивості всіх живих істот, щоб через опис цих властивостей наблизитися до розуміння феномену життя.

Властивості живих організмів багатогранні

Ми з'ясували, що поняття «життя» та «живе» вказують на різні рівні організації того самого явища, а тому дати вичерпне визначення життя практично неможливо. Можливо, легше дати визначення «живого», яке б однозначно відрізняло його від «неживого»? Спробуйте зробити це самі, і ви переконаєтеся, що замість того, щоб намагатися дати точне визначення, доцільніше спробувати з'ясувати якісь спільні властивості живих організмів, які відрізняють їх від об'єктів неживої природи. Багато з цих властивостей ви можете назвати самі. Наприклад, усі ми знаємо, що живі організми рухаються, харчуються, розмножуються та ростуть. Це дуже важливі властивості живого, проте не варто забувати, що, наприклад, деякі дорослі метелики взагалі не харчуються і не ростуть, а мули не здатні розмножуватися.

Збагатившись цьогорічними знаннями, ми можемо додати до переліку властивостей живого ще й такі: єдність хімічного складу, наявність обміну речовин, складна мікроскопічна будова, клітинна структура, наявність механізмів спадковості та мінливості, здатність до еволюції. Ці властивості універсальніші, ніж перелічені вище, але недостатньо конкретні: багато штучних об'єктів неживої природи (наприклад, комп'ютер чи автомобіль) споживають енергію і мають складну структуру, мінливі та «еволюціонують» (рис. 64.3).

Більш висока впорядкованість живих організмів порівняно з неживою природою та здатність підвищувати власну впорядкованість унаслідок підвищення ступеня неупорядкованості (ентропії) в навколишньому середовищі — одна з найважливіших властивостей живого з погляду фізики. Справді, жоден неживий об'єкт не здатний самостійно підвищувати свою впорядкованість та ускладнюватися, проте це здатні робити всі живі організми. Згідно з другим законом термодинаміки, ентропія у Всесвіті може тільки збільшуватися. Живі організми не здатні порушити цей закон, але можуть знизити ентропію локально — усередині себе, витративши на це енергію й при цьому підвищивши ентропію глобально — у решті Всесвіту. Організми синтезують складні молекули та створюють складні мікро- й макроструктури, зменшуючи неупорядкованість. Але при цьому вони



Рис. 64.3. Еволюція слонів та автомобілів BMW

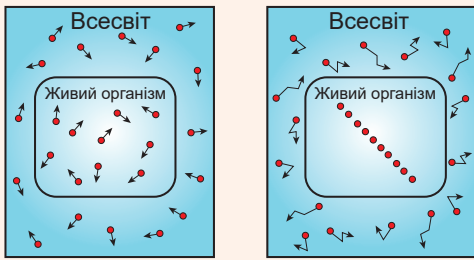


Рис. 64.4. Зміна ентропії живими організмами

Зменшуючи ентропію всередині себе, організми збільшують її у Всесвіті.

розщеплюють складні молекули на більш прості, змінюють хімічний склад і температуру середовища навколо себе — усе це підвищує невпорядкованість поза організмами (рис. 64.4).

Наслідком здатності підтримувати та підвищувати свою впорядкованість є здатність живих організмів до саморегуляції й самовідновлення.

Кожна з перелічених властивостей не здатна сама повністю схарактеризувати всіх живих істот, і зовсім не всі живі істоти мають повний набір усіх наведених властивостей. Ба більше, кожна з властивостей живого окремо проявляється й у неживій природі. Однак опис життя через характерні властивості живих організмів — це найкраща на сьогодні відповідь на запитання, що таке життя.

Замість післямови

Ми сподіваємося, що після вивчення біології в 9-му класі це складне, багатогранне та безмежно цінне поняття — життя — стало для вас зрозумілішим і ближчим. Читаючи параграфи, розглядаючи ілюстрації та виконуючи завдання, ви з кожною перегорнутою сторінкою ставали розумнішими, мудрішими та кращими. Ми сподіваємося, що, порівнявши себе на початку року та зараз, ви помітите ці суттєві відмінності! Добре, якщо вам сподобалося подорожувати сторінками цього підручника, і ще краще, якщо ви полюбили біологію, адже, як сказав Й. В. Гете, «навчитися можна лише того, що любиш!»

Проект на літо для вільного від відпочинку часу

«Життя»

- 1) Поміркуйте над значенням живих систем в існуванні нашої планети загалом та у вашому житті зокрема. Якою була б Земля і як би ми існували без них?
- 2) Своє міркування оформіть у вигляді літературного твору в прозі чи віршах, намалюйте картину, зніміть відеоролик, напишіть пісню, зробіть яскраву презентацію чи фотоколаж — творіть у тому форматі, який вам більше до вподоби.
- 3) Представте свій витвір друзям і рідним, поділіться ним у соцмережах й обов'язково продемонструйте однокласникам у наступному навчальному році!

Лабораторне дослідження

Властивості ферментів

Мета: дослідити вплив різних чинників на роботу ферментів.

Обладнання: штативи для пробірок, п'ять пробірок, мірні піпетки, ємність із киплячою водою, ємність із льодом, вода, свіжоприготований 0,1 % розчин крохмалю, 9 % розчин оцтової кислоти (столовий оцет), 5 % спиртовий розчин йоду (аптечний йод).

Хід дослідження

1. Ротову порожнину прополощіть кілька разів чистою водою. У пробірку зберіть приблизно 1 мл слини і додайте 9 мл води.
2. У кожну з чотирьох пронумерованих пробірок додайте по 1 мл розчину слини, відповідний реагент та після ретельного перемішування поставте в місце з відповідною температурою, зазначеною в таблиці.

№ пробірки	Реагент	Температура, °C
1	—	кімнатна
2	1 мл 9 % оцтової кислоти	кімнатна
3	—	0
4	—	100

3. Через 5 хвилин у кожну пробірку додайте по 1 мл 0,1 % розчину крохмалю й залиште за тієї самої температури.
4. Ще через 5 хвилин пробірки витягніть із льоду та киплячої води й чекайте, доки їх уміст матиме кімнатну температуру. Потім додайте кілька крапель 5 % розчину йоду. За наявності крохмалю в пробірці з'явиться синьо-фіолетове забарвлення.
5. Проаналізуйте, за яких умов фермент слини амілаза розщепив крохмаль і відповідного забарвлення не спостерігається, а за яких умов фермент неактивний. Поясніть спостережувані явища. Зробіть висновки.

Лабораторне дослідження

Фази мітозу

Мета: удосконалити навички роботи з мікроскопом та мікропрепаратами, закріпити знання про фази мітозу, навчитися розпізнавати їх на мікропрепаратах.

Обладнання: мікроскоп, постійний мікропрепарат клітин корінців цибулі.

Хід дослідження

1. Налаштуйте мікроскоп і розгляньте мікропрепарат.
2. Знайдіть зону поділу біля кореневого чохла й розгляньте на великому збільшенні клітини на різних стадіях поділу.
3. Замалюйте зовнішній вигляд клітин на різних стадіях клітинного циклу й мітозу та підпишіть окремі елементи. Зробіть висновки.

Лабораторне дослідження

Мінливість у рослин і тварин

Мета: удосконалити навички біологічних досліджень, дослідити межі мінливості різних організмів.

Обладнання: лінійка, ростомір (сантиметр), об'єкти дослідження (листки, бульби картоплі, коренеплоди моркви чи буряка, яблука, цибулини, зернини квасолі).

Хід дослідження

Мінливість у рослин

1. Виміряйте довжину черешка чи листової пластини у 20 листків (довжину чи кількість вічок на бульбах картоплі, довжину коренеплодів моркви чи буряка, діаметр яблук чи цибулин, кількість темних плям на зернинах квасолі).
2. Запишіть отримані результати в порядку зростання й зазначте кількість об'єктів із певним значенням ознаки. Побудуйте варіаційну криву: відклавши на осі абсцис значення ознаки, а на осі ординат — кількість об'єктів із відповідним значенням ознаки.

Мінливість у тварин

3. Виміряйте зріст усіх ваших однокласників, а також, якщо є змога, учнів паралельних класів.
4. Побудуйте варіаційну криву, як описано в пункті 2.
5. Проаналізуйте отримані криві, поясніть їхню форму та зробіть висновки.

Лабораторна робота

Вивчення структурно-функціональної різноманітності клітин

Мета: удосконалити навички роботи з мікроскопом і мікропрепаратами, навчитися виготовляти тимчасові мікропрепарати, ознайомитися з різноманітністю клітин представників окремих груп організмів.

Обладнання: мікроскоп, предметні та покривні скельця, препарувальна голка, піпетка, скляна паличка, зубочистка, вода, 5 % розчин йоду, цибулина, підготовлена культура дріжджів.

Хід роботи

1. Приготуйте тимчасовий мікропрепарат рослинних клітин шкірочки м'якоти луски цибулі. Для цього зніміть із зовнішнього боку луски тонку прозору шкірочку. Покладіть її у краплю води і додайте краплю 5 % розчину йоду. Накрийте покривним скельцем.
2. Приготуйте тимчасовий мікропрепарат тваринних клітин епітелію ротової порожнини. Для цього скляною паличкою кілька разів проведіть по внутрішній поверхні щоки. Отримані клітини помістіть у краплю води на предметному скельці. Накрийте покривним скельцем.
3. Приготуйте тимчасовий мікропрепарат клітин дріжджів. Для цього розмішайте достатню кількість дріжджів у теплому водному розчині цукру. Залиште розчин у теплому місці на кілька годин. Краплі культури дріжджів перенесіть на предметне скельце. Накрийте покривним скельцем.
4. Приготуйте тимчасовий мікропрепарат клітин бактерій. Для цього зубочисткою зніміть наліт із зубів та розчиніть його у краплі води на предметному скельці. Накрийте покривним скельцем.
5. Розгляньте на великому збільшенні отримані мікропрепарати. Замалюйте побачене та порівняйте клітини за будовою. Зробіть висновки.

Корисні біологічні Інтернет-ресурси

Посилання на Інтернет-ресурси, використані в підручнику		Різноманітні наукові ігри	
http://helianthus.com.ua/books/bio9		biomanbio.com	sciencegamecenter.org
			
Курси дистанційного вивчення біології			
ed-era.com	coursera.org	khanacademy.org	alison.com
			
Інтерактивні навчальні програми	Біологічні мультфільми, інша інформація	Цікаві біологічні статті	Міжнародна біологічна олімпіада
star.mit.edu	shmoop.com	naturalist.if.ua	ibo-info.org
			

Не забувайте також про існування української версії Вікіпедії, до створення якої можете долучитися й ви!

Використана література

1. Reece J., Urry L., Cain M., Wasserman S., Minorsky P., Jackson R. Campbell Biology. — 9th ed. — Pearson, 2011.
2. Raven P., Johnson J., Mason K., Losos J., Singer S. Biology. — 10th ed. — McGraw-Hill, 2014.
3. Alberts A., Johnson J., Lewis M., Raff K., Roberts K., Walter P. Molecular biology of the cell. — 5th ed. — J. Wiley & Sons, 2008.
4. Nelson D., Cox M. Lehninger Principles of Biochemistry. — 6th ed. — W. H. Freeman, 2012.
5. Futuyama D. Evolution. — 3rd ed. — Sinauer Associates, Inc., 2013.
6. Pierce B. Genetics. A conceptual approach. — 5th ed. — W. H. Freeman, 2013.

Зміст

Переднє слово	3
§ 1. Біологія як наука	4
РОЗДІЛ 1. ХІМІЧНИЙ СКЛАД КЛІТИНИ ТА БІОЛОГІЧНІ МОЛЕКУЛИ	
§ 2. Вода	10
§ 3. Білки	15
Доповнення I. Малі органічні молекули. Мономери й полімери	20
§ 4. Вуглеводи	21
Доповнення II. Про лактазну недостатність	24
§ 5. Ліпіди	26
Доповнення III. Проблема транспортування ліпідів в організмі	30
§ 6. Ферменти	32
§ 7. Нуклеїнові кислоти	36
Доповнення IV. Божевільний пошук подвійної спіралі	40
Практична робота №1. Розв'язування елементарних вправ зі структури білків і нуклеїнових кислот	42
§ 8. АТФ	43
РОЗДІЛ 2. СТРУКТУРА КЛІТИНИ	
§ 9. Структура еукаріотичної клітини	50
§ 10. Цитоплазма та органели	56
§ 11. Ядро	61
§ 12. Типи клітин	66
Доповнення V. Теорія симбіогенезу: мітохондрії	70
§ 13. Рослинна і тваринна клітини	72
Доповнення V (продовження). Теорія симбіогенезу: хлоропласти	79
§ 14. Методи дослідження клітини	80
РОЗДІЛ 3. ПРИНЦИПИ ФУНКЦІОНУВАННЯ КЛІТИНИ	
§ 15. Обмін речовин та енергії	86
§ 16. Розщеплення речовин	90
§ 17. Біохімічні механізми дихання	95
§ 18. Фотосинтез	100
§ 19. Хемосинтез	105
§ 20. Принципи синтетичних процесів	109
РОЗДІЛ 4. ЗБЕРЕЖЕННЯ ТА РЕАЛІЗАЦІЯ СПАДКОВОЇ ІНФОРМАЦІЇ	
§ 21. Подвоєння ДНК	114
§ 22. Транскрипція	119
§ 23. Типи РНК	124
§ 24. Генетичний код	129
Доповнення VI. Як розшифрували генетичний код?	133
§ 25. Біосинтез білка	135
Практична робота № 2. Розв'язування елементарних вправ із реплікації, транскрипції та трансляції	140
§ 26. Гени	141
Доповнення VII. Гіпотеза «один ген — один білок»	145
§ 27. Геноми	147
Доповнення VIII. Які геноми розшифровано?	151
§ 28. Клітинний цикл. Мітоз	153
Доповнення IX. Ракові клітини не можуть припинити ділитися	158
§ 29. Мейоз	159
§ 30. Статеві клітини і життєві цикли	164

РОЗДІЛ 5. ЗАКОНОМІРНОСТІ УСПАДКУВАННЯ ОЗНАК

§ 31. Генотип і фенотип. Алелі	172
§ 32. Закон незалежного успадкування	177
§ 33. Взаємодія генів	182
§ 34. Зчеплення генів і кросинговер	187
§ 35. Генетика статі	191
§ 36. Мінливість	195
§ 37. Мутації та хвороби	199
§ 38. Класичні методи генетики	204
Практична робота № 3. Складання схем схрещування	208
Проект I. Складання власного родоводу та демонстрація успадкування ознак	209
§ 39. Сучасні методи генетики	210

РОЗДІЛ 6. ЕВОЛЮЦІЯ ОРГАНІЧНОГО СВІТУ

§ 40. Популяція	216
§ 41. Розвиток еволюційних поглядів	221
§ 42. Еволюційні фактори	227
§ 43. Механізми видоутворення	232
§ 44. Докази еволюції	237
§ 45. Еволюція людини	242
§ 46. Походження життя	247

РОЗДІЛ 7. БІОРІЗНОМАНІТТЯ

§ 47. Біологічна систематика	254
§ 48. Основні групи живих організмів	259
Практична робота № 4. Порівняння будови та процесу розмноження клітинних і неклітинних форм життя	263
§ 49. Біорізноманіття еукаріотів	264
Доповнення X. Багатоманітність найпростіших	268

РОЗДІЛ 8. НАДОРГАНІЗМОВІ БІОЛОГІЧНІ СИСТЕМИ

§ 50. Різноманітність екосистем	272
§ 51. Харчові зв'язки	276
Доповнення XI. Як рослини протистоять рослиноїдним тваринам?	280
§ 52. Колообіг речовин і елементів	282
§ 53. Екологічні фактори	287
§ 54. Стабільність екосистем	292
§ 55. Біосфера як цілісна система	297
§ 56. Захист і збереження біосфери	301
Проект II. Виявлення рівня антропогенного впливу в екосистемах своєї місцевості	305
§ 57. Охорона природи	306

РОЗДІЛ 9. БІОЛОГІЯ ЯК ОСНОВА БІОТЕХНОЛОГІЇ ТА МЕДИЦИНИ

§ 58. Одомашнення рослин і тварин	314
§ 59. Селекція	319
§ 60. Традиційні біотехнології	323
Доповнення XII. Чим чорний чай відрізняється від зеленого?	327
§ 61. Генна та клітинна інженерія	328
§ 62. Роль біотехнології в медицині	333
§ 63. ГМО	338
§ 64. Властивості живих систем	343
Лабораторний практикум	347
Корисні біологічні Інтернет-ресурси	349

Навчальне видання

ШАЛАМОВ Руслан Васильович
НОСОВ Георгій Андрійович
ЛИТОВЧЕНКО Олександр Анатолійович
КАЛІБЕРДА Микита Сергійович

БІОЛОГІЯ

Підручник для 9 класу загальноосвітніх навчальних закладів
Рекомендовано Міністерством освіти і науки України

Видано за рахунок державних коштів. Продаж заборонено

Відповідальний за випуск *Юрій Морщавка*
Редактор *Ірина Дворницька,
Василь Терещенко*
Дизайн *Наталія Михайленко,
Віталій Мельник*
Художник *Костянтин Дехніч*
Комп'ютерна верстка *Віталій Мельник*
Коректор *Владислав Колеснік*

Формат 70×100 $\frac{1}{16}$. Папір офсетний.
Друк офсетний. Умовн. друк. арк. 28,512.
Наклад 73 785 примірників.

ТОВ «ТО «Соняшник»
Адреса видавництва: 61115, м. Харків, а/с 3182.
<http://helianthus.com.ua>
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи
серія ДК № 5180 від 11.08.2016 р.

Віддруковано з готових діапозитивів у ТОВ «ПЕТ»
61024, м. Харків, вул. Ольмінського, 17
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи
серія ДК № 4526 від 18.04.2013 р.