



Мал. 26.5. Рак-самітник може вступати у різні форми симбіозу:
 1 – симбіоз з рачками – морськими жолудями – є прикладом коменсалізму;
 2 – симбіоз з актинією є прикладом мутуалізму

Коменсалізм – це такий тип взаємозв'язків різних видів, за якого один з них (*коменсал*) використовує залишки їжі, продукти життєдіяльності чи житло іншого (*хазяїна*), не завдаючи йому помітної шкоди. Проте і користі від коменсалів організмам хазяїв ніякої (мал. 26.5, 1).

Коменсалізм може проявлятися у формах *квартирантства* або *нахлібництва*. Квартирантство – використання коменсалом для оселення організму хазяїна або частини його середовища життя. Нахлібництво – споживання залишків їжі або продуктів життєдіяльності хазяїна.

Мутуалізм – різновид співіснування особин різних видів, від якого вони отримують взаємну користь (мал. 26.5, 2). Часто види, які перебувають у мутуалістичних взаємозв'язках, не можуть існувати окремо. Наприклад, деякі одноклітинні джгутикові найпростіші постійно мешкають у кишечнику комах (тарганів, термітів тощо). Джгутикові виробляють ферменти, які розщеплюють целюлозу до простих вуглеводів, що легко засвоюються організмом комах. Отже, вони «готують» хазяїну поживні речовини, а самі знаходять у його кишечнику їжу та захист від несприятливих умов довкілля. Якщо комах штучно позбавити симбіотичних джгутикових, вони загинуть від голоду навіть за достатньої кількості їжі, оскільки самі розщеплювати целюлозу не здатні.

Інші приклади – співіснування водорості та гриба в лишайнику, з яких лише водорість може існувати окремо; рака-самітника та актинії, які обидва здатні до самостійного життя; бульбочкових бактерій на корінні бобових рослин.

Нові терміни та поняття. Ґрунт, паразитизм, коменсалізм, мутуалізм.



Запитання для повторення: 1. Який склад ґрунту? 2. Як організми адаптувалися до життя в товщі ґрунту? 3. Які особливості організму як середовища життя? 4. Що вам відомо про симбіоз та його форми? 5. У чому полягає паразитизм? 6. Що таке коменсалізм та які його форми? 7. У чому полягає мутуалізм? Наведіть приклади мутуалістичних взаємозв'язків.

Проблемне завдання. Поміркуйте, чим можна пояснити те, що членистоногі, які мешкають у глибоких шарах ґрунту, мають тонші покриви, ніж близькі до них види, які мешкають у його поверхневих шарах.

§ 27. БІОЛОГІЧНІ АДАПТИВНІ РИТМИ ОРГАНІЗМІВ

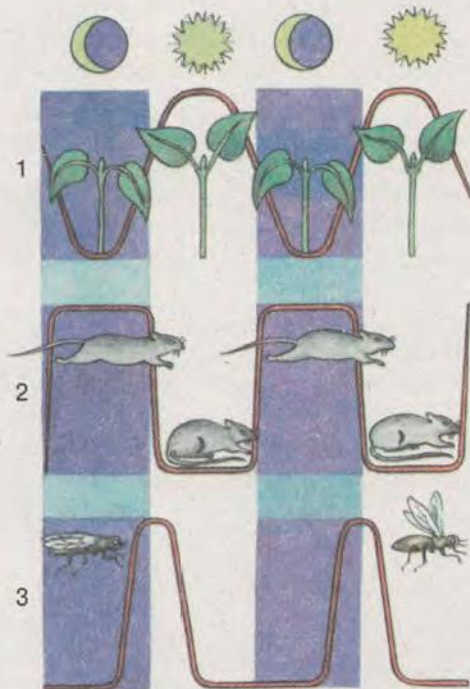
Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: які періодичні зміни екологічних факторів пов'язані з обертанням Землі навколо Сонця та Місяця навколо Землі?

Одне з найзагальніших явищ, що відбуваються в природі, – це *сезонна і добова періодичність*. Сезонна періодичність чіткіше виражена в помірних і північних широтах, де зумовлює певну ритмічність життя організмів, тоді як у мешканців тропіків сезонні зміни здебільшого виявляються не так чітко. Чергування пір року пов'язане з рухом планет (насамперед з обертанням Землі навколо Сонця), який зумовлює зміни світлового режиму, температури, вологості повітря. Добові ритми організмів спричинені обертанням Землі навколо власної осі. Між рухом небесних тіл і організмами, які населяють нашу планету, існує тісний зв'язок, унаслідок якого спостерігають періодичні (сезонні, добові, припливно-відпливні) зміни інтенсивності екологічних факторів. Живим істотам притаманні різноманітні механізми, які дають змогу визначати положення Сонця, певні фази Місяця тощо. Так, висота розташування Сонця над обрієм свідчить про час доби, а тривалість світлової її частини – про певний сезон. Це зумовлює формування в організмів *адаптивних біологічних ритмів (біоритмів)*: добових, припливно-відпливних, сезонних, річних.

З біоритмами пов'язане явище «*біологічного годинника*» – здатності організмів реагувати на плин часу. Механізми цього явища ще остаточно не з'ясовані, але вважають, що воно ґрунтується на чіткій періодичності фізико-хімічних процесів, які відбуваються в клітині. Це має важливе біологічне значення, оскільки дає змогу узгоджувати фізіологічні ритми зі змінами довкілля.

Біоритми пов'язані з періодичною зміною інтенсивності дії різноманітних екологічних факторів – освітленості, припливів і відпливів тощо. Розрізняють добові, припливно-відпливні, сезонні, річні типи адаптивних біологічних ритмів організмів та їхніх угруповань.

Добові ритми. Унаслідок обертання Землі навколо своєї осі двічі на добу змінюється освітленість. Це зумовлює коливання температури, вологості та інших абіотичних факторів, що, в свою чергу, впливає на активність організмів. Зокрема, сонячне світло визначає періодичність фотосинтезу, час розкриття та закриття квіток тощо. Зміна дня і ночі впливає на перебіг різних функцій організмів тварин: рухову ак-



Мал. 27.1. Приклади добових ритмів активності рослин і тварин: 1 – бобова рослина; 2 – пацюк; 3 – хатня муха

тивність, інтенсивність процесів обміну речовин тощо (мал. 27.1). У людини заєстровано понад 100 життєвих функцій, залежних від часу доби.

Добові ритми також характерні для угруповань організмів. Наприклад, маси морських планктонних тварин удень пересуваються ближче до поверхні води, а вночі – опускаються вглиб. Ці міграції спричинені добовими змінами освітленості, температури. Услід за зоопланктоном переміщуються тварини, які ним живляться, та хижаки, що полюють на планктоноідні види.

Припливно-відпливні ритми зумовлені рухом Місяця навколо Землі, який притягує водні маси. Найбільш чітко вони виражені в мешканців припливно-відпливної зони (літоралі). Протягом місячної доби (24 год 50 хв) відбувається по два припливи та відпливи. Щодобово фази припливів і відпливів зсуваються приблизно на 50 хв. При цьому двічі на місяць у період нового та повного місяця (приблизно кожні 14 діб, коли Земля, Сонце й Місяць розташовуються на одній лінії) припливи стають максимальними. Таким чином, на добовий ритм припливів і відпливів накладається ще й місячний.

Під час відпливів мешканці літоралі закривають свої черепашки (молюски), будиночки (вусоногі раки), ховаються у ґрунт (кільчасті черви), змінюють своє забарвлення тощо. Натомість на ділянках, які звільнилися від води, з'являються тварини – мешканці наземно-повітряного середовища (кліщі, комахи, птахи тощо), які знаходять тут достатню кількість їжі (скупчення водоростей, рештки тварин та ін.). Активність літоральних гідробіонтів поновлюється під час відпливів. З періодами припливів і відпливів пов'язані й періоди розмноження тварин певних видів.

Сезонні ритми пов'язані з обертанням Землі навколо Сонця, що зумовлює річні цикли змін кліматичних умов (мал. 27.2). З певними сезонами в організмів пов'язані періоди розмноження, розвитку, стану зимового спокою, у тварин – також періоди линяння, міграцій, сплячки тощо, у листопадних рослин – періоди листопаду. Отже, залежно від певного сезону в організмів спостерігають значні зміни інтенсивності основних процесів життєдіяльності, поведінки. При цьому періоди активного живлення, розмноження й розвитку припадають зазвичай на сприятливі сезони, несприятливі ж різні організми можуть переживати в стані спокою (анабіозу тощо). Найчіткіше сезонні ритми виражені у вищих рослин, укорінених на певній ділянці, та тварин, що ведуть прикріплений спосіб життя. Сезонні ритми впливають не тільки на життєві процеси організмів, а й на їхню будову.



Мал. 27.2. Приклади сезонних ритмів у природі: 1 – зима; 2 – весна–літо; 3 – осінь

Багаторічні ритми. У багатьох організмів спостерігають менш чітко виражені *багаторічні цикли*, пов'язані з неперіодичною зміною сонячної активності протягом кількох років (наприклад, масові розмноження перелітної сарани та деяких інших тварин). Звичайно періоди сонячної активності настають приблизно кожні 11 років.

Фотоперіодизм. Одним з провідних чинників, які впливають на біологічні ритми, є *фотоперіод* – тривалість довжини світлого періоду доби. Реакція організмів на зміну довжини фотоперіоду дістала назву *фотоперіодизму*. Тривалість світлого періоду доби є найбільш стабільним з екологічних факторів, бо вона завжди постійна в певному місці в певний день року, тоді як інші чинники (температура, вологість, тиск тощо) можуть коливатись у значних межах щодобово. Здатність організмів реагувати на зміну довжини світлого та темного періодів доби дає змогу заздалегідь адаптуватися до наступних сезонних змін умов існування. Явище фотоперіодизму властиве різним організмам, але найбільш чітко виражене у видів, які живуть в умовах різких сезонних змін довкілля.

У рослин структурами, які сприймають зміну тривалості світлого періоду, насамперед є листки. Унаслідок цих змін у клітинах рослин утворюються біологічно активні речовини (фітогормони), які впливають на різноманітні процеси життєдіяльності (цвітіння, листопад, проростання насіння, бульб, цибулин та ін.). Залежно від реакції на довжину світлого періоду доби розрізняють *рослини довгого та короткого дня* (мал. 27.3). У рослин довгого дня (блекота, злаки, листопадні дерева тощо) збільшення тривалості світлого періоду стимулює процеси росту та розмноження, а його скорочення – гальмує, визначаючи перехід до стану зимового спокою. А рослини короткого дня (тютюн, рис, соя та ін.) цвітуть при скороченні тривалості світлого дня. Рослини короткого дня здебільшого зростають у низьких широтах, довгого – у високих і помірних. При цьому фотоперіодизм чіткіше виражений у рослин короткого дня.

У багатоклітинних тварин фотоперіодичні реакції регулюють нервова та ендокринна системи. Як приклад розглянемо вплив довжини світлого дня на розмноження в комах. У період найдовших днів у нервових клітинах самок деяких видів комах виробляються нейрогормони, під впливом яких вони відкладають яйця, що можуть тривалий час перебувати у стані спокою. Личинки із цих яєць виходять лише навесні наступного року, коли достатньо їжі та сприятливі кліматичні умови. Завдяки цьому регулюється ріст чисельності популяцій, що запобігає виснаженню кормових ресурсів.



Мал. 27.3. I. Рослини довгого дня: 1 – блекота; 2 – клен.
II. Рослини короткого дня: 3 – тютюн; 4 – соя

Довжина світлого дня впливає не лише на процеси життєдіяльності окремих особин або видів, а й на функціонування екосистем у цілому, зумовлюючи закономірні сезонні заміни одних видів іншими (наприклад, тюльпани в степах і пустелях цвітуть і дають насіння навесні, потім їхні надземні частини відмирають, а цибулини залишаються в ґрунті в неактивному стані до наступної весни). Певні види перелітних птахів улітку входять до складу екосистем помірних кліматичних зон (ластівки, лелеки тощо), взимку – тропічних і субтропічних. У більшості рослин і холоднокровних тварин взимку значно гальмуються процеси життєдіяльності.

Дослідження фотоперіодичних реакцій організмів має важливе практичне значення. Змінюючи довжину світлого періоду в умовах штучного утримання свійських тварин і вирощування культурних рослин, вдається регулювати процеси їхнього росту та розвитку. Так, збільшуючи фотоперіод, можна підвищувати продуктивність рослин, стимулювати розмноження, ріст, линяння тварин тощо.

Як організми пристосовуються до періодичних змін умов середовища життя?

Кожна жива істота пристосована до періодичних змін інтенсивності дії багатьох екологічних факторів.

Активні пристосування. Організми регулюють власні процеси життєдіяльності залежно від змін умов довкілля. Це дає змогу підвищити стійкість до несприятливих змін умов існування і здійснювати процеси життєдіяльності, незважаючи на них (наприклад, температура тіла птахів і ссавців залишається постійною навіть за сильних морозів, а пустельні членистоногі підтримують відносно сталий вміст води в тілі за умов значної посухи).

Пасивні пристосування. Процеси життєдіяльності організмів підпорядковані змінам у довкіллі. Так, за зниження температури повітря у холоднокровних тварин знижується інтенсивність процесів обміну, вони впадають у стан заціпеніння. Подібне спостерігають і в деяких теплокровних тварин (наприклад, зимова сплячка їжаків або бурих ведмедів). Листопадні рослини взимку припиняють фотосинтез, ріст, розвиток, зменшують інтенсивність транспірації або припиняють її ззагалі. Щоб пережити несприятливі умови, тварини переміщуються в інші місця (міграції та кочівлі деяких комах, риб, птахів, ссавців тощо) або найвразливіші фази розвитку завершують у найбільш сприятливі періоди, а на несприятливі періоди припадають фази спокою (наприклад, фази яйця або лялечки в комах) (мал. 27.4).



Мал. 27.4. Приклади пристосування тварин до періодичних змін середовища життя: 1 – зимова сплячка тварин; 2 – міграції птахів; 3 – тихоходи можуть перебувати в стані анабіозу роками, не втрачаючи життєдіяльності

Нові терміни та поняття. Явище «біологічного годинника», фотоперіодизм.

? **Запитання для повторення:** 1. Що таке адаптивні біологічні ритми? 2. У чому полягає явище «біологічного годинника»? 3. Чим зумовлені добові ритми? 4. Що таке припливно-відпливні ритми та яка їхня причина? 5. Чим зумовлені сезонні ритми та чергування пір року? 6. Що таке фотоперіодизм?

Проблемне завдання. Поміркуйте, чому в мешканців тропіків сезонні зміни інтенсивності процесів життєдіяльності виражені не так чітко, як у жителів помірних широт.

§ 28. ПОПУЛЯЦІЯ: ЇЇ ХАРАКТЕРИСТИКИ ТА СТРУКТУРА. ПОПУЛЯЦІЙНІ ХВИЛІ. ГОМЕОСТАЗ ПОПУЛЯЦІЙ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: які існують форми внутрішньовидових і міжвидових взаємозв'язків організмів?

Взаємодія популяцій певного виду з комплексом усіх екологічних чинників, притаманних для середовища життя, становить його *екологічну характеристику*. Популяції певного виду постійно взаємодіють не лише з абіотичними факторами, а й з популяціями інших видів, що визначає положення виду в біогеоценозі – екологічну нішу.

Екологічна ніша – це просторове і трофічне положення популяції певного виду в біогеоценозі, комплекс його взаємозв'язків з популяціями інших видів і вимог до умов довкілля.

У разі руйнування екологічної ніші популяція виду з певної екосистеми зникає. Згодом вона може відновитись за рахунок міграцій особин виду з інших екосистем. Чим ближчі екологічні ніші популяцій певних видів в одному біогеоценозі, тим гостріша між ними конкуренція. Наслідком такої конкуренції є або витіснення одного виду іншим, або зниження її гостроти внаслідок змін їхніх вимог до умов довкілля (мал. 28.1).



Мал. 28.1. Навколоводні та водоплавні птахи, що займають різні екологічні ніші



Мал. 28.2. Життєві форми рослин: 1 – дерево; 2 – кущ; 3 – трав'янисті рослини

Екологічна характеристика виду є сукупністю ніш його популяцій. Порушення екологічної ніші виду призводить до його вимирання.

Частину простору в екосистемах, яка заселена популяціями даного виду та забезпечує їх необхідними ресурсами, називають *місцеіснуванням виду*.

Життєві форми. Сукупність подібних адаптацій будови і функцій еукаріотичних організмів до певних умов середовища в організмів незалежно від їхнього систематичного положення називають *життєвою формою*. Вона свідчить про спосіб життя представників виду та слугує одиницею екологічної класифікації. Життєвою формою рослин вважають насамперед їхній зовнішній вигляд, який відбиває пристосованість до певних умов існування (мал. 28.2). Класифікація життєвих форм тварин буває за типом живлення (фільтратори, хижаки, фітофаги, паразити, кровососи, некрофаги тощо), за характером місцеіснування (землерії, деревні форми, літаючі) тощо.

Популяційна структура виду. У межах ареалу виду окремі особини зібрано в більш-менш розмежовані групи – популяції. Пригадаємо означення популяції.

Популяція – сукупність особин одного виду, які тривалий час мешкають у певній частині свого ареалу частково чи повністю ізольовано від інших подібних угруповань.

Існування виду у формі популяцій пов'язане з нерівномірністю розподілу сприятливих умов існування за його ареалом. Наприклад, білка звичайна поширена в Євразії, але мешкає лише в лісах певних типів, які розділено іншими рослинними угрупованнями, горами, річками. Тому кожний з таких лісів має свою, більш-менш відокремлену від інших, популяцію білок. Отже, *чим різноманітніші умови існування, до яких адаптований вид, тим більша кількість популяцій, з яких він складається*.

За наявності значних географічних перешкод популяції можуть бути майже повністю відокремлені одна від одної (як-от, у риб з різних озер). Коли ж територія, яку заселяє вид, більш-менш однорідна, то межі між окремими популяціями виражені нечітко (наприклад, у копитних тварин пустель і степів).

Популяція як структурна одиниця виду характеризується певними особливостями. Кожна популяція займає певну площу або об'єм (для популяцій гідробіонтів) у біогеоценозі.

Густина популяції визначається середньою кількістю особин, що припадає на одиницю площі або об'єму, який вона займає.

Питома біомаса – це маса особин популяції, що припадає на одиницю площі або об'єму.

Народжуваність – кількість особин популяції, які народились за певний час, а **смертність** – кількість особин, які гинуть за цей самий час.

Різниця між народжуваністю і смертністю становить *приріст популяції*. Якщо інтенсивність народжуваності перевищуватиме смертність, то приріст популяції позитивний, якщо навпаки – негативний.

Які особливості структури популяцій?

Кожна популяція характеризується певною структурою: статевою, віковою, просторовою. Структура популяції має пристосувальне значення, бо є наслідком взаємодії особин з умовами довкілля. Вона динамічна, тобто змінюється відповідно до змін умов довкілля.

Статева структура визначається співвідношенням особин різних статей, а **вікова** – розподілом особин за віковими групами. Цей показник характеризує стан популяції. Так, різке скорочення частки нестатевозрілих особин свідчить про можливе зменшення чисельності популяції в майбутньому, коли ці особини стануть статевозрілими і залишать мало нащадків. Розподіл особин популяції по території, яку вона займає, визначає її *просторову структуру*.

За характером використання території популяції тварин можна поділити на осілі, кочові та мігруючі. *Популяції осілих видів* (ведмеді, кроти, хатні горобці, більшість комах і ґрунтових організмів тощо) тривалий час займають одну й ту саму територію. *Популяції кочових видів* переміщуються на невеликі відстані в пошуках їжі, місць розмноження, зимівлі тощо (шпаки, граки, пелікани, копитні тварини тощо). Кочовий спосіб життя дає можливість уникати швидкого виснаження ресурсів середовища, а також краще пристосовуватись до сезонних змін умов існування.

Популяції мігруючих видів закономірно змінюють місцеіснування, значно відокремлені просторово. Міграції, як і кочівлі, часто спричиняються сезонними змінами умов існування і відбуваються зазвичай за визначеними маршрутами. Міграції можуть бути *періодичними* (у перелітних птахів, прохідних риб тощо) і *неперіодичними*, пов'язаними з переселенням осілих видів унаслідок несприятливих кліматичних змін, виснаження кормової бази тощо (наприклад, міграції зграй сарани, білок і тундрових гризунів – лемінгів – у роки масового розмноження). Отже, просторова структура популяції має пристосувальний характер, бо дає змогу повніше використовувати ресурси середовища життя.

Етологічна структура популяції – це система взаємозв'язків між її особинами, що проявляється в поведінці. Особинам різних видів притаманний *поодинокий* або *груповий спосіб життя*. У першому випадку особини популяції більш-менш відокремлені просторово і збираються групами лише на період розмноження (скорпіони, сольпуги, більшість видів павуків, тетереви, качка-крижень тощо). Груповий спосіб життя пов'язаний з утворенням постійних родин, колоній, табунів, зграй тощо. Спільне існування організмів у вигляді родин, колоній, табунів, зграй, табунів дає можливість краще пристосуватись до умов існування (захист від ворогів, ефективне використання кормових ресурсів, розмноження, краще виживання молоді тощо) (мал. 28.3). Зазвичай у таких гуртах кожна особина займає певне положення (ранг), що визначає поведінку стосовно інших членів гурту, зокрема черговість доступу до їжі, можливість участі в розмноженні тощо.



Мал. 28.3. Груповий спосіб життя у тварин. 1. Самки слонів тримаються групами, допомагаючи виховувати потомство. 2. Прайд левів, у якому зазвичай один чи два самці і група самок. 3. Стадо копитних

Популяційні хвилі. Чисельність і густина популяцій, навіть за сталих умов існування, непостійні в часі, вони можуть періодично чи неперіодично змінюватись під впливом різноманітних факторів. Коливання чисельності популяцій називають *популяційними хвилями*, або *хвилями життя*. Це поняття ввів російський біолог С.С. Четвериков. Популяційні хвилі можуть бути сезонними або несезонними.

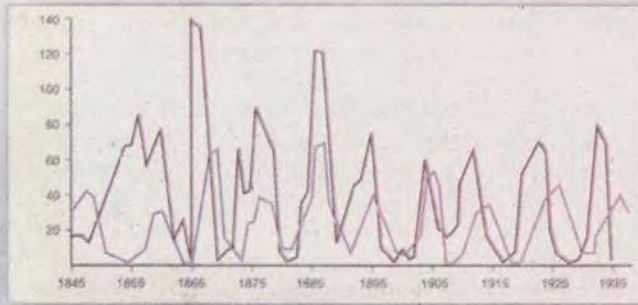
Сезонні популяційні хвилі зумовлені особливостями життєвих циклів або сезонною зміною кліматичних факторів. Так, у середовищах із чітко вираженими сезонними змінами умов існування розмноження організмів припадає на сприятливу пору року, у несприятливі періоди, навпаки, зростає смертність організмів, особливо з нетривалим періодом життя. Наприклад, більшість комах протягом року розмножується переважно з весни до осені, а з початком холодів більшість особин гине.

Несезонні популяційні хвилі можуть бути спричинені змінами різних екологічних факторів: абіотичних, біотичних, антропогенних (спрямовані протягом значного історичного періоду кліматичні зміни, інтенсивний вплив хижаків або паразитів, господарська діяльність людини тощо).

Регуляція чисельності популяцій. Будь-яка популяція теоретично здатна до необмеженого росту чисельності, якщо її не лімітують фактори середовища життя. У такому гіпотетичному випадку зростання її чисельності залежатиме від величини біологічного потенціалу.

Біологічний потенціал – це теоретичний максимум нащадків від однієї пари батьків (або однієї особини в гермафродитних організмів), що народилися за одиницю часу (місяць, рік тощо). Але народжуваність і смертність особин популяції залежать від багатьох факторів, насамперед від необхідних ресурсів (наявність їжі, води, місць розмноження тощо). За низької густоти популяції, коли наявні надлишкові ресурси, народжуваність перевищуватиме смертність, за надто високої – навпаки. Якщо густина популяції падає нижче певного рівня, здатного забезпечити зустріч особин різної статі для розмноження, то така популяція приречена на загибель. Натомість, надмірне зростання густоти призводить до виснаження ресурсів середовища життя, збільшення тиску природних ворогів тощо і також є негативним явищем.

Теоретично для кожного комплексу умов середовища життя існує певна оптимальна густина популяції того чи іншого виду, за якої народжуваність і смертність будуть врівноважувати одне одного і не спостерігатиметься ані росту, ані скорочення чисельності особин. Такий врівноважений стан популяції відповідає поняттю *ємності середовища*.



Мал. 28.4. Багаторічні спряжені коливання чисельності популяцій рисі та зайця

Ємність середовища життя – це його спроможність забезпечити нормальну життєдіяльність певній кількості особин популяції без помітних порушень довкілля. При цьому рівень споживання ресурсів має врівноважуватись їхнім відновленням. Як тільки густина популяції стає вищою або нижчою від певного оптимального рівня, у ній виникають процеси саморегуляції, що приводять цей показник у відповідність до ємності середовища та проявляються у вигляді хвиль життя.

Густина популяції залежить і від кліматичних умов. Популяції рослин і тварин, що мають тривалий період життя, характеризуються відносно повільними темпами розмноження і порівняно малою чутливістю до змін кліматичних факторів. Коливання чисельності таких популяцій значно розтягнені у часі: найвищий і найнижчий її рівні припадають раз на декілька років (мал. 28.4).

Організми з нетривалими строками життя зазвичай здатні до швидкого розмноження. Тому вони (наприклад, комахи, мишоподібні гризуни) більш чутливі до змін умов існування і їхня чисельність може значно змінюватися за незначний проміжок часу.

На коливання чисельності популяції впливають взаємозв'язки з популяціями інших видів. Так, чисельність популяцій паразитів залежить від чисельності популяції хазяїв, хижаків – від популяції здобичі тощо (мал. 28.4). Густина популяцій тварин регулюється також територіальною поведінкою. Так, у деяких ссавців (бурих ведмедів, тигрів, зубрів тощо) окремі особини чи родини охороняють певні ділянки від інших особин виду. Завдяки цьому густина популяції визначається кількістю ділянок.

Поняття про гомеостаз популяцій. Популяціям притаманні різноманітні механізми, які допомагають уникнути необмеженого росту чисельності і, таким чином, перенаселення та виснаження ресурсів середовища. Підтримання чисельності популяції на певному, оптимальному для даного середовища життя, рівні називають *гомеостазом популяції*. На гомеостаз популяцій впливають абіотичні фактори, а також міжвидові і внутрішньовидові взаємодії.

Нові терміни та поняття. Екологічна ніша, життєві форми, популяція, популяційні хвилі, гомеостаз популяції.

? **Запитання для повторення.** 1. Що таке екологічна ніша? 2. Що таке місцезнаходження виду? 3. В чому суть поняття про життєву форму організмів? 4. Схарактеризуйте поняття густота, питома біомаса та приріст популяції. 5. Що становлять собою статева, вікова та просторова структури популяції? 6. Чим відрізняються популяції осілих, кочових і мігруючих видів? 7. Що таке етологічна структура популяції? 8. Що таке сезонні та несезонні популяційні хвилі? 9. У чому суть поняття про біологічний потенціал? 10. Що таке ємність середовища життя? 11. У чому полягає гомеостаз популяції?

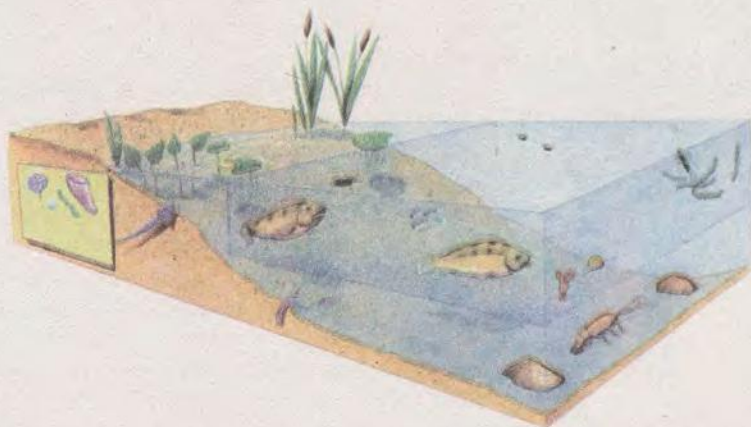
Проблемні завдання. 1. Поміркуйте, від чого залежить ступінь відокремленості популяцій одного виду. 2. Чому життєву форму вважають одиницею екологічної класифікації організмів?

§ 29. БАГАТОВИДОВІ УГРУПОВАННЯ ОРГАНІЗМІВ: БІОЦЕНОЗИ, БІОГЕОЦЕНОЗИ, ЕКОСИСТЕМИ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: які організми називають автотрофами, гетеротрофами та міксотрофами? Що таке паразитизм, коменсалізм, нейтралізм?

Популяції різних видів існують у природі не відокремлено, а мають різноманітні взаємозв'язки. Завдяки цьому утворюються багатовидові угруповання – сукупності популяцій організмів різних видів, що займають певну ділянку біосфери.

Біоценоз – угруповання популяцій організмів різних видів, які населяють ділянку біосфери з однорідними умовами існування і пов'язані між собою різноманітними взаємозв'язками. Основою біоценозів є фотосинтезуючі організми (переважно зелені рослини). Межі біоценозів визначають рослинні угруповання (фітоценози). Водні біоценози розташовані в однорідних частинах водойм (мал. 29.1).



Мал. 29.1. Приклад водного біоценозу (схарактеризуйте його склад)



Мал. 29.2. Ярусність рослин (надземна і підземна)

Ділянку середовища з більш-менш однорідними фізико-кліматичними умовами, яку займає біоценоз, називають **біотопом**. Кожен біоценоз має певні характеристики. **Видове різноманіття** – це сукупність популяцій

різних видів, які входять до складу певного біоценозу. Існують біоценози з незначним і багатим видовим різноманіттям. У процесах становлення і розвитку біоценозу його видове різноманіття зазвичай збільшується. Види, які входять до складу біоценозу, мають різну чисельність. Види, популяції яких найчисленніші, називають **домінуючими**. Домінуючі види рослин визначають характер біоценозу в цілому (наприклад, ковила в ковиловому степу, дуб і граб у дубово-грабовому лісі). Існує певний зв'язок між видовим різноманіттям біоценозу та ступенем домінування окремих видів: чим бідніший видовий склад, тим чіткіше виражене домінування. **Біомаса біоценозу** – це сумарна маса особин різних видів у перерахунку на одиницю площі або об'єму.

Кожен біоценоз має видову, просторову, екологічну та інші структурні складові. **Видова структура** визначається видовим різноманіттям, співвідношенням чисельності та густоти популяцій окремих видів. **Просторова структура** – це насамперед взаєморозташування різних видів рослин – **ярусність**. Розрізняють ярусність надземну і підземну. **Надземна ярусність** зумовлена певним розташуванням надземних частин різних видів рослин за висотою, а **підземна** – їхніх кореневих систем за глибиною (мал. 29.2). Існує до п'яти надземних і підземних ярусів. Ярусне розташування знижує



Мал. 29.3. Види славок, що різняться зонами живлення на ялині



Мал. 29.4. Різноманітні сапротрофи

гостроту конкуренції за світло: верхні щаблі займають переважно світлолюбні рослини, а нижні – тіньовитривалі та тіньолюбні. Воно впливає на просторове розміщення популяцій тварин, які за об'єктами живлення або просторово тісно пов'язані з рослинністю (мал. 29.3).

Екологічна структура біоценозу визначається певним співвідношенням популяцій різних екологічних груп організмів (їхніх життєвих форм). За типом живлення всі організми належать до автотрофів, гетеротрофів чи міксотрофів.

Серед гетеротрофів розрізняють сапротрофів, хижаків, паразитів, фітофагів тощо.

Сапротрофи – організми, які живляться рештками організмів або продуктами їхньої життєдіяльності. Зокрема, *копрофаги* споживають послід тварин і людини (жуки-гноювики, личинки мух тощо). *Некрофаги* поїдають трупи, *детритофаги* – споживають подрібнену органіку (детрит) та мікроорганізми, які в ній містяться (мал. 29.4).

Хижацтво – міжвидові взаємозв'язки тварин (рідше – між іншими організмами та тваринами), за яких одна особина (хижак) ловить, вбиває і споживає іншу (здобич). Хижацтво досить поширене серед різноманітних груп тварин – від найпростіших до ссавців. Хижаки трапляються і серед рослин (мал. 29.5).

Фітофагія (виїдання) – міжвидові взаємозв'язки рослиноїдних тварин (фітофагів) з рослинами, якими вони живляться.

Усі популяції організмів, які входять до складу певного біоценозу, пов'язані між собою прямими та непрямими зв'язками. *Прямі зв'язки* безпосередньо зв'язують популяції двох видів. У разі *непрямих зв'язків* популяція одного виду впливає на популяцію іншого опосеред-



Мал. 29.5. Рослини-хижаки:
1 – непентес; 2 – росичка

ковано, через популяції третього. Наприклад, хижаки, регулюючи чисельність здобичі, водночас впливають і на популяції організмів, якими живляться жертви.

Отже, між популяціями різних видів, які входять до складу певного біоценозу, існують складні і різноманітні взаємозв'язки. Їхня сукупність забезпечує функціонування біоценозу як цілісної біологічної системи та його саморегуляцію. Чим різноманітніші та розгалуженіші взаємозв'язки, тим стабільніший біоценоз (наприклад, за достатньої видової різноманітності кілька видів фітофагів краще обмежують густоту популяцій певного виду рослин, ніж один).

Біогеоценоз та екосистема. Популяції різних видів, які входять до складу біоценозу, пов'язані не лише між собою, а й з умовами фізичного середовища життя. Зокрема, вони отримують з довкілля речовини, необхідні для забезпечення процесів життєдіяльності, та виділяють туди продукти обміну речовин. Таким чином, угруповання організмів утворюють з фізичним середовищем єдине ціле – екосистему.

Екосистема – це сукупність організмів різних видів, які взаємодіють між собою і з фізичним середовищем таким чином, що всередині системи відбуваються потоки енергії та колообіг речовин, які забезпечують її видове різноманіття та створюють певну трофічну структуру.

Біогеоценоз – це певна територія з більш-менш однорідними умовами існування, населена взаємопов'язаними популяціями різних видів, які об'єднані між собою та з фізичним середовищем життя колообігом речовин і потоками енергії. Основою будь-якого біогеоценозу слугують авто-трофіні організми.

Поняття «екосистема» та «біогеоценоз» як функціональні системи живих і неживих об'єктів, пов'язаних між собою різними прямими і зворотними зв'язками, досить близькі, але не тотожні.

Біогеоценоз, на відміну від екосистеми, є більш конкретним, територіальним поняттям, бо він займає обмежену ділянку з однорідними умовами існування з певним рослинним угрупованням – фітоценозом. Отже, біогеоценоз відповідає конкретній частині біосфери та слугує одиницею її просторової структури. Термін «екосистема» стосується будь-якої сукупності організмів різних видів, пов'язаних між собою харчовими зв'язками.

У структурі будь-якої екосистеми, у тому числі біогеоценозу, виділяють *біотичну* (сукупність взаємопов'язаних живих організмів – біоценоз) та *абіотичну* (умови фізичного середовища життя) частини (мал. 29.6). До абіотичної частини входять:



Мал. 29.6. Екологічна структура біогеоценозу: 1 – абіотична частина; 2 – біотична частина; 3 – біогеоценоз

- *неорганічні сполуки* (вуглекислий газ, кисень, азот, вода, сірководень тощо), які включаються в біогенну міграцію речовин;

- *органічні сполуки* (рештки організмів чи продукти їхньої життєдіяльності), які зв'язують між собою абіотичну та біотичну частини біогеоценозу;

- *кліматичний режим, або мікроклімат* (середньорічна температура, вологість, рельєф місцевості тощо), який визначає умови існування організмів.

Біотичну частину складають популяції з різних трофічних груп:

- *продуценти* – популяції автотрофних організмів, здатних синтезувати органічні сполуки з неорганічних (автотрофні і хемотрофні прокаріоти, водорості, рослинні джгутікові, вищі рослини);

- *консументи* – популяції гетеротрофних організмів, які живляться іншими живими організмами (фітофаги, хижаки, паразити) або їхніми рештками (сапротрофи);

- *редуценти* – популяції гетеротрофних організмів, які живляться органічною речовиною залишків чи продуктів життєдіяльності організмів, розкладаючи її до неорганічних сполук (здебільшого бактерії та гриби).

Колообіг речовин – це обмін речовинами між абіотичною (неживою) та біотичною (живою) частинами екосистеми. Частина колообігу речовин відбувається за участі живих істот (*біогенна міграція*), інша – без них (*абіогенна міграція*).

Нові терміни та поняття. Біоценоз, сапротрофи, фітофаги, екосистема, біогеоценоз, колообіг речовин.



Запитання для повторення: 1. Що таке біоценоз і біотоп? 2. Які є структури біоценозу? 3. Що таке ярусність? 4. Які види їжі споживають сапротрофи? 5. У чому полягають хижацтво та фітофагія? 6. У чому відмінність між прямими та непрямими біоценотичними зв'язками? 7. Що таке екосистема? 8. Які організми називають продуцентами, консументами та редуцентами?

Проблемне завдання. Поміркуйте, у чому полягає відмінність між хижацтвом, паразитизмом і некрофагією.

§ 30. РІЗНОМАНІТНІСТЬ, РОЗВИТОК І ПРОДУКТИВНІСТЬ ЕКОСИСТЕМ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфу, слід пригадати: що таке біоритми організмів, гомеостаз і приріст популяції?

Які властивості біогеоценозів?

Становлення певного біогеоценозу – це складний і тривалий процес, під час якого живі організми різних видів адаптуються до умов фізичного середовища життя, а також один до одного. За цей час ускладнюється його структура, формуються властивості – цілісність, стійкість, здатність до самовідтворення та саморегуляції.

Цілісність біогеоценозів забезпечують взаємодії популяцій організмів всередині угруповання між собою та фізичним середовищем, що забезпе-

чують потоки енергії та колообіг речовин. *Здатність біогеоценозів до самовідтворення* зумовлена властивістю організмів відтворювати свою чисельність та умови власного існування. *Стійкість біогеоценозів* проявляється у їхній властивості протистояти несприятливим зовнішнім впливам без руйнування власної структури.

Саморегуляція біогеоценозів полягає в тому, що кількісні та якісні показники їхньої біопродуктивності, густоти видових популяцій, швидкості колообігу речовин та потоків енергії коливаються навколо певних оптимальних значень. Як регулюючі фактори діють внутрішньовидові та міжвидові зв'язки, що корегують чисельність окремих популяцій, унаслідок чого підтримується гомеостаз системи в цілому. Щойно густина популяції певного виду перевищить деякий середній (оптимальний) рівень, у біогеоценозі починають діяти регулюючі механізми (наприклад, вплив популяцій хижаків на популяції здобичі, паразитів – на популяції хазяїна, фітофагів – на популяції рослин тощо). Порушення взаємозв'язків організмів у біогеоценозах унаслідок діяльності людини можуть призвести до різкого скорочення чисельності одних видів та одночасного масового розмноження інших, зокрема шкідників лісу та сільського господарства (*наведіть приклади*).

Перетворення енергії в біогеоценозах. Функціонування будь-якого біогеоценозу пов'язане з перетворенням енергії та колообігом речовин, тобто хімічними і фізичними процесами, які забезпечують життєдіяльність біологічних систем. Біогеоценози є *відкритими системами*, тобто потребують постійного надходження речовини та енергії ззовні. Основним джерелом енергії є сонячне світло, яке фототрофи вловлюють і перетворюють на енергію хімічних зв'язків синтезованої ними органічної речовини. Частина накопиченої енергії рослини витрачають на забезпечення власних процесів життєдіяльності, інша – переходить до організмів, які споживають зелені рослини або їхні рештки (мал. 30.1).



Мал. 30.1. Перетворення енергії в екосистемі (простежте шлях сонячної енергії у цій екосистемі)



Мал. 30.2. Приклад ланцюгів живлення в наземній (I) та водній (II) екосистемах:
 П – продуценти; K I – консументи I порядку; K II – консументи II порядку;
 K III – консументи III порядку; K IV – консументи IV порядку

Гетеротрофи отримують необхідну їм енергію внаслідок ферментативного розщеплення органічних речовин. Вони засвоюють для побудови речовин свого тіла лише незначну частину енергії хімічних зв'язків їжі (10–20 %), а решта розсіюється у вигляді тепла, витрачаючись на процеси життєдіяльності. Подібне спостерігають і при поїданні фітофагів хижаками і т. п. Отже, на кожному етапі передачі енергії від одних організмів до інших більша частина її витрачається (розсіюється у вигляді тепла) і лише незначна частка перетворюється в потенційну енергію хімічних зв'язків синтезованих ними сполук.

Послідовності, у яких особини одного виду, їхні рештки або продукти життєдіяльності слугують об'єктом живлення для організмів іншого, називають **ланцюгами живлення**. Кожний ланцюг живлення складається з певної кількості ланок (мал. 30.2). Оскільки під час переходу від попередньої ланки до наступної значна частина енергії втрачається, кількість ланок обмежена і, зазвичай, не перевищує 4–6.

Популяція кожного виду займає в певному ланцюзі живлення певне положення – **трофічний рівень**. Здебільшого, першою ланкою цих ланцюгів у біогеоценозах слугують продуценти. Наступні трофічні рівні належать консументам і визначаються кількістю ланок, через яку до них надходить енергія продуцентів.

Так, рослиноїдні тварини займають наступний, після продуцентів, трофічний рівень (**консументи I порядку**), далі йде рівень хижаків, які живляться рослиноїдними видами (**консументи II порядку**) тощо.

Якщо консументи споживають різні види їжі, вони можуть перебувати на різних трофічних рівнях. Наприклад, сіра ворона може житися зерном (консумент I порядку); пташенятами зерноїдних (консумент II порядку) чи комахоїдних (консумент III порядку) видів птахів. Відмерлі продуценти, як-от: листяний опад, рештки чи продукти життєдіяльності організмів, становлять кормову базу консументів і редуцентів, які в кілька етапів розкладають органічні сполуки до неорганічних.

Таким чином, у біогеоценозі енергія у вигляді хімічних зв'язків органічних сполук накопичується на рівні продуцентів, проходить через організми консументів і редуцентів, але на кожному з послідовних трофічних

рівнів частково розсіюється у вигляді тепла. Енергія, яка зберігається в мертвій органічній речовині, значною мірою переходить у тепло внаслідок діяльності редуцентів.

Оскільки під час передачі енергії від нижчого трофічного рівня до вищого більша її частина втрачається у вигляді тепла, колообіг енергії, на відміну від колообігу речовини, неможливий: для функціонування біогеоценозу потрібне постійне надходження енергії ззовні, тому незаперечною умовою існування будь-якого біогеоценозу є наявність зелених рослин, які вловлюють сонячну енергію.

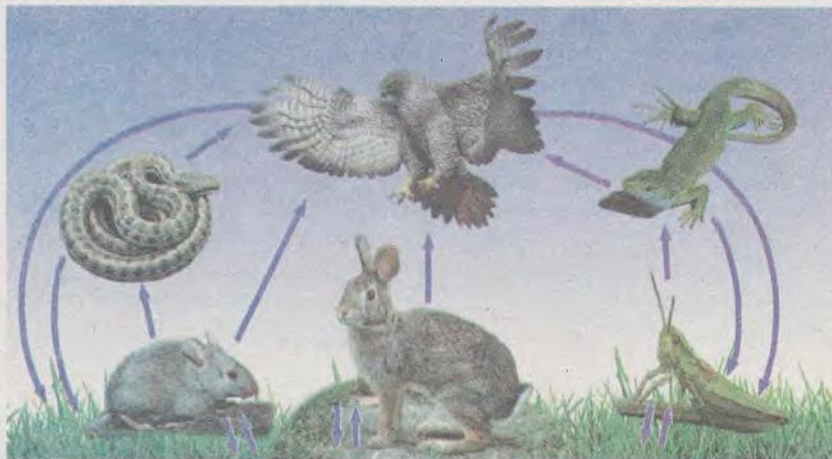
Енергія в біогеоценозах ніби поділяється на два потоки: до консументів вона надходить або від продуцентів, або від решток організмів – мертвої органічної речовини. Унаслідок цього в біогеоценозах формуються ланцюги живлення двох типів: пасовищного та детритного.

Ланцюги живлення пасовищного типу починаються від продуцентів і послідовно включають ланки консументів I, II та інших порядків і завершуються редуцентами.

Ланцюги живлення детритного типу починаються з мертвої органічної речовини (решток організмів або продуктів їхньої життєдіяльності) і продовжуються організмами, які її безпосередньо споживають (сапротрофами), якими живляться консументи, і закінчуються редуцентами.

У будь-якому біогеоценозі різні ланцюги живлення не існують окремо один від одного, а тісно переплетені завдяки тому, що представники одного і того самого виду можуть бути ланками різних ланцюгів живлення. Переплітаючись, ланцюги живлення формують *трофічну сітку* (мал. 30.3). Її існування забезпечує стійкість біогеоценозу, бо в разі коливань чисельності популяцій певних видів і навіть зникнення певних кормових об'єктів вони замінюються на інші і сумарна продуктивність біогеоценозу практично не змінюється. Отже, що розгалуженіша трофічна сітка, то стійкіший біогеоценоз.

Продуктивність біогеоценозів. Кожен біогеоценоз характеризується певною продуктивністю, яку виражають в одиницях маси або енергії. Розрізняють продуктивність *первинну* та *вторинну*, створену відповідно автотрофними та гетеротрофними організмами. При цьому продуценти значну



Мал. 30.3. Приклад трофічної сітки (охарактеризуйте окремі ланцюги живлення)

частину синтезованої продукції (40–70 % сумарної) споживають для забезпечення власних процесів життєдіяльності, а та, що залишилася, становить *чисту первинну продукцію* – приріст рослин за певну одиницю часу. Це той резерв, який можуть споживати консументи та редуценти.

Для всіх біогеоценозів характерні певні закономірності передачі енергії та біомаси між трофічними рівнями.

Правило екологічної піраміди відбиває таку закономірність: на кожному попередньому трофічному рівні кількість біомаси та енергії, що запасуються організмами за одиницю часу, значно більша, ніж на наступних. Графічно це правило можна зобразити у вигляді піраміди, складеної з окремих блоків. Кожен із цих блоків відповідає продуктивності організмів на відповідному трофічному рівні ланцюга живлення. Залежно від того, який показник покладено в їхню основу, розрізняють різні види екологічних пірамід.

Піраміда біомаси (мал. 30.4) відбиває кількісні закономірності передачі маси органічної речовини від одного трофічного рівня ланцюга живлення до іншого (продуктивність організмів при цьому виражають у одиницях маси сухої речовини). Таким чином, піраміда біомаси демонструє ту закономірність, що консументи I порядку запасують у 5–10 разів меншу біомасу, ніж біомаса продуцентів, яку вони споживають. І так далі: з кожною наступною ланкою ланцюга живлення біомаса, яку запасують організми вищого трофічного рівня, зменшується в 5–10 разів порівняно з тією, яку вони споживають.

Відповідні закономірності передачі енергії від однієї ланки ланцюга живлення до іншої демонструє **піраміда енергії**. Кожний її блок відповідає кількості хімічної енергії, яка запасується на відповідному трофічному рівні. Вона показує, що більша частина енергії при передачі з нижчого трофічного рівня на вищий витрачається у вигляді тепла, а запасується лише 10–20 % порівняно з попереднім.



Мал. 30.4. Приклади екологічних пірамід біомаси

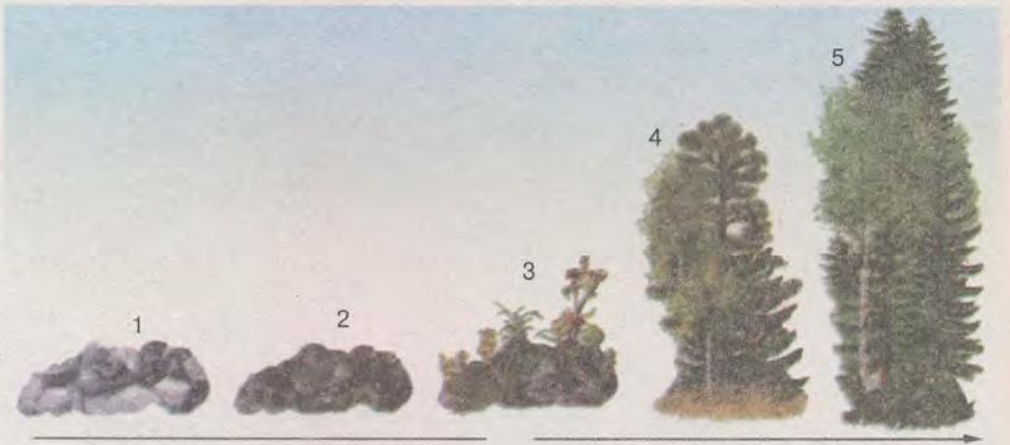
Піраміда чисел відбиває співвідношення кількості особин на кожному з трофічних рівнів ланцюга живлення. Кількість особин, які беруть участь у ланцюзі живлення, з кожним наступним трофічним рівнем зазвичай зменшується: наприклад, хижаки мають більші розміри і відповідно меншу чисельність порівняно із здобиччю. Але у деяких випадках спостерігають протилежне явище, коли кількість особин на попередньому трофічному рівні менша, ніж на наступному. Так, зграя вовків може полювати на велику здобич (наприклад, лося), а на одному дереві можуть житись десятки, сотні і навіть тисячі особин рослиноїдних комах тощо. Таким чином, на відміну від пірамід біомаси і енергії, в деяких випадках основа піраміди чисел може бути вужчою за верхівку.

Як екологічні фактори впливають на зміни в біогеоценозах?

Будь-який біогеоценоз може нормально функціонувати лише за більш-менш стабільних умов довкілля, що потрібно для здійснення колообігу речовин. Біогеоценози певною мірою здатні до підтримання власної сталості (гомеостазу), однак у них можуть відбуватись циклічні або поступальні зміни. **Циклічні зміни** є наслідком пристосувань біогеоценозів до періодичних (добових, сезонних тощо) змін довкілля. Це явище ґрунтується на адаптації популяцій окремих видів, які можуть проявлятись як періодичні зміни густоти окремих популяцій, їхньої вікової структури, активності особин популяцій різних видів тощо.

Поступальні зміни відбуваються у разі відновлення зруйнованих біогеоценозів (наприклад, перетворення кинутих агроценозів на природні екосистеми, відтворення лісів і степів на місці згаріщ тощо) або необоротних змін у певному напрямі кліматичних умов (вологості, середньорічної температури тощо). Вони можуть приводити до заміни біогеоценозу одного типу іншим.

Спрямовані послідовні зміни угруповань організмів, які з часом приводять до перетворення самого біогеоценозу, називають **сукцесією** (мал. 30.5). Це процес саморозвитку біогеоценозів, який відбувається внаслідок взаємодії живих організмів між собою і довкіллям. Угруповання організмів,



Мал. 30.5. Приклад сукцесії: 1 – оселення лишайнику на скельній породі; 2 – заселення первинного ґрунту мохами; 3 – утворення трав'янистого рослинного покриття; 4 – формування угруповання із світлолюбних деревних і трав'янистих рослин; 5 – формування екосистеми лісу

які існують на початкових етапах сукцесії, характеризуються незначним видовим різноманіттям, слабо розгалуженими трофічними сітками, різкими коливаннями чисельності й густоти окремих популяцій та низькою здатністю підтримувати гомеостаз популяцій. Тому вони швидко заміщуються стійкішими угрупованнями. Цей процес повторюється, аж поки не сформується багатовидовий біогеоценоз із максимально можливим в даних умовах ступенем стійкості.

Під час сукцесії збільшується видове різноманіття. Унаслідок підвищуються стійкість біогеоценозів і їхня здатність до саморегулювання. Наприклад, оселення сосни звичайної на пісках значно змінює умови існування такого угруповання: затінюючи поверхню ґрунту, сприяючи надходженню до нього органіки, утриманню ґрунтової води, вона створює можливість для оселення інших видів рослин. Тип рослинного угруповання, в свою чергу, визначає видовий склад тварин. Процес сукцесії можна спостерігати і на прикладі кинутого поля. Культурні рослини витісняються дикорослими трав'янистими, а згодом можлива поява кущів і дерев.

Сукцесії можуть бути первинними і вторинними. *Первинні сукцесії* – це поява і розвиток рослинних угруповань у місцях, де рослинності раніше не було (оселення лишайників на скельних породах або вищих рослин на піщаних узбережжях тощо). *Вторинні сукцесії* – відновлення природної рослинності після певних порушень, наприклад відновлення лісів після пожеж.

Під час сукцесії зростає видове різноманіття організмів, розгалужується трофічна сітка, поступово уповільнюються темпи приросту біомаси і споживається все більша частка первинної продукції. Процес сукцесії триває, доки біогеоценоз не досягне значної видової різноманітності, стабілізації процесів колообігу речовин і перетворень енергії. При цьому вселення нових видів або зникнення видів, які існували в біогеоценозі раніше, не змінюватимуть його середовища життя.

Сукцесія завершується формуванням *зрілих стійких біогеоценозів* зі значним видовим різноманіттям, розвиненими механізмами саморегуляції (підтримання гомеостазу) і здатністю до самовідтворення. Такі дозрілі біогеоценози перебувають у стані рівноваги з фізичним середовищем.

Що таке агроценози?

Агроценози – збіднені видами високопродуктивні угруповання рослин, тварин, грибів і мікроорганізмів, створені людиною для отримання сільськогосподарської продукції (мал. 30.6). Від природних угруповань (біоценозів) агроценози докорінно від-



Мал. 30.6. Приклади агроценозів

різняються властивостями та особливостями функціонування. Незначне видове різноманіття та погано розгалужені трофічні сітки зумовлюють слабку стійкість агроценозів (тобто здатність витримувати коливання інтенсивності чинників довкілля без різких змін структури і функцій), але високу продуктивність одного чи кількох видів у його складі. Незважаючи на те, що до складу агроценозів можуть входити представники дикої фауни та флори, без яких вони не можуть існувати, на відміну від природних біогеоценозів, в агроценозах практично відсутня саморегуляція; без постійного втручання людини вони руйнуються і зникають.

Унаслідок вирощування на значних площах протягом років однієї чи кількох рослинних культур в агроценозах можливе масове розмноження бур'янів і шкідників (комах, гризунів, паразитичних грибів тощо). Для забезпечення функціонування агроценозів людина має постійно запобігати процесам сукцесії, бо культурні рослини менш конкурентоспроможні, ніж дикі. На відміну від природних біогеоценозів, в агроценозах не відбувається колообіг речовин, бо більшу частину продукції людина вилучає у вигляді врожаю.

Створюючи агроценози, людина повинна враховувати зв'язки, що існують між організмами в природних угрупованнях, а також ті, які можуть виникати між культурними та дикими організмами при їхньому спільному існуванні.

Нові терміни та поняття.

Ланцюг живлення, трофічна сітка, екологічна піраміда, сукцесія, агроценоз.



Запитання для повторення: 1. Які основні властивості біогеоценозів? 2. У чому полягає саморегуляція біогеоценозів? 3. Як відбуваються перетворення енергії в біогеоценозах? 4. Що таке ланцюги живлення та трофічні рівні? 5. Що таке первинна, вторинна та чиста первинна продукції біогеоценозу? 6. Що таке екологічна піраміда біомаси? 7. Що таке екологічна піраміда енергії? 8. Що таке сукцесії?

Проблемне завдання. Поміркуйте, які основні відмінності між біогеоценозом та агроценозом. Чому агроценози продуктивніші від природних екосистем?

Вчимося розв'язувати задачі з екології.

Задача. Показником ефективності використання рослинами сонячної енергії є коефіцієнт корисної дії (ККД) – відношення кількості енергії, яка запасається у продуктах фотосинтезу (первинній продукції), до кількості використаної енергії сонячного випромінювання. Для рису показники ККД становлять від 2,5 до 4,4. Визначте ККД фотосинтезу, якщо поле загальною площею 2 га отримує протягом доби 480 000 кДж енергії сонячного випромінювання, а приріст сухої органічної речовини за цей же час становить 12 550 кДж. Які висновки можна зробити щодо умов вирощування рису?

Алгоритм розв'язку задачі.

1. Визначаємо ефективність використання рисом за даних умов вирощування енергії сонячного випромінювання протягом доби:

$$480\,000 \text{ кДж} - 100\%;$$

$$12\,550 \text{ кДж} - x\%;$$

$$2. x : 100 = 5850 : 480\,000;$$

$$3. x = 12\,550 \cdot 100 / 480\,000 = 2,61 \%$$

Відповідь: ККД фотосинтезу за даних умов вирощування становить 2,61 %. Ці показники наближуються до нижньої межі ККД фотосинтезу для цієї рослини, тому можна зробити висновок, що дані умови вирощування не є оптимальними.

§ 31. БІОСФЕРА ТА ЇЇ МЕЖІ. РОЛЬ ОРГАНІЗМІВ У БІОСФЕРІ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфу, слід пригадати: які ділянки виділяють у спектрі сонячного випромінювання? Що таке колообіг речовин та потоки енергії в екосистемах?

Загальна характеристика біосфери. Планета Земля оточена оболонками (мал. 31.1) – твердою (літосферою), рідкою (гідросферою) та газоподібною (атмосферою).

Літосфера – зовнішня тверда оболонка завтовшки 50–200 км. Вона складається з поверхневого шару переважно осадових порід, сформованого за участю живих істот (вапняк, крейда, кремнезем тощо), граніту (середній шар) та базальту (нижній шар).

Сукупність усіх водойм (океанів, морів, річок, озер тощо) утворює водну оболонку – **гідросферу**, яка охоплює майже 71 % поверхні планети та в деяких місцях сягає понад 11 км завтовшки.

Атмосфера – це газова оболонка, розташована над поверхнею літосфери та гідросфери.

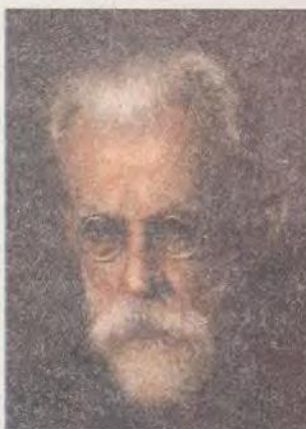
Поняття **біосфера** запропонував Е. Зюсс (мал. 31.2) 1875 р., а вчення про неї як частину геологічних оболонок Землі, населену живими організмами, створив український учений В.І. Вернадський (мал. 31.3). Біосфера не утворює окремої оболонки Землі, а охоплює верхню частину літосфери, всю гідросферу та нижній шар атмосфери. Вона є сукупністю всіх біогеоценозів Землі, єдиною глобальною екосистемою.



Мал. 31.1. 1. Біосфера та оболонки Землі; 2 – літосфера; 3 – атмосфера; 4 – гідросфера



Мал. 31.2. Е. Зюсс
(1831–1914)



Мал. 31.3. В.І. Вернадський (1863–1945)

У літосфері життя сконцентроване здебільшого у ґрунті. Деякі види здатні до життя в порожнинах корінних порід; найбільш різноманітне населення печер. На глибинах 2–4 км можуть існувати лише деякі групи бактерій, переважно у нафтоносних пластах. Обмеження проникнення живих істот у глиб літосфери зумовлено високою температурою (понад +100 °С) гірських порід і підземних вод на глибинах 1,5–15 км. У гідросфері життя існує на будь-яких глибинах. Поширення організмів у атмосфері (переважно спор і цист) визначається положенням озонового екрану, бо вище нього практично все живе гине під дією космічного випромінювання. Максимальна висота, на якій було виявлено спори бактерій і грибів, – близько 22 км. Найвища концентрація біомаси у місцях з найбільш різноманітними умовами на межах літосфери та атмосфери, атмосфери та гідросфери, гідросфери та літосфери.

Жива речовина біосфери та її властивості. Всю сукупність організмів на планеті Земля В.І. Вернадський називав *живою речовиною*. Основними її характеристиками є сумарна біомаса, хімічний склад та енергія. Енергія живої речовини біосфери насамперед проявляється у здатності організмів до розмноження і поширення. Життя на нашій планеті має значну стійкість до змін інтенсивності різних екологічних чинників. Тому живих організмів у межах біосфери немає лише в товщі льодовиків і кратерах діючих вулканів.

Однією з властивостей живої речовини є її постійний обмін з довкіллям. Організмам необхідні певні речовини і енергія, які вони отримують з навколишнього середовища, значно змінюючи його. В результаті різні хімічні елементи надходять у живі істоти, можуть у них накопичуватись і виходити в довкілля лише через певний час або лише після загибелі.

Жива речовина (продуценти) здатна вловлювати сонячну світлову енергію, перетворюючи її на енергію хімічних зв'язків синтезованих сполук. Сумарна продукція автотрофних організмів визначає біомасу біосфери в цілому. Завдяки фотосинтезу щорічно жива речовина Землі продукує близько 160 млрд тонн сухої органічної речовини, з якої приблизно 1/3 припадає на екосистеми біогеоценозу Світового океану, а 2/3 – суходолу.

У чому полягають біохімічні функції живої речовини?

Жива речовина виконує різноманітні функції, які забезпечують існування біосфери як цілісної системи.

Газова функція. Організми в процесі своєї життєдіяльності впливають на газовий склад атмосфери, Світового океану та ґрунту. Аеробні істоти під час дихання поглинають кисень і виділяють вуглекислий газ. Зелені рослини, деякі найпростіші та ціанобактерії у процесі фотосинтезу погли-

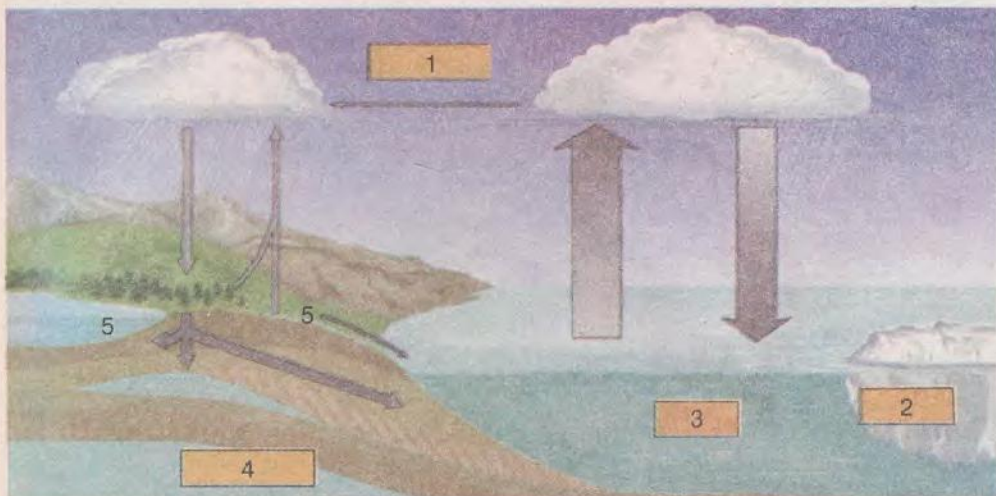
нають вуглекислий газ і виділяють кисень. Життєдіяльність організмів, наприклад певних груп прокаріотів, може впливати на концентрацію інших газів (сірководню, метану, азоту тощо).

Окисно-відновна функція. За допомогою організмів у ґрунті, воді та атмосферному повітрі окиснюються чи відновлюються певні сполуки. Так, залізобактерії здатні окиснювати сполуки Феруму, сіркобактерії – Сульфору, а денітрифікуючі – відновлювати нітрати та нітрити до молекулярного азоту або оксидів Нітрогену.

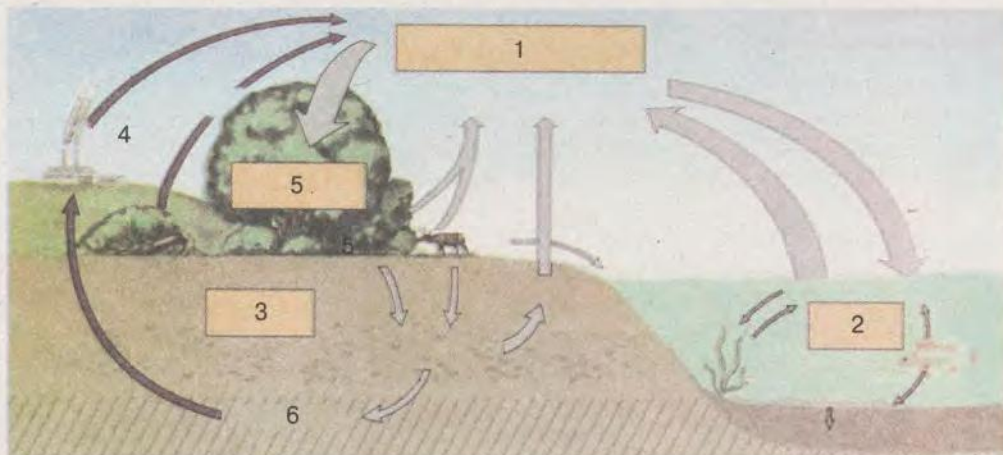
Концентраційна функція. Живі істоти можуть вбирати певні хімічні елементи з навколишнього середовища і накопичувати їх у своїх організмах. Так, молюски, форамініфери, десятиногі раки, хребетні тварини можуть накопичувати у своїх організмах, передусім у скелетах, панцирах, черепашках, неорганічні сполуки Кальцію та Фосфору, радіоларії – Стронцію та Силіцію, бурі водорості – Йоду тощо.

Біогеохімічні цикли. Здійснення функцій живої речовини пов'язано з міграцією атомів і молекул у процесі колообігу речовин, тобто біогеохімічних циклів. У біосфері постійно триває колообіг води і всіх хімічних елементів, які входять до складу живих організмів.

Біогеохімічний цикл води (мал. 31.4). Вода є найпоширенішою хімічною сполукою в біосфері. Її сукупні запаси на Землі становлять 1,5 млрд км³. Водяна пара надходить в атмосферу під час випаровування з поверхні водойм, транспірації рослин, дихання тощо; в складі повітря її переміщує вітер. З атмосфери вода випадає у вигляді дощу або снігу. У морях та океанах її запас поповнюється завдяки стокам річок та опадів. Морські течії переносять воду різної температури на значні відстані, впливаючи на клімат певних ділянок земної поверхні. Вода спричинює геологічні явища вимивання, перенесення та відкладання речовин. Воду поглинають істоти, і вона включається у їхній обмін речовин. Організми виділяють воду з відходами життєдіяльності, під час дихання, випаровування тощо.



Мал. 31.4. Колообіг води в природі: 1 – вода атмосфери; 2 – вода льодовиків; 3 – вода океану; 4 – підґрунтові води; 5 – вода річок



Мал. 31.5. Колообіг Карбону: 1 – CO_2 атмосфери; 2 – океан; 3 – ґрунт; 4 – заводи; 5 – зелені рослини; 6 – осадові породи

Біогеохімічний цикл Оксигену. Поглинаючи молекулярний кисень (O_2) під час дихання, живі істоти забезпечують свої енергетичні потреби. Атмосферний та розчинений у воді кисень здатні окиснювати органічні рештки, а також неорганічні сполуки оболонки Землі. Частина атмосферного кисню під дією ультрафіолетових сонячних променів і електричних розрядів перетворюється на озон (O_3). Вміст кисню в нижніх шарах атмосфери становить близько 21 % і знижується зі збільшенням висоти.

Біогеохімічний цикл Карбону (мал. 31.5). Карбон входить до всіх органічних сполук – основи складу та біохімічних процесів живих організмів. Автотрофи здатні фіксувати вуглекислий газ (CO_2) і синтезувати різноманітні органічні сполуки, використовуючи для цього світлову енергію (фототрофи) або енергію хімічних реакцій (хемотрофи). Ці речовини в подальшому по ланцюгах живлення потрапляють до гетеротрофів. Карбон у живих організмах існує у вигляді органічних сполук і карбонатів, а поза ними – в органічних речовинах ґрунту, вуглекислому газі та різноманітних осадових породах (мармурі, вапняку, крейді тощо). На певний час Карбон, який міститься в цих сполуках, виділяється із біохімічних циклів, але згодом, унаслідок життєдіяльності живих організмів (дихання, виділення тощо), біогенного розкладу мертвої органіки (наприклад, процеси мінералізації, бродіння), хімічних перетворень осадових порід (вивітрювання, розчинення), він знову залучається до біогеохімічних процесів.

Біогеохімічний цикл Нітрогену. Вміст вільного газоподібного азоту (N_2) в атмосфері становить близько 79 %. З атмосфери деяка його кількість надходить у воду та ґрунт переважно у вигляді нітроген(II) оксиду (NO_2) та амоніаку (NH_3), які утворюються під впливом космічних променів, грозвих розрядів та ін. Основна частина сполук Нітрогену потрапляє у ґрунт та воду завдяки фіксації атмосферного азоту прокариотами (азотфіксуючі бактерії, деякі ціанобактерії тощо). Нітроген у складі хімічних речовин, які можуть бути засвоєні живими організмами, має назву *фіксованого*. Він може засвоюватись безпосередньо з ґрунту зеленими рослинами або завдяки мутуалістичному співіснуванню з бульбочковими азотфіксуючими бактеріями. Зі сполук Нітрогену рослини синтезують амінокислоти, з

яких складаються білки, нуклеїнові кислоти та ін. Далі нітрогеновмісні органічні сполуки передаються по ланцюгах живлення. В результаті диміляції складні сполуки Нітрогену в організмах розкладаються до простіших (амоніак, сечовина, сечова кислота, гуанін тощо) та потрапляють назовні при видиху, із потом, сечею, екскрементами та ін. Білки та інші органічні сполуки Нітрогену надходять у доквілля з рештками організмів. Їх розкладають редуценти, які здійснюють *денітрифікацію* – процес відновлення нітритів (солі нітритної кислоти HNO_2) або нітратів (солі нітратної кислоти HNO_3) до молекулярного азоту або нітроген(II) оксиду. Інші мікроорганізми забезпечують реакції *нітрифікації*, завдяки яким йони амонію (NH_4^+) окиснюються до нітритів, а нітрити – до нітратів.

Яка роль організмів у перетворенні оболонок Землі?

Живі організми беруть участь в утворенні осадових порід, ґрунту, формуванні атмосфери, змінюючи оболонки Землі.

Осадові породи виникають на дні водойм унаслідок нашарування різних нерозчинних речовин, значна частина яких має біогенне походження. З решток істот, які накопичують у своїх скелетах, черепашках, панцирах карбонати, фосфати, силіцій(II) оксид, утворюються різноманітні осадові породи (вапняк, крейда, кремнезем, радіолярити, діатоміти), які часто сягають значної товщини. У накопиченні кремнеземних осадових порід (SiO_2) беруть участь одноклітинні еукаріоти – радіолярії та діатомові водорості. Так, радіолярити (осадові породи, утворені переважно зі скелетів радіолярій) представлені кременястими глинами, родовищами напівкоштовних каменів (яшми, халцедону). Поклади фосфоритів та апатитів (солі фосфатних кислот, що їх застосовують як мінеральні добрива та сировину для промисловості) утворені залишками особливих вимерлих груп морських тварин, які мали черепашки із фосфату кальцію.

Кам'яне (викопні виці спорів) та буре (викопні голонасінні) вугілля і торф (мохи) утворилися за особливих умов перетворень відмерлих решток рослин. Поклади залізної руди – це здебільшого наслідки діяльності хемотрофних залізобактерій. Є гіпотези біогенного походження нафти, природного газу, горючих сланців тощо.

Організми беруть участь й у вивітрюванні (руйнуванні) гірських порід. Наприклад, лишайники, оселяючись на скелях, виділяють органічні кислоти, які руйнують гірські породи.

Організми забезпечують основні ґрунтоутворювальні процеси: розпад органічної речовини до мінеральних сполук, утворення гумусу та його розпад, руйнування та новоутворення мінеральних сполук. Унаслідок цього мінеральні елементи літосфери включаються у біогенну частину колообігу речовин.

Завдяки життєдіяльності організмів підтримується *газовий склад атмосфери*. Так, атмосферний кисень має фотосинтетичне походження. Рослинність Землі щорічно поглинає близько $1,7-10^8$ тонн вуглекислого газу і виділяє близько $1,2-10^8$ тонн кисню, який використовують у процесі дихання всі аеробні організми. Живі організми впливають і на концентрацію в атмосфері азоту внаслідок процесів *фіксації, нітрифікації та денітрифікації*.

Нові терміни та поняття. Біосфера, жива речовина біосфери.



Запитання для повторення: 1. Що таке біосфера та які її межі? 2. Які основні характеристики живої речовини Землі? 3. Які біогеохімічні функції живої речовини? Що таке біогеохімічні цикли? 4. Яка роль живих організмів у перетворенні оболонок Землі?

Проблемне завдання. Обґрунтуйте, чому біосфера не становить окремої оболонки Землі.

§ 32. ВПЛИВ ДІЯЛЬНОСТІ ЛЮДИНИ НА СТАН БІОСФЕРИ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфу, слід пригадати: які основні форми господарської діяльності людини?

У чому полягає сучасна екологічна криза?

Людина на певному етапі розвитку цивілізації та техніки почала активно перетворювати природу, а її вплив на довкілля збільшувався з кожним сторіччям, доки не став провідним екологічним фактором – *антропогенним*. Перелік екологічних проблем, породжених діяльністю людини, досить великий – зростання народонаселення, нестача продовольства, енергії, прісної води, забруднення навколишнього середовища тощо. Вони поставили людство на межу всеосяжної біосферної кризи.

Зростання чисельності населення. За підрахунками вчених, у 7-му тисячолітті до нашої ери населення Землі налічувало не більше 10 млн, на початку нашої ери – близько 300 млн, у середині XVII ст. – близько 700 млн, за XX сторіччя зросло майже вчетверо, а у 2030 р. може перевищити 9 млрд. Лише за останні 50 років населення нашої планети збільшилося вдвічі, що змушує говорити про справжній *демографічний вибух*, наслідки якого можуть бути непередбачуваними.

Зростання населення Землі та розвиток промисловості супроводжуються інтенсивним розвитком міських поселень (*урбанізація*), зокрема появою велетенських міст – *мегаполісів* (мал. 32.1). Нині у містах проживає понад 40 % населення, хоча вони займають не більше 0,5 % площі



Мал. 32.1. Мегаліс

нашої планети. Міста та їхні околиці є прикладом антропогенно зміненого природного середовища: практично повне знищення природних екосистем, високий рівень забруднення промисловими та побутовими відходами, інтенсивний рух транспорту тощо. В містах унаслідок скучення населення постійно існує високий ступінь ризику розвитку епідемій грипу, СНІДу, холери, черевного тифу (сальмонельоз), туберкульозу тощо, зараження паразитичними червами, кліщами, комахами.

Забезпечення населення Землі продуктами харчування потребує щорічного збільшення площі орних земель. Але вплив знарядь і способів обробітку, вирубування лісів, які захищають ґрунти від дії вітрів і підземних вод, та інші фактори спричиняють їхню ерозію. **Ерозія ґрунтів** – це зменшення товщі їхнього верхнього, найродючішого, шару в результаті знесення вітром або водою (мал. 32.2). Унаслідок ерозії та інших явищ (засолювання тощо) запаси родючих ґрунтів щорічно зменшуються на 24 млн т, а площа пустель лише за останні 20 років збільшилася на 100 млн га. Інша причина скорочення площі орних земель – **засолення ґрунтів** унаслідок нераціонального поливу. Надмірне зрошування спричиняє підвищення рівня ґрунтових вод, у результаті чого на поверхні ґрунту відкладаються солі, що підіймаються разом з ними.



Мал. 32.2. Ерозія ґрунту

Шкідники культурних рослин і свійських тварин знищують принаймні 50 % продукції сільського господарства. Надмірне використання пестицидів забруднює продукти харчування, питну воду, з якими вони можуть потрапляти до організму людини та свійських тварин.

Знищення лісів (мал. 32.3). Протягом останніх 10 тисяч років під впливом діяльності людини площа лісів на нашій планеті скоротилася не менш ніж на третину. Нині фітоценози деревних рослин щорічно скорочуються на 17 млн гектарів насамперед за рахунок тропічних лісів, які відіграють провідну роль у підтриманні екологічної рівноваги на нашій планеті. Як відомо, зменшення площі лісів є однією з причин накопичення в атмосфері вуглекислого газу.

Проблеми достатності енергоресурсів. Проблема енергозабезпечення тісно пов'язана з екологічним станом планети: ефективне використання енергоресурсів дає змогу знизити не тільки собівартість виробництва, а й рівень видобутку корисних копалин і тим самим зменшити рівень забрудненості довкілля. Зокрема, збільшення споживання електроенергії потребує будівництва нових електростанцій, серед яких і атомні (АЕС). Експлуатація АЕС, які діють у понад 30 країнах світу, пов'язана з вирішенням проблем їхньої безаварійної роботи, забруднення радіонуклідами довкілля, ізоляції (поховання) відпрацьованого палива тощо. Щорічно внаслідок роботи АЕС утворюється понад 70 тонн радіоактивних відходів, але надійні способи їхнього зберігання донині невідомі. Термін експлуатації контейнерів, у яких зберігається від-



Мал. 32.3. Вирубування лісів



Мал. 32.4. Пожежа на АЕС «Фукусіма - 1»

відбулася у квітні 1986 р. на Чорнобильській АЕС поблизу столиці України – міста Києва. І нині, через багато років, важко спрогнозувати її наслідки, адже викиди радіонуклідів були не менші, ніж ті, що утворюються внаслідок вибуху великої атомної бомби.

11 березня 2011 р. великий землетрус стався на морському дні поблизу східного узбережжя японського острова Хонсю. Внаслідок землетрусу та викликаного ним цунамі були пошкоджені реактори атомної електростанції «Фукусіма - 1» (мал. 32.4); розпочалась пожежа. Реактори охолоджували морською водою, тому в океан потрапила велика кількість радіонуклідів, зокрема цезій-137. Період напіврозпаду цього радіоактивного ізотопу становить близько 30 років; у воді він перебуває у вигляді йонів. Цезій-137 спочатку потрапляє всередину водоростей та інших планктонних організмів; проходячи ланцюгами живлення, він накопичується в небезпечних кількостях у м'язах хижаків – лососевих та інших риб, кальмарів, восьминогів, ікрі тощо. Радіоактивний цезій в організмі людини спричинює злоякісні пухлини та променеву хворобу. Тому бажано вилучити з раціону харчування будь-які морепродукти з басейну Тихого океану, зокрема далекосхідних морів Росії.

Рівень небезпеки на АЕС «Фукусіма - 1» міжнародними організаціями визначений як максимальний («катастрофічна аварія»). Досі його надавали тільки катастрофі на Чорнобильській АЕС.



Мал. 32.5. Схема тепличного ефекту: 1 – сонячна енергія; 2 – парникові гази; 3 – тепло

Кліматичні зміни. Діяльність людини є однією з причин змін клімату Землі. Зокрема, інтенсивний розвиток промисловості та енергетичного комплексу збільшує концентрацію вуглекислого газу в атмосфері, що в свою чергу спричиняє так званий *тепличний, або парниковий, ефект* (мал. 32.5): за останні двісті років уміст CO_2 збільшився на 25 %, а температура біля поверхні Землі зросла на 0,5 °С. Якщо цей процес триватиме, то вже до середини наступного сторіччя температура може зрости ще на 5 °С. Це спричинить танення льодовиків і полярних шапок, підйом рівня води Світового океану на 1–2 м, затоплення понижених місцевостей, а урагани і сухії перетворять на пустелі значні території.

Вплив діяльності людини на стан атмосфери. Забруднення атмосфери спричиняють викиди шкідливих для здоров'я людини та інших організмів відходів промислових підприємств, вихлопних газів автомобільного транспорту (H_2S та SO_2 , NH_3 та NO_2 , CO , важких металів тощо). Підприємства будівельної і вугільної промисловості (цементні та гіпсові заводи, відкриті вугільні кар'єри тощо) є джерелами забруднення атмосфери пилом. Особливу небезпеку для довкілля становлять **кислотні дощі**, спричинені забрудненням атмосфери H_2S та NO_2 . Сполучаючись із молекулами води, ці сполуки утворюють сильні неорганічні кислоти – сульфатну H_2SO_4 та нітратну HNO_3 . Кислотні дощі призводять до тяжких наслідків: гинуть екосистеми лісів та прісних водойм.

Іншою небезпекою для здоров'я людини може стати послаблення озонового екрану. Це відбувається внаслідок надходження в атмосферу хлорфторвуглецевих сполук, які використовують в охолоджувальних агрегатах, кондиціонерах, аерозольних балончиках – розпилювачах лаків, фарб, парфумів тощо.

Вплив діяльності людини на гідросферу. Діяльність людини негативно впливає на водні екосистеми. Це, зокрема, забруднення промисловими та побутовими відходами, пестицидами і добривами, які змиваються з полів, зведення гідротехнічних споруд, осушення, витік нафтопродуктів тощо (мал. 32.6). Погіршення санітарного стану водойм, а також виснаження водних ресурсів (насамперед прісних водойм і ґрунтових вод) загострює проблему питної води. Навіть очищені стічні води варто лише обмежено використовувати для потреб промисловості, енергетики, зрошення орних земель тощо.

Зникнення видів. Інтенсивний вплив людини на природні біогеоценози спричинює вимирання певних видів тварин і рослин унаслідок прямого винищення, руйнування місць їхнього існування, забруднення довкілля тощо. За підрахунками вчених, за останнє тисячоліття з нашої планети зникло понад 130 видів та підвидів ссавців, близько 260 видів і підвидів птахів, а кількість зниклих видів безхребетних тварин, рослин і грибів взагалі важко підрахувати.

Сучасний стан природних ресурсів України. Унаслідок інтенсивної господарської діяльності людини, особливо з другої половини XIX ст., природні ландшафти України зазнали значних змін. Спотворені середовища життя диких видів тварин і рослин. Нині площа, охоплена природними угрупованнями, становить лише близько 29 % території країни. Зокрема лісові масиви скоротилися до 14,3 % порівняно із 28 % у 1850 р. та 45 %



Мал. 32.6. Забруднення води нафтою

на межі I та II тисячоліть. Практично повністю знищений цілинний степ, змінено гідрологічний режим багатьох територій через побудову гребель, водосховищ, осушення боліт Полісся та обводнення територій степової зони. Зокрема внаслідок створення каскаду «штучних морів» у Дніпрі практично зникли осетрові риби через перекриття їм доступу з Чорного моря (осетер, білуга тощо). Сильне антропогенне забруднення значних територій природних екосистем хімічними сполуками, радіонуклідами створює загрозу генофонду багатого і різноманітного тваринного і рослинного світу України.

За останні 30–40 років значно зменшився вміст гумусу у ґрунтах України. Згідно з розрахунками вчених Української академії аграрних наук, щорічні втрати гумусу становлять до 1 т/га. Це пояснюють недостатнім впровадженням сучасних технологій обробітку ґрунту. Нині до 20 % ґрунтів України забруднені токсичними сполуками (радіонуклідами, важкими металами, пестицидами тощо).

В Україні зменшується чисельність видів ссавців – об'єктів полювання (лося, дикого кабана, козулі та ін.). Знижується промисел риби у водоймах.

Нові терміни та поняття. Ерозія ґрунтів, кислотні дощі.



Зпитання для повторення: 1. У чому причини сучасної екологічної кризи? 2. Чим небезпечне стрімке зростання чисельності народонаселення Землі? 3. Які наслідки урбанізації для біосфери та здоров'я людини? 4. Які причини ерозії та засолення ґрунтів? 5. Яку екологічну небезпеку становлять АЕС? 6. Що таке тепличний ефект? 7. Що становлять собою кислотні дощі? 8. Як відбуваються забруднення та знищення природних водойм унаслідок господарської діяльності людини? 9. Чому багато видів вимирає в наш час?

Проблемне завдання. Оцініть сучасну екологічну ситуацію в Україні.

§ 33. ОХОРОНА БІОСФЕРИ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: що таке Червона книга, природоохоронні території, екологічний моніторинг?

Які можливі шляхи подолання екологічної кризи?

Розвиток природничих наук зумовив розуміння того, що людина повинна підпорядковуватись законам природи як її складова частина, а не намагатись їх змінити (*ойкуменічний світогляд*). В.І. Вернадський ще в першій половині ХХ ст. передбачав, що біосфера переходить у новий стан – *ноосферу* під впливом наукової думки і людської праці.

Для ноосфери характерний тісний зв'язок законів природи і соціально-економічних чинників суспільства, що базується на науково обґрунтованому раціональному використанні природних ресурсів, яке передбачає відновлюваність колообігу речовин та потоків енергії. До вирішення будь-яких проблем людина повинна підходити з позицій *екологічного мислення*, тобто підпорядкування повсякденної практичної діяльності людини

законам природи та вимогам охорони природного середовища. Отже, ноосфера – це якісно нова форма організації біосфери, яка сформується внаслідок її взаємодії із людським суспільством, коли буде досягнуте гармонійне співіснування природи і людини.

Раціональне, або екологічно обґрунтоване, природокористування – це використання природних ресурсів в обсягах та способами, які забезпечують сталий економічний розвиток, що не призводить до порушення відновлювальних властивостей природи і погіршення екологічних умов навколишнього природного середовища. Ці принципи реалізують за допомогою різних заходів на державному рівні:

- встановлення лімітів використання природних ресурсів, застосування маловідходних, енерго- та ресурсозберігаючих технологій;
- здійснення заходів щодо відтворення відновлювальних природних ресурсів;
- планування розміщення виробничих та інших господарських об'єктів з урахуванням екологічної ємності відповідної території;
- збереження популяційно-видового та ландшафтного розмаїття;
- запобігання забрудненню навколишнього природного середовища;
- застосування біологічних, хімічних та інших методів поліпшення якості природних ресурсів;
- економічне стимулювання заходів щодо забезпечення раціонального використання природних ресурсів.

Альтернативні джерела енергії – це поновлювані джерела, до яких відносять енергію сонячного випромінювання, вітру, морів, річок, біомаси, теплоти Землі, та вторинні енергетичні ресурси, які існують постійно або виникають періодично у доквітлі.

Зменшенню споживання енергетичних ресурсів сприяє впровадження нових, менш енергоємних, технологій у промисловості, сільському господарстві, будівництві. Зокрема, впровадження нових систем освітлення – флуоресцентних ламп, які працюють у 10 разів довше, ніж звичайні, дасть можливість знизити споживання електроенергії у 4 рази. Економія енергетичних витрат на опалення приміщень стає можливою з розробкою нових теплоізоляційних матеріалів і технологій будівництва.

Економічно вигідне вторинне використання сировини – один з ефективних засобів захисту довкілля від промислового і побутового забруднення. Наприклад, для виплавки алюмінію з металобрухту енер-



Мал. 33.1. Приклади використання альтернативних джерел енергії:
1 – електромобіль; 2 – сонячні батареї;
3 – вітрові електростанції

гії споживається у 20 разів менше, ніж для виплавки з бокситової руди, для сталі така економія становить до 60 %, а для виготовлення паперу з макулатури порівняно з його виробництвом з целюлози – понад 25 %.

Важливе використання нових джерел енергії, зокрема біопалива. На відміну від інших природних енергетичних ресурсів (нафта, вугілля, ядерне паливо), біопаливо – поновлюване джерело енергії; його повністю розкладають мікроорганізми і тому воно безпечно для навколишнього середовища.

Охорона природи – це прикладна галузь знання про збереження стану біосфери, для якої екологія слугує теоретичною базою. Лише з розвитком екології людство поступово почало розуміти значення дослідження взаємозв'язків між організмами та їхнім довкіллям, виявлення закономірностей, які керують функціонуванням біосфери. Адже навіть незначний вплив людини на довкілля спричиняє ланцюгову реакцію, здатну призвести до непередбачених наслідків у глобальному масштабі. Щоб уникнути глобальної екологічної кризи, потрібні об'єднані зусилля всіх країн у справі охорони природного середовища.

Важливе завдання всього людства – це побудова *екологічно стабільного суспільства*, яке ґрунтується на застосуванні екологічних знань у господарській діяльності, щоб заради задоволення власних потреб не ставити під загрозу існування наступних поколінь, тобто нести відповідальність за те, в якому стані людство залишить після себе довкілля і природні ресурси.

Стратегічні принципи побудови такого суспільства розробили вчені Міжнародного союзу охорони природи та природних ресурсів (МСОП) і погодили з урядами більшості країн світу.

Для створення екологічно стабільного суспільства людство повинне:

- взяти під контроль стрімке зростання народонаселення. Прикладом вдалого вирішення цієї проблеми може слугувати Китай, у якому темпи росту населення зменшені вдвічі;

- обмежити використання невідновних ресурсів (чорне вугілля, нафта тощо) і ширше експлуатувати відновні (енергію Сонця, вітру, припливів і відпливів, гарячих джерел та ін.);

- впровадити екологічно обґрунтовані технології обробітку ґрунту для захисту його від ерозії та засолення. Зокрема, такі технології передбачають обробіток ґрунту без порушення його структури (безплучна оранка тощо), раціональне використання добрив, поливу, сівозмін (періодичних змін видів культурних рослин, які вирощують на певній ділянці), створення полезахисних лісосмуг, перехід на безпечні для довкілля методи боротьби зі шкідниками;

- для збереження та примноження лісового фонду планети припинити знищення первинних лісів і перейти до промислового використання вторинних і штучних лісонасаджень з наступним їхнім відновленням;

- зменшувати об'єми стічних вод, запроваджувати надійні способи очищення та постійний контроль за їхньою якістю, створювати замкнені системи водопостачання промислових та енергетичних об'єктів;

- здійснювати програми захисту і відновлення природних водойм.

Дані екологічних досліджень обов'язково мають бути враховані у справі акліматизації та реакліматизації видів. **Акліматизація** – пристосування певного виду до умов місцевості, де він раніше не мешкав, а **реакліматизація** – його повернення до місцевості, де він був поширений у

минулому. Під час штучного вселення певного виду необхідно прогнозувати його можливі взаємозв'язки з корінними мешканцями екосистеми (аборигенними видами). Наприклад, акліматизація медоносною бджолою в Австралії призвела до витіснення місцевого виду, позбавленого жала, а завезення туди кактуса-опунції – до заростання цією неістотною для худоби рослиною пасовищ.

Зникнення видів місцевої фауни та флори можливе також і через те, що на них можуть переходити паразити і шкідники від акліматизованих видів. Так, спроба акліматизації волзької севрюги в Аральському морі стала причиною масової загибелі місцевого виду – аральського шипа, який почали вражати плоскі черви – паразити севрюги. Тому існують особливі карантинні служби, які обстежують організми, що їх ввозять у певну країну, з метою виявлення потенційно небезпечних видів.

Які основні напрями збереження різноманітності організмів?

Збереження і поліпшення стану біосфери неможливе без збереження біологічного різноманіття (біорізноманіття) організмів, які населяють нашу планету. У свою чергу, охорона біорізноманіття неможлива без всебічного вивчення видового складу організмів різних регіонів земної кулі, їхніх екологічних та морфофізіологічних особливостей, стану популяцій тощо. Для збереження видового різноманіття багато країн світу (серед яких і Україна) приєдналися до розробленої МСОП *Всесвітньої стратегії охорони природи*. Важливість охорони біологічного різноманіття нашої планети підкреслює ухвалена ООН 1992 р. «Конвенція про охорону біологічного різноманіття», а також створена на її основі «Концепція збереження біологічного різноманіття України» (1997). Для реалізації цих документів розроблено Національну програму збереження біологічного різноманіття України на 1998–2015 рр.

Її основні положення:

- збереження, поліпшення стану й відновлення природних і порушених екосистем, місцеперебувань окремих видів тварин, рослин, грибів і компонентів ландшафтів;
- сприяння переходу до збалансованого використання природних ресурсів, зменшення негативного впливу на екосистеми;
- підсилення відповідальності за збереження біологічного різноманіття підприємств і громадян, діяльність яких пов'язана з використанням природних ресурсів або впливає на стан навколишнього середовища.

Розуміння необхідності ретельного обліку рідкісних і зникаючих видів організмів зумовило створення 1948 року при МСОП постійної Комісії з видів рослин і тварин, яким загрожує зникнення. Результатом роботи комісії стало створення *Міжнародної Червоної книги*, окремі випуски якої почали видавати з 1966 р. Водночас провадять роботу зі складання так званих *Чорних списків* видів, які зникли з лиця Землі починаючи з 1600 р. Підставою для введення певного виду до Чорного списку є відсутність достовірних його знахідок принаймні протягом останніх 50 років. Створюються списки видів, які потребують охорони на теренах окремих держав, та національні Червоні книги. Перше видання *Червоної книги України* вийшло друком 1980 р., останнє – у 2009 р. Згідно із *Положенням про Червону книгу України*, прийнятим Верховною Радою 1992 р., Червона книга –



це державний документ про сучасний стан видів тварин і рослин, які перебувають під загрозою зникнення, та про заходи щодо їхнього збереження та науково обґрунтованого відтворення. До неї заносять види тварин і рослин, які постійно чи тимчасово (наприклад, перелітні птахи) мешкають у природних умовах на території України або в межах її територіальних вод. Для кожного із занесених до Червоної книги України видів наведені дані про їхнє поширення, особливості будови, функціонування, життєвий цикл, чисельність у природі, вжиті або ті, що плануються, заходи охорони тощо. Нині до Червоної книги України занесено 826 видів рослин і грибів та 542 види тварин (мал. 33.2–33.3).

Фахівці України вперше у світі розробили *Зелену книгу*, до якої заносять рідкісні і типові для певної місцевості рослинні угруповання, що потребують встановлення особливого режиму їх використання.

Види, занесені до Червоної книги, охороняють і відновлюють, зокрема на різноманітних природоохоронних територіях. Відтворення та використання цих територій, які є національним надбанням, здійснюється згідно із *Законом України «Про природно-заповідний фонд» (1992)*.

Біосферні заповідники (Асканія-Нова, Карпатський, Чорноморський, Дунайський) мають міжнародне значення і створені з метою збереження у природному стані найтипівіших природних комплексів біосфери та проведення екологічного моніторингу. У біосферних заповідниках здійснюють міжнародні наукові та природоохоронні програми.

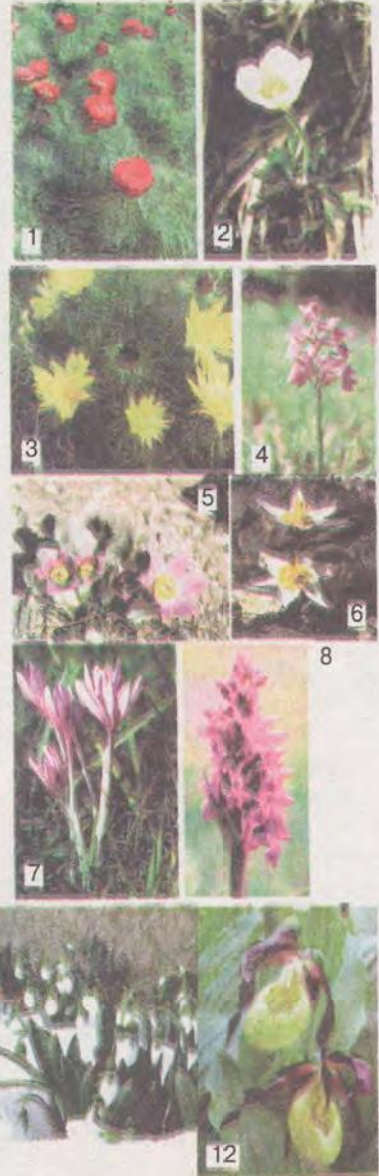
Природні заповідники – це природоохоронні науково-дослідні установи загальнодержавного значення, які створюють з метою збереження у природному стані типових для даної місцевості або унікальних природних комплексів, вивчення природних процесів і явищ, що в них відбуваються, розробки наукових засад охорони природи. На території Ук-

Мал. 33.2. Тварини Червоної книги: 1 – хохуля звичайна; 2 – рись; 3 – дельфін-білобочка; 4 – лелека чорний; 5 – пелікан кучерявий; 6 – сорскопуд сірий; 7 – саламандра плямиста; 8 – мідянка; 9 – бражник олеандровий

раїни природні заповідники розміщені в усіх природних зонах. Так, у зоні мішаних лісів розташовані Древлянський, Поліський, Рівненський, Черемоський; лісостеповій – Канівський, «Розточчя», «Медобори»; степовій – Луганський, Український степовий, Дніпровсько-Орільський, «Сланецький степ», Опукський; у Криму – Казантипський, Карадазький, Кримський, Ялтинський гірсько-лісовий, «Мис Мартьян»; в Українських Карпатах – «Горгани».

Національні природні парки – природоохоронні, науково-дослідні та культурно-просвітні установи, покликані зберігати цінні природні, а також історико-культурні комплекси та об'єкти. На їхній території за умов дотримання заповідного режиму можуть здійснюватись організований туризм і певні форми відпочинку. В Україні нині створені такі національні природні парки (подано за алфавітом): Азово-Сиваський, «Білобережжя Святослава», Білоозерський, «Бузький Гард», «Великий Луг», Верховинський, Вижницький, Галицький, Гетьманський, Голосіївський, «Гомільшанські ліси», «Гуцульщина», Дворічанський, Дермансько-Острозький, Деснянсько-Старогутський, Джарилгацький, «Залісся», Ічнянський, «Кармелюкове Поділля», Карпатський, «Кременецькі гори», Мезинський, Нижньосульський, Пирятинський, «Північне Поділля», «Подільські Товтри», Приазовський, «Приазовський», «Прип'ять-Стохід», «Святі гори», «Синевир» і «Синьогора», Сіверсько-Донецький, «Сіверсько-Донецький», «Сколівські Бескиди», Слобожанський, «Тузлівські лимани», Ужанський, Хотинський, «Чарівна гавань», Черемоський, Шацький, Яворівський.

Регіональні ландшафтні (пейзажні) парки – природоохоронні заклади місцевого або регіо-



Мал. 33.3. Рослини Червоної книги: 1 – півонія кримська; 2 – анемона; 3 – горицвіт весняний; 4 – зозулинець салепів; 5 – сон-трава; 6 – тюльпан двоквітковий; 7 – пізноцвіт осінній; 8 – пальчатокорінник травневий; 9 – лілія лісова; 10 – лілія лісова; 11 – підсніжник білосніжний; 12 – зозулині черевички

нального значення, покликані здійснювати ті ж завдання, що й національні природні парки.

Заказники – природні території, створені з метою збереження і відтворення певних природних комплексів або окремих видів організмів. Наукова та деякі види господарської і культурно-просвітньої діяльності дозволені на їхній території з дотриманням вимог охорони довкілля.

Пам'ятки природи – окремі унікальні природні утворення, які мають природоохоронне, наукове, естетичне або пізнавальне значення.

Особливе місце у здійсненні природоохоронних заходів посідають **ботанічні сади та зоологічні парки**, які створюють з метою вивчення, збереження, акліматизації та ефективного господарського використання рідкісних й інших видів місцевої і світової фауни та флори. Але головне призначення цих закладів – проведення освітньо-виховної роботи, формування у населення дбайливого ставлення до природи. Найстаріший серед ботанічних садів – Ботанічний сад Харківського університету, його створено 1804 р. Найбільшу площу займає Донецький ботанічний сад – понад 275 га, а найбагатша колекція видів рослин представлена у Нікітському ботанічному саду – понад 15 000. Серед зоопарків найтривалішу історію має також Харківський (1895), а найбільше видів тварин можна спостерігати у Київському зоопарку – понад 400.

Незважаючи на збільшення загальної площі природно-заповідного фонду України, його території розташовані розрізнено. Це заважає міграціям видів, які потребують охорони, з одних охоронних територій до інших. Тому необхідне створення **екологічної мережі** – єдиної системи охоронних територій, просторово сполучених екологічними коридорами. Розвинуті європейські країни вже давно розпочали формування таких мереж, а в Україні Закон «Про загальнодержавну програму формування національної екологічної мережі України на 2000–2015 рр.» прийнятий лише 2000 р. Для цього планують збільшити частку природних екосистем у земельному фонді України до рівня, достатнього для збереження біорізноманіття нашої країни та забезпечення можливостей міграцій і поширення видів.

Природоохоронне законодавство України. Збереження і відтворення природних комплексів та окремих видів організмів неможливе без відповідної правової бази. Природоохоронна діяльність забезпечена Основним законом – Конституцією України. Питання охорони довкілля, раціонального використання природних ресурсів та загальні принципи забезпечення екологічної безпеки регулюються положеннями Закону України «Про охорону навколишнього природного середовища». Їх також регламентують Закони України «Про тваринний світ», «Про рослинний світ», «Про охорону атмосферного повітря», Кодекс України про надра, Водний, Земельний та Лісовий кодекси України. В Україні організацію охорони довкілля та загальне керівництво природоохоронними заходами здійснює Міністерство екології та природних ресурсів України.

Нові терміни та поняття.

Ноосфера, екологічне мислення, акліматизація та реакліматизація видів, Червона книга, Зелена книга.



Запитання для повторення: 1. Як учені розуміють поняття «ноосфера» та «екологічне мислення»? 2. У чому полягають основні принципи раціональ-

ного природокористування? 3. Які ви знаєте альтернативні джерела енергії? 4. Які переваги застосування біопалива в енергетиці? 5. Які основні напрями охорони природи? 6. Які шляхи побудови екологічно стабільного суспільства?

Проблемне завдання. Поміркуйте, які відмінності в природоохоронному статусі є між такими категоріями природоохоронних територій, як біосферні заповідники; природні заповідники; національні природні парки; регіональні ландшафтні (пейзажні) парки; заказники; пам'ятки природи.

Практична робота 3

Розв'язування задач з екології

Мета: скласти спрощену математичну модель взаємин хижака і жертви в угрупованні.

Задача 1. Людина має масу тіла 70 кг, з якої 60 % становить вода. Яка площа акваторії моря здатна її прогодувати, якщо в їжу споживається риба, що живиться водоростями (фітопланктоном). Продуктивність фітопланктону становить 600 г/м² сухої біомаси.

Приклад розв'язку. Для розв'язання цієї задачі використовуємо правило екологічної піраміди, згідно з яким на кожному з ланцюгів живлення запасється лише 10 % спожитої біомаси.

Визначаємо суху біомасу людини:

$$70 \text{ кг} - 100 \%;$$

$$x \text{ кг} - 40 \%;$$

$$x = 28 \text{ кг}.$$

Для створення 28 кг сухої біомаси людині потрібно спожити 280 кг риби, а рибі – відповідно 2800 кг фітопланктону.

Визначимо площу акваторії, на який мешкає відповідна маса фітопланктону:

$$2800 \text{ кг} : 0,6 \text{ кг} = 4666,6 \text{ м}^2.$$

Задача 2. Визначте продуктивність агроценозу площею 1 га (суху речовину та енергію, яка у ній запасється), якщо протягом доби рослинами створюється 560 г/м² сухої речовини, а в 1 г сухої біомаси, створеної рослинами, запасється 22 кДж енергії.

Задача 3. Маса самця сивуча (тюлень з родини Морські леви) становить 400 кг. До складу його гарему входять три самки, масою 200, 230 та 250 кг. У даному місці мешкання основу їжі сивучів становлять риби, які живляться планктоном. Чи достатньо акваторії площею 50 000 м² для нормального живлення сивучів, якщо продуктивність планктону становить 700 г/м², а вміст води у тілі тюленів становить близько 60 %?

Задача 4. Скільки корів масою 300 кг може прогодувати пасовище площею 2 га, якщо продуктивність рослин, якими вони живляться, становить 800 г/м² сухої речовини, а вміст води у тілі корови становить близько 60 %?

Задача 5. Ланцюг живлення складається з наступних ланок: рослини – миша – змія – орел-змійєд. Визначте масу миші, якщо маса орла-змійєда становить 2 кг.



ТЕМАТИЧНА ПЕРЕВІРКА ЗНАТЬ

I. Із запропонованих відповідей виберіть одну правильну:

1. Зазначте, як називають усі можливі типи співіснування організмів різних видів: а) паразитизм; б) мутуалізм; в) коменсалізм; г) симбіоз.

2. Укажіть, чим визначаються межі певного біогеоценозу: а) межами певного тваринного угруповання; б) межами певного рослинного угруповання; в) довільно; г) чітких меж не існує.

3. Визначте, як називають тип симбіозу, за якого організми різних видів отримують взаємну користь: а) паразитизм; б) коменсалізм; в) мутуалізм; г) конкуренція.

4. Зазначте, як називають просторове та трофічне положення популяції певного виду в біогеоценозі: а) місцезребуванням; б) трофічним рівнем; в) симбіозом; г) екологічною нішею.

5. Зазначте, що таке ноосфера: а) розумова оболонка Землі; б) частина оболонок Землі, заселена живими істотами; в) новий стан біосфери, зумовлений розумовою діяльністю людини; г) сукупність усіх природоохоронних територій.

6. Укажіть типи природоохоронних територій, які функціонують в Україні: а) лише заповідники; б) лише заказники; в) лише національні природні парки; г) заповідники, національні природні парки та заказники.

II. Завдання на встановлення відповідності

1. Встановіть відповідність між видами екологічних факторів та прикладами, які їх ілюструють:

Види екологічних факторів	Приклади
А. Абіотичні	1. Уміст газів у ґрунті
Б. Біотичні	2. Взаємодія хижак–здобич
В. Антропогенні	3. Підвищений уміст радіонуклідів у ґрунті

2. Встановіть відповідність між формами симбіозу та прикладами, що їх ілюструють:

Форми симбіозу	Приклади співіснування організмів різних видів
А. Мутуалізм	1. Співіснування уссурійського тигра та лісового kota
Б. Коменсалізм	2. Мешкання малярійного плазмодія в еритроцитах
В. Паразитизм	3. Оселення рачків морських жолудів на тілі китів
Г. Нейтралізм	4. Мешкання багатоджгутикових одноклітинних тварин у кишечнику тарганів та термітів

3. Встановіть відповідність між парами видів та відносинами, які між ними можуть виникати:

Екологічні групи	Організми
А. Підосичник – осика	1. Коменсал – хазяїн
Б. Орхідеї – тропічні дерева	2. Паразит – хазяїн
В. Малярійний комар – людина	3. Кровосисний вид – живитель
Г. Малярійний плазмодій – людина	4. Хижак – здобич
	5. Мутуалістичні відносини

4. Встановіть відповідність між формами діяльності людини та їхніми наслідками:

Наслідки діяльності людини	Форми діяльності людини
А. Ерозія ґрунтів Б. Засолення ґрунтів В. Утворення озонових дірок Г. Тепличний ефект	1. Інтенсивна діяльність промисловості та транспорту 2. Викиди в атмосферу хлорфторвуглецевих сполук 3. Масове вирубування лісів 4.осушення боліт 5. Нераціональне поливання ґрунтів

III. Відкриті запитання:

1. Які рівні організації живої матерії вивчає екологія? Які розділи екології вивчають ті чи інші рівні організації живої матерії?
2. Що спільного й відмінного у механізмах регуляції чисельності популяцій тварин і рослин? Відповідь обґрунтуйте.
3. Чому стабільність біогеоценозів залежить від їхнього видового різноманіття? Відповідь обґрунтуйте.
4. Еволюція багатьох видів квіткових рослин і комах відбувалася спільно. Які спільні пристосування у них виробилися і чим вони залежать одне від одного?
5. Чому слід охороняти не окремі рідкісні або зникаючі види, а цілісні біогеоценози, до складу яких вони входять? Відповідь обґрунтуйте.
6. Чому глобальну екологічну катастрофу можна відвернути лише спільними зусиллями урядів та громадськості різних країн? Відповідь обґрунтуйте.



РОЗДІЛ V

ІСТОРИЧНИЙ РОЗВИТОК ОРГАНІЧНОГО СВІТУ

Тема

1

Основи еволюційного вчення

Під час вивчення цієї теми ви дізнаєтесь про становлення еволюційних поглядів, основні положення синтетичної гіпотези еволюції, природний добір, механізми видоутворення, сучасні уявлення про фактори еволюції. Ви також навчитеся порівнювати природний і штучний добір, географічне та екологічне видоутворення.

§ 34. СТАНОВЛЕННЯ ЕВОЛЮЦІЙНИХ ПОГЛЯДІВ



Аби краще засвоїти матеріал цього параграфу, слід пригадати: що таке модифікаційна мінливість? Які основні положення клітинної теорії?

Що таке еволюція?

Еволюція (від лат. *evolutio* – розгортання) – це процес необоротних змін будови та функцій живих істот протягом їхнього історичного існування. Наслідком еволюції є пристосованість живого до умов навколишнього середовища в будь-який момент існування. Проблеми еволюції вивчає розділ біології – **еволюційне вчення**. Це наука про фактори, механізми, загальні закономірності та наслідки еволюції.

Окремі ідеї про історичний розвиток живих істот висловлювали ще античні мислителі (мал. 34.1): давньогрецькі – Геракліт, Демокріт, давньоримські – Тіт Лукрецій Кар та інші, однак спроби науково пояснити це явище з'явилися лише на початку XIX ст.

У чому полягає еволюційна гіпотеза Ж.-Б. Ламарка?

Першу еволюційну гіпотезу створив видатний французький учений Жан-Батіст Ламарк (1744–1829) (мал. 34.2). Це була людина енциклопедичних знань і великого таланту. Він написав багатотомну працю «Флора Франції», створив систему безхребетних тварин, яка включала, поряд



Мал. 34.1. 1. Давньогрецький філософ Геракліт Ефеський (535–475 рр. до н. е.). Основна праця – «Про природу». Вважав, що світ вічний і єдиний; у ньому все змінюється і нічого не повторюється, в тому числі і жива матерія. Все підкоряється єдиному закону буття – боротьбі протилежностей. Крилаті вислови Геракліта – «все тече, все змінюється» та «в одну і ту ж річку двічі не увійти». 2. Давньогрецький філософ Демокріт (460–370 рр. до н. е.). Вважав, що життя зародилось у минулому із неживої матерії під впливом сонячного проміння. В живих організмах життя підтримують особливі «атоми вогню»; нові види з'являються внаслідок «взаємного змішування», тобто гібридизації. 3. Давньоримський поет і філософ Тіт Лукрецій Кар (99–55 рр. до н. е.). Написав філософську поему «Про природу речей». Вважав, що всі тіла складаються із різних сортів елементарних тілець – атомів та відрізняються їхніми випадковими поєднаннями. Різноманітні живі організми також утворились із таких випадкових поєднань. Проте зберігались і давали нащадків лише найбільш пристосовані істоти

із сучасними, і викопні форми. Ж.-Б. Ламарк одночасно з Р. Тревіранусом запропонував термін *біологія* (1802), обґрунтував уявлення про окрему «*область життя*» на Землі (пізніше названу *біосферою*), проводив спостереження за психічною діяльністю тварин. Еволюційну гіпотезу Ж.-Б. Ламарка прийнято називати *ламаркізмом*. Сучасники її загалом не сприйняли.

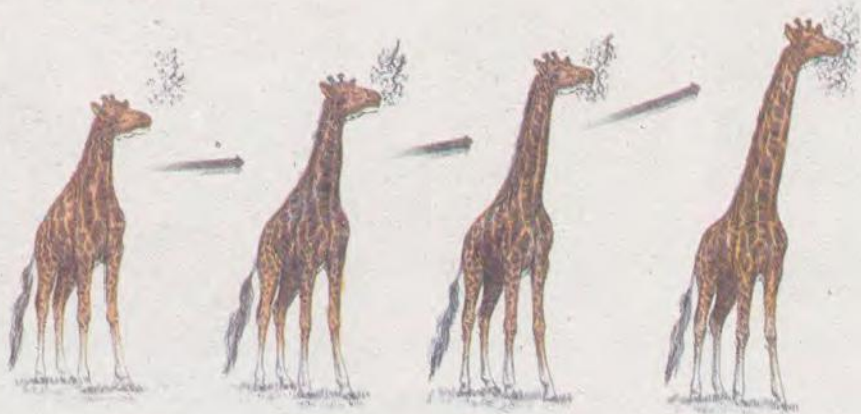
Свої еволюційні погляди Ж.-Б. Ламарк оприлюднив 1809 р. у книзі «*Філософія зоології*». Вони ґрунтуються на уявленні про те, що еволюція – це безперервний процес набуття корисних пристосувань живими організмами, які успадковуються нащадками. Вона відбувається як низка послідовних змін, що полягають в ускладненні будови і переходах від нижчого щаблю організації до вищого. Такі щаблі він назвав *градаціями*.

Нижчі градації – це бактерії та інші мікроскопічні організми, вищі – теплокровні тварини, зокрема ссавці і людина. Найвність видів, які перебувають на нижчих щаблях досконалості в кожному момент існування Землі, Ж.-Б. Ламарк пояснював тим, що *життя безперервно самозароджується* і багато організмів, які виникли пізніше, ще не встигли досягнути вищого щабля.

Нижчі організми, які не мають нервової системи, змінюються безпосередньо під впливом факторів довкілля: підводні листки рослини стрілиці стьожкоподібні (лінійні), бо їх витягує течія; на поверхні води вони округлі, щоб втриматися на плаву;



Мал. 34.2. Жан-Батіст Ламарк (1744–1829)



Мал. 34.3. Вправлення органів та його результат у жирафи (за Ламарком)

нарешті, в повітряному середовищі листки жорсткі та стрілоподібні, щоб протистояти впливу вітру тощо (мал. 10.1).

Вищі організми, тобто тварини, що мають нервову систему, виробляють пристосування за схемою: зміна потреб веде до зміни звичок; зміна звичок викликає зміну дій, що зумовлює вправлення одних і невправлення інших органів. Органи, що вправляються, протягом низки поколінь розвиваються, а які не вправляються, зменшуються і зрештою зникають; ці зміни з покоління в покоління успадковуються. Наприклад, жирафа почала жити листям дерев, тому весь час витягувала шию, щоб дістатись до крони: шия і передні ноги у неї видовжились, і ці набуті особливості успадкували нащадки (мал. 34.3). Неважко помітити, що Ж.-Б. Ламарк досліджував переважно *модифікаційну мінливість*.

Як рушійні сили еволюції – еволюційні фактори Ж.-Б. Ламарк визначив такі:

1. Успадкування набутих ознак. Це означає, що всякі зміни в будові чи функціях організму спадкові, виникають під впливом зовнішніх умов або внутрішніх чинників і завжди корисні для організму.

2. Внутрішнє вроджене прагнення організмів до прогресу не залежить від характеру зміни умов довкілля. Завдяки йому рівень організації організмів має підвищуватись від покоління до покоління й забезпечувати перехід на вищий рівень (наступну градацію). Прогресивним у гіпотезі Ж.-Б. Ламарка було те, що він визнавав вплив умов існування на формування ознак організмів.

Ж.-Б. Ламарк був єдиним ученим за всю історію біології, який вважав людиноподібних мавп безпосередніми предками людини. Згідно з його поглядами, сучасні шимпанзе, горили, орангутани в найближчому майбутньому перейдуть до вищої градації – людини. Критики еволюційних поглядів чомусь цю гіпотезу приписують Ч. Дарвіну, який її ніколи не підтримував.

Які успіхи біології сприяли подальшому розвитку еволюційного вчення?

Біологи першої половини XIX ст. зробили багато відкриттів, які стали системою доказів існування еволюції.

У галузях цитології та порівняльної ембріології обґрунтування клітинної теорії М. Шлейденом, Т. Шванном та Р. Вірховим, відкриття зародко-



Мал. 34.4. Відомі цитологи та ембріологи першої половини XIX ст.: 1 – Матіас Шлейден (1804–1881) – німецький ботанік, один із авторів клітинної теорії; 2 – Теодор Шванн (1810–1882) – німецький зоолог, співзасновник клітинної теорії; 3 – Рудольф Вірхов (1821–1902) – німецький цитолог і фізіолог. Уперше довів, що нові клітини виникають виключно внаслідок розмноження материнської; 4 – пам'ятник К. Беру в м. Тарту (Естонія). Карл Бер (1792–1876) – естонський і російський зоолог і ембріолог німецького походження; відкрив яйцеклітину ссавців, а також закономірності ембріонального розвитку тварин, зокрема розробив вчення про зародкові листки та їхні похідні, простежив розвиток багатьох органів; помітив, що на ранніх стадіях зародки різноманітних тварин дуже схожі, що свідчить про їх історичну спорідненість

вих листків та основних етапів ембріогенезу у хребетних тварин К. Бером (мал. 34.4) та ін. дало початок ідеї про спільність походження живих істот.

Французький учений Ж. Кюв'є (мал. 34.5), вивчаючи викопні рештки організмів, встановив послідовну зміну певних флор і фаун у минулому Землі. Він був одним із засновників *палеонтології* (науки про викопні рештки живих організмів минулих геологічних епох) та *порівняльної анатомії* тварин. Зокрема, Ж. Кюв'є довів, що кожний тип тварин має притаманний лише йому план будови (тобто докорінно відрізняється від інших типів).

Щоб пояснити послідовні зміни населення Землі, цей учений розробив *гіпотезу катастроф*. Він використав дослідження геологів – англійця Ч. Лайєля та німця К. фон Гоффа, які в 20–30-ті роки XIX ст. показали, що тривалі проміжки відносно стабільного стану біосфери історично розділені різкими та короткочасними періодами змін. Ці зміни виникають унаслідок зсуву материкових платформ, горотворчих процесів, зниження чи підвищення рівня Світового океану, що супроводжується активізацією вулканічної діяльності і пов'язаним з нею збільшенням концентрації деяких газів в атмосфері (передусім оксидів Карбону, Нітрогену, Сульфуру), затопленням або, навпаки, осушенням значних територій тощо. Катастрофи призводили до повного знищення життя; такі ділянки згідно з поглядами Ж. Кюв'є або знову заселявались організмами з інших місць, або знову створювались актом Божественного творіння і не були ніяк пов'язані зі зниклими формами. Гіпотеза катастроф стала основою цілого напрямку поглядів, що мають спільну назву *неокатастрофізм*.



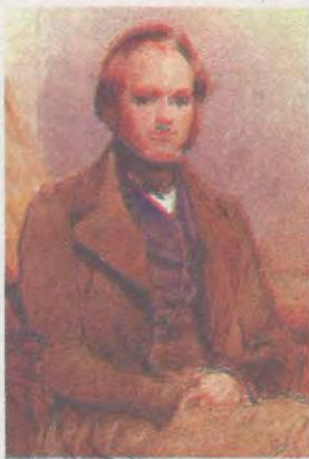
Мал. 34.5. Жорж Леопольд Кюв'є (1769–1832)



Мал. 34.6. Засновники науки біогеографії: 1 – Олександр Гумбольдт (1769–1859) – знаменитий німецький мандрівник, географ і натураліст. Засновник ботанічної географії; вперше дослідив природну зональність суходолу, пояснив рослинність в горах; вивчав тваринний і рослинний світ тодішньої Російської імперії, зокрема терени сучасної України; 2 – Петро-Симон Паллас (1741–1811) – видатний німецький і російський натураліст; організував експедиції в різні частини тодішньої Російської імперії, в тому числі і на теренах сучасної України. Вивчав тваринний і рослинний світ; основна праця – багатотомна «Флора Росії» (1784–1788). 1895 р. він переселився до Криму, вивчав його природу, заснував школи для виховання садівників і виноробів. 3. Голуба сорока – вид, описаний П.-С. Палласом у 1776 р. Цей птах має дуже дивний ареал – мешкає в Східній Азії (Китай, Корея, Монголія) та на Іберійському п-ві (Іспанія і Португалія)

У кінці XVIII – на початку XIX ст. розвинулась **біогеографія** – наука про закономірності розповсюдження на земній кулі видів живих істот і їхніх спільнот – **біогеографічних комплексів**. Вона виникла завдяки організації розвиненими країнами того часу експедицій в різні куточки земної кулі. Одними із засновників біогеографії були німецькі учені О. Гумбольдт та П.-С. Паллас (мал. 34.6).

Створення систем видів живих істот наштовхнуло різних учених на думку, що ступінь подібності певних груп одна до одної визначається їх-



Мал. 34.7. 1. Видатний англійський біолог Чарльз Дарвін (1809–1882).
2. Дарвінівські (галапагоські) в'юрки. Зверніть увагу: у різних видів форма дзьоба залежить від раціону живлення

Мал. 34.8. Юстус Лібіх (1803–1873) – німецький хімік, один із засновників органічної хімії та біохімії. В екології – автор закону мінімуму. Він встановив, що з усього комплексу екологічних факторів, що діють на живий організм конкретного виду, найбільший обмежувачий вплив має той фактор, інтенсивність дії якого найбільш віддалена від оптимальної. Крім того, Ю. Лібіх показав, що продуктивність рослин залежить від того мінерального елемента, вміст якого у ґрунті найменший



нім походженням від спільного предка. Було показано, що між різними континентами, островами тощо тим більше відмінності в їхньому населенні, чим надійніше вони ізольовані одне від одного. Це явище можна пояснити тим, що в умовах ізоляції види пристосовуються до умов довкілля незалежно від видів інших місцевостей. Наприклад, молодий Ч. Дарвін (мал. 34.7, 1) під час навколосвітнього плавання відкрив, що на кожному з островів архіпелагу Галапагос мешкає свій вид дрібних пташок – в'юрків. Ці види, однак, досить близькі між собою і видом, який мешкає в тій частині Південної Америки, біля берега якої розташовані острови архіпелагу. Це явище навело Ч. Дарвіна на думку, що материковий вид свого часу розселився на архіпелаг, де внаслідок пристосувань до певних умов від нього виникли характерні для кожного острова різні види (мал. 34.7, 2).

Відомий німецький учений Ю. Лібіх (мал. 34.8) сформулював поняття про обмін речовин у природі за участю живих істот. Він встановив, що для підтримання родючості ґрунту в нього слід постійно вносити таку кількість хімічних елементів, яка вилучається рослинами. Успіхи хімії показали, що органічні речовини можуть виникати з неорганічних, а також було встановлено, що до складу живих істот входять ті самі хімічні елементи, що формують тіла неживої природи. Так було доведено хімічну єдність живої і неживої природи. Було встановлено основні класи органічних сполук, які входять до складу живих організмів, закладено основи вивчення фотосинтезу та фізіологічних процесів тварин тощо.

У першій половині XIX ст. було накопичено багато нових даних про життєдіяльність і будову живих організмів, які потребували свого теоретичного пояснення. Це і зробив видатний англійський учений Ч. Дарвін.

Нові терміни та поняття. Еволюція, неокатастрофізм, біогеографія.



Зпитання для повторення: 1. Що таке еволюція? 2. Які фактори еволюції за Ж.-Б. Ламарком? 3. Які основні досягнення біологічних наук у першій половині XIX сторіччя вплинули на розвиток еволюційних ідей? 4. У чому суть гіпотези катастроф? 5. Яке значення палеонтології для розвитку еволюційних ідей? 6. Що вивчає біогеографія? 7. Як дані біогеографії вплинули на створення основ еволюційного вчення?

Проблемне завдання. Поміркуйте, чому одночасно існують організми, що перебувають на різних рівнях організації.

§ 35. ЧАРЛЬЗ ДАРВІН ТА ОСНОВНІ ПОЛОЖЕННЯ ЙОГО ЕВОЛЮЦІЙНОГО ВЧЕННЯ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфу, слід пригадати: що таке мутаційна, комбінативна та модифікаційна форми мінливості?

Який внесок Чарльза Дарвіна у розвиток біологічної науки?

Чарльз Дарвін – один з найвидатніших біологів світу. Його еволюційне вчення, відоме під назвою «дарвінізм», тривалий час було основою теоретичної біології і не лише сприяло велетенським змінам у галузі вивчення життя, а й вплинуло на інші природничі науки та філософське осмислення місця людини в живій природі.

Основні положення свого вчення Ч. Дарвін розробив ще в молоді роки під час навколосвітньої подорожі на кораблі «Бігль» (1831–1836) як натураліст, спостерігаючи живу природу. Упродовж більш ніж 20 наступних років він збирав факти, опрацьовував тогочасні досягнення в різних галузях біології та селекції і лише 1859 р. виклав результати досліджень у книзі «Походження видів шляхом природного добору, або Збереження обраних порід у боротьбі за життя». У працях «Зміни свійських тварин і культурних рослин під впливом одомашнення» (1868) та «Походження людини і статевий добір» (1871) учений додатково дослідив деякі проблеми еволюції, зокрема штучний добір як основу селекції, та спробував обґрунтувати походження людини і мавп від спільних предків.

Ч. Дарвін, крім розвитку еволюційного вчення, багато і плідно працював у різних галузях біології, насамперед зоології. Він запропонував гіпотезу утворення коралових атолів, яка не втратила значення і тепер, уперше дослідив роль дощових черв'яків у ґрунтоутворенні, пристосування орхідей до запилення комахами, зробив значний внесок у вивчення сучасних і викопних вусоногих раків.

Які основні положення еволюційної гіпотези Ч. Дарвіна?

Еволюція за Дарвіном полягає в безперервних пристосувальних (*адаптаційних*) змінах видів (мал. 35.1). Він вважав, що всі сучасні види є нащадками вимерлих предкових форм. Еволюція відбувається на ґрунті *спадкової мінливості* під дією *боротьби за існування*, наслідком якої є *природний добір*.

Спадкова (невизначена) мінливість – це зміни, які виникають у кожного організму індивідуально та передаються нащадкам. Як ви пам'ятаєте, існують два типи спадкової мінливості: мутаційна та комбінативна. Від неї Ч. Дарвін відрізняв *неспадкову (визначену)*, яка проявляється у всіх особин виду однаково під дією певного чинника і зазвичай зникає у



Мал. 35.1. Різні адаптивні типи задніх кінцівок птахів (визначте, до яких умов існування птахів найкраще пристосовані ці кінцівки)

нащадків, коли ця дія припиняється. Наприклад, коні на невеликих островах чи в горах через кілька поколінь дрібнішають. При утриманні таких тварин на низинних рівнинах через кілька поколінь вони знову досягають попередніх розмірів. Капуста за нестачі вологи не формує качан. Спадкові зміни бувають корисними, шкідливими або нейтральними. Оскільки незначена (спадкова) мінливість сама по собі не має пристосувального характеру (*неадаптаційна*), то необхідне існування якогось природного механізму, який визначає ступінь пристосування організмів до умов довкілля. Цей механізм Ч. Дарвін вбачав у боротьбі за існування та природному доборі.

Боротьба за існування за Ч. Дарвіном – це вся сукупність взаємозв'язків між особинами одного чи декількох видів, а також між особинами та різними абіотичними факторами довкілля. Ідею для пояснення причини цієї боротьби він запозичив у англійського соціолога Т. Мальтуса (1766–1834) – автора першої гіпотези про народонаселення. Т. Мальтус вважав, що темпи росту населення зростають у геометричній прогресії, в той час як засоби для існування – лише в арифметичній. Це призводить до перенаселення та зубожіння, і регуляторами чисельності людськості стають голодомори, епідемії, війни тощо. Ч. Дарвін уперше звернув увагу на те, що подібні процеси відбуваються і в живій природі: здатність організмів до розмноження і, як наслідок, різке збільшення чисельності суперечить постійності ресурсів біосфери, тому значна частина нащадків приречена на загибель.

За Ч. Дарвіном, існують три форми боротьби за існування: внутрішньовидова, міжвидова та з факторами неживої природи. Він вважав, що найгострішою є *внутрішньовидова боротьба* між особинами одного виду за їжу, місця розмноження, територію тощо. Як ви пам'ятаєте, це пов'язано з тим, що особинами одного виду притаманні ї подібні вимоги до середовища життя. Наприклад, проростки сосни, що густо сходять на невеликій площі, затіняють один одного, конкурують за розчини мінеральних речовин тощо, внаслідок цього лише близько 1 % з них досягає зрілого віку (мал. 35.2, 1).

Міжвидова боротьба проявляється у змаганні між особинами різних видів. Наприклад, хижаки обмежують чисельність жертв (мал. 35.2, 2), рослини різних видів змагаються за місцезростання і т. п. Чим ближчі екологічні ніші двох видів, тим гостріше проявляється конкуренція між ними.



Мал. 35.2. Форми боротьби за існування: 1 – внутрішньовидова боротьба за існування. Сосновий ліс – внаслідок внутрішньовидової конкуренції частина дерев гине; 2 – міжвидова боротьба за існування. Левиця наздоганяє свою жертву – антилопу; 3 – взаємодія із силами неживої природи: ураганний вітер на острові



Мал. 35.3. Прояви статевого добору: 1 – поєдинок самців жуків-оленів; 2 – шлюбний танок вінценосних журавлів; 3 – співає самець солов'я

Взаємодія із силами неживої природи часто призводить до загибелі значної частини особин: наприклад, сильні вітри здувають безліч крилатих комах із узбережжя на морські простори, де вони гинуть (мал. 35.2, 3).

Наслідком боротьби за існування є **природний добір**, який проявляється у переважаючому виживанні і розмноженні найбільш пристосованих до умов середовища життя організмів певного виду. Цей термін Ч. Дарвін увів аналогічно **штучному добору**, який застосовує людина для виведення нових порід тварин і сортів рослин, залишаючи нащадків найпродуктивніших особин під час селекції. Ч. Дарвін вважав, що саме природному добору притаманний творчий характер: з різноспрямованих спадкових змін залишаються лише ті, які відповідають умовам існування організмів певного виду. Накопичуючись і підсилюючись з покоління в покоління, ці зміни призводять до появи нових підвидів, видів, родів тощо.

Однією з форм природного добору Дарвін вважав **статевий добір** – явище суперництва особин однієї статі за парування з особинами іншої статі у багатьох тварин. Він проявляється в поєдинках (мал. 35.3, 1), шлюбних танцях (мал. 35.3, 2), «конкурсах» співу (співочі птахи) (мал. 35.3, 3) тощо. Переможці у цих змаганнях отримують можливість паруватися з особинами протилежної статі, переможені позбавляються можливості залишити нащадків. Унаслідок статевого добору розвинулась більшість проявів **статевого диморфізму**, завдяки чому особини різних статей зовнішньо розрізняються між собою.

Нові терміни та поняття.

Боротьба за існування, природний добір, статевий добір.



- Запитання для повторення:** 1. Чому присвячені основні праці Ч. Дарвіна? 2. Як відбувається еволюція згідно з поглядами Ч. Дарвіна? 3. Які форми боротьби за існування виділяв Ч. Дарвін? 4. Що таке природний добір? 5. Що таке статевий добір та які його наслідки?

Проблемне завдання. Поясніть з точки зору сучасної молекулярної біології виникнення спадкових змін незалежно від впливів навколишнього середовища.

§ 36. ПОДАЛЬШИЙ РОЗВИТОК ДАРВІНІЗМУ. АДАПТАЦІЯ ЯК РЕЗУЛЬТАТ ЕВОЛЮЦІЙНОГО ПРОЦЕСУ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: які основні етапи онтогенезу тварин вам відомі? Що таке гомеостаз, конвергенція?

Учення Ч. Дарвіна було значно доповнене і розширене працями його послідовників і остаточно сформоване на початку ХХ ст. як закінчена система поглядів. Вона має назву *класичний дарвінізм*.

Що таке філогенез?

Найбільшу роль у розвитку дарвінізму того часу зіграв знаменитий німецький учений Ернст Геккель (мал. 36.1) – засновник *філогенетичного* (від грец. *філон* – рід, пам'ять та *генезіс* – походження) напряму дослідження еволюційних процесів, пропагандист ідей Ч. Дарвіна та дослідник різноманіття живих істот. Він звернув увагу на те, що внаслідок добору протягом історичного розвитку певної систематичної групи ті організми, які зазнали змін у процесі еволюції, передають нащадкам свої властивості. Отже, *філогенез* – це історичний розвиток як усього живого разом, так і окремих груп (видів, родів, родин і т. д. до царств включно). Для встановлення філогенезу певної групи Е. Геккель запропонував метод потрійного паралелізму: зіставлення даних палеонтології, порівняльних анатомії та ембріології.

Вивчення решток викопних організмів та їх порівняння із сучасними видами, а також будови сучасних видів між собою дають змогу виявити відмінності між ними, а також встановити напрями історичних змін в організмів певної систематичної групи: як окремих рис будови, так і типу організації в цілому. Таким чином, викопні і сучасні форми зв'язуються в єдиний *філогенетичний ряд* – послідовність історичних змін організмів у цілому чи їх окремих органів у межах певної систематичної групи (наприклад, послідовність еволюційних змін черепа і кінцівок у предків коней, черепашок молюсків тощо). Філогенетичні ряди включають у себе перехідні форми – організми, які поєднують у собі ознаки споріднених систематичних одиниць: тих, які виникли раніше, та тих, що з'явилися пізніше в процесі історичного розвитку певної групи.

Мал. 36.1. 1. Ернст Геккель (1834–1919).
2. Скелети радіолярій – морських одноклітинних тварин (малюнок Е. Геккеля).
3. Найменші птахи у світі – південноамериканські колібри (малюнок Е. Геккеля)



Про що говорить біогенетичний закон?

Е. Геккель і Ф. Мюллер незалежно один від одного відкрили **філогенетичний закон**. Він показує зв'язки між **філогенезом та онтогенезом**: індивідуальний розвиток (**онтогенез**) всякого організму – це вкорочене і стиснуте повторення історичного розвитку (**філогенезу**) даного виду. На прикладі багатоклітинних тварин було показано, що наявність однакових початкових фаз ембріонального розвитку (яйце, бластула, гастрולה) вказує на спільне походження. Так, аналіз відповідних фаз ембріонів різних класів хребетних показує наявність у них стадій розвитку зябрових щілин, хорди. Це свідчить про походження наземних хребетних від рибоподібних предків.

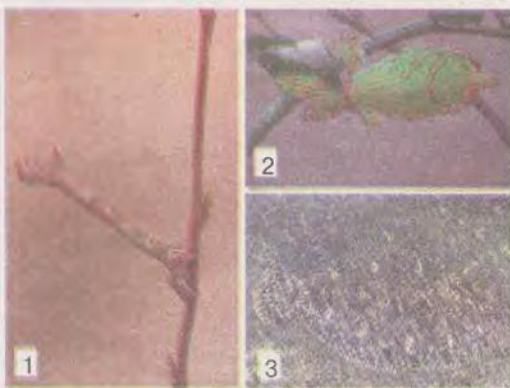
Наступні дослідження, зокрема українських учених О.А. Ковалевсько-го, І.І. Шмальгаузена та російського О.М. Северцова, показали, що онтогенез не є точним і однозначним відображенням філогенезу. Зокрема встановлено, що під час онтогенезу повторюється будова не дорослих стадій предкових форм, а їхніх зародків і личинок. Крім того, у зародків можуть з'являтися ознаки, які є адаптаціями до умов розвитку і яких не було у предкових форм (наприклад, плацента у зародків ссавців, яйцевий зуб пташенят, яким вони розрізають шкаралупу яйця).

Що таке природна класифікація організмів?

Для пояснення походження кількох видів-нащадків від спільних предків Ч. Дарвін увів поняття **дивергенція** (від лат. *divergo* – відхиляюся, відходжу) – явище розходження ознак у нащадків спільного предка як наслідок пристосувань особин предкового виду до різних умов довкілля (пригадайте приклад з галапагоськими в'юрками; мал. 34.7, 2). Е. Геккель дійшов висновку, що всі нащадки певного виду, які виникли шляхом дивергенції, мають єдине походження (тобто монофілетичні). **Монофілія** (від грец. *monos* – один і *філе* – рід, плем'я) – походження певної систематичної групи від одного спільного предка. На підставі цього Е. Геккель запропонував принципи побудови природної (філогенетичної) класифікації, яка базується на походженні від спільного предка, та розробив спосіб графічного зображення філогенезу у вигляді філогенетичних дерев, або дендрограм (від грец. *дендрон* – дерево). Він склав перші філогенетичні схеми розвитку живих організмів.

Які бувають типи адаптацій організмів до середовища життя?

Учені дослідили різноманітні адаптації організмів та пояснили їх з дарвінівських позицій. Це, зокрема, різні види **захисних забарвлень**, форми



тіла і поведінки у різних організмів, переважно тварин, які роблять їх носіїв менш помітними для ворогів. Тварини із захисними забарвленнями і формою тіла в разі небезпеки завмирають у певній позі (мал. 36.2). У помірних широтах завдяки сезон-

Мал. 36.2. Захисні забарвлення та форма тіла тварин: 1 – гусінь метелика-п'ядуна за небезпеки завмирає, що робить її схожою на сухий сучок; 2 – паличник, що нагадує листок; 3 – камбала здатна змінювати забарвлення тіла залежно від тла морського дна

Мал. 36.3. Явище демонстрації: 1 – колорадський жук має попереджувальне яскраве забарвлення, оскільки в його крові (гемолімфі) містяться отруйні речовини, завдяки чому його практично не їдять тварини; 2 – шершень – велика (до 3,5 см завдовжки) отруйна оса з попереджувальним забарвленням; при великій кількості укусів можливий летальний наслідок; 3 – погрозлива поза павука-тарантула; 4 – погрозлива поза кобри



ним линянням ссавці і птахи набувають темного літнього чи світлого зимового забарвлення, під загальне тло довкілля. Багато тварин здатні швидко змінювати забарвлення залежно від довкілля: восьминоги, камбали (мал. 36.2), хамелеони тощо.

При **демонстрації**, навпаки, забарвлення і поведінка тварин роблять їх помітними на тлі довкілля. Попереджувальне і погрозливе забарвлення та поведінка пов'язані з різними способами захисту тварин. Наприклад, отруйні тварини (мал. 36.3) своїм яскравим забарвленням немов попереджують потенційного ворога про небезпечність контактів з ними. Для цього ж слугують погрозливими пози різних комах, павуків, змій (мал. 36.3).

Приваблюючі забарвлення та поведінка забезпечують зустріч особин різних статей, збирання зграй для полювання тощо. Утім, навіть денному метелику-махаону яскраве забарвлення, якщо воно приваблює хижаків? Це пов'язано з тим, що тривалість життя цієї комахи становить усього близько трьох тижнів, за які цьому досить рідкісному виду потрібно знайти партнера для парування й залишити нащадків.

Мімікрія (від грец. *мімікос* – наслідувальний) – здатність до наслідування забарвлення чи форми добре захищених організмів погано захищеними. Вона ефективна лише при захисті від хижих тварин за умови, коли вид, що наслідує (*імітатор*), та вид, якого наслідують (*модель*), мешкають в одній місцевості, причому чисельність імітатора істотно нижча, ніж моделі (інакше умовний рефлекс на певний подразник, пов'язаний з неістівністю, у хижака не виробиться). Англійський ентомолог Г. Бейтс і німецький зоолог Ф. Мюллер відкрили дві форми мімікрії у тварин.

За **бейтсівської мімікрії** гірше захищений вид наслідує добре захищеного, наприклад деякі тропічні метелики-білани подібні до неістивних для птахів метеликів інших родин; наші істивні метелики несправжні пістряки нагадують отруйних для птахів справжніх пістряків тощо. Різні метелики, мухи, жуки наслідують отруйних ос та бджіл, неотруйні змії – отруйних тощо (мал. 36.4).

Суть **мюллерівської мімікрії** полягає в тому, що кілька захищених видів нагадують один од-



Мал. 36.4. Бейтсівська мімікрія: 1 – отруйна модель; 2 – неотруйний імітатор



Мал. 36.6. Мімікрія у рослин: квітка тропічної орхідеї, що за формою нагадує самку метелика

ваблення жертв – комах. Квітки деяких тропічних орхідей нагадують самок певних видів метеликів за формою, кольором і запахом. Самці приваблюються цими «самками» і запилюють їх при спробах парування (мал. 36.6).

Які успіхи порівняльної анатомії сприяли розвитку еволюційних поглядів?

Завдяки дослідженням у галузі порівняльної анатомії англійського вченого Т. Гекслі (мал. 36.7, 1), українського О. О. Ковалевського (мал. 36.7, 2) та інших були розроблені поняття про аналогії, гомології, рудименти та атавізми.

Гомології (від грец. *гомологія* – відповідність, згода) – це відповідність загального плану будови органів у представників різних видів, зумовлена їхнім спільним походженням (мал. 36.8). Часто під час адаптації до певних умов існування внаслідок дивергенції гомологічні органи значно від-

Мал. 36.5. Мюллерівська мімікрія. Усі ці метелики отруйні; види імітаторів рідкісні, моделей – звичайні; значення наслідування полягає в тому, щоб хижаки швидше навчилися не нападати на комах з певним малюнком на крилах

ного за забарвленням і формою, утворюючи «кільце»; їхні вороги, виробивши рефлекс відрази до одного з видів такого «кільця», не чіпають також і інших (мал. 36.5). Такі

«кільця» утворюють, наприклад, отруйні комахи, що мають попереджувальне червоне з чорними плямами (сонечка, клоп-солдатик та інші) або жовто-чорне (різні види ос, деякі павуки) забарвлення.

Мімікрія у рослин проявляється у виро-бленні окремих пристосувань, що нагадують моделі. Так, у деяких рослин квітки не мають нектарників, однак приваблюють запилювачів, нагадуючи квітки гарних нектароносіїв.

Комахоїдна рослина непентес із Південно-Східної Азії має ловильні листки, які нагадують квітки комахозапильних рослин, для при-

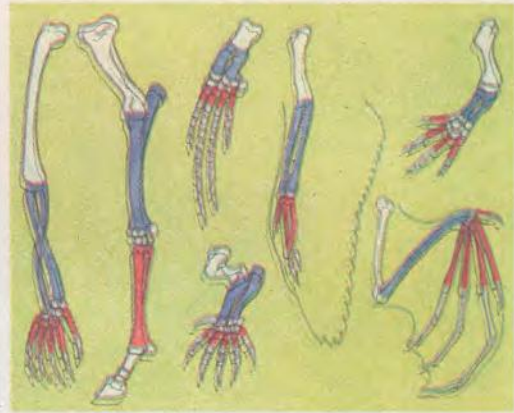


Мал. 36.7. Видатні фахівці XIX ст. у галузі порівняльної анатомії; 1 – Томас Генрі Гекслі (1825–1895) – англійський зоолог; захисник дарвінізму; 2 – Олександр Онуфрійович Ковалевський (1840–1901) – видатний зоолог; деякий час викладав у Київському університеті та очолював Севастопольську біологічну станцію. Вперше знайшов зародкові листки у безхребетних. Довів належність ланцетника до хордових тварин

різняються між собою, і їх спорідненість можна встановити лише на основі досліджень онтогенезу тощо. Приклад гомологічних органів тварин – це передні кінцівки (нога, крило, рука тощо) різних наземних чи вторинноводних (ласти) хребтних, які виникли від грудних плавців кистеперих риб. У рослин гомологічні корінь та його видозміни (коренеплід, бульбокорінь та інші) тощо.

Аналогії (від грец. *аналогія* – подібність) – це зовнішня подібність за будовою різних структур видів, які мають різне походження, однак виконують однакові функції (мал. 36.9). У тварин це, наприклад, крила птахів і комах; зябра риб і ракоподібних. Аналогічні органи рослин – колючки, які бувають стеблового (глід) чи листкового (барбарис, кактуси) походження; стеблові бульби (видозміна пагона) та бульбокорені (видозміна кореня) тощо. Аналогічні органи виникають унаслідок **конвергенції** – сходження ознак. Конвергенція проявляється в результаті пристосування до однакових умов існування в неспоріднених організмів.

Рудименти (від лат. *рудиментум* – зачаток, першооснова) – це недорозвинені чи спрощені органи або їхні частини (порівняно з подібними утвореннями предкових форм), які в процесі історичного розвитку виду втратили свої функції (мал. 36.10). Вони притаманні всім особинам певного



Мал. 36.8. Гомологічні органи (застосувавши знання, здобуті на уроках з біології у 8-му класі, та власний досвід, визначте, яким тваринам належать зображені кінцівки)



Мал. 36.9. Аналогічні органи (I–IV)



Мал. 36.10. Приклади рудиментів

виду, наприклад залишки тазового поясу китів; очі тварин, що мешкають в умовах слабкого освітлення (ґрунту – кріт, сумчастий кріт, сліпаки тощо, печер – протей, багато глибоководних тварин). Апендикс (червоподібний відросток сліпої кишки) та хвостові (куприкові) хребці – рудиментарні органи людини. У верблюжої колючки рудименти листків помітні у вигляді лусочок; у квіток злакових оцвітина також зменшена до лускоподібних утворів. Рудиментарні органи нормально закладаються під час ембріонального розвитку, однак згодом їх розвиток припиняється і вони залишаються у недорозвиненому стані. Ці органи або взагалі не виконують жодних функцій (наприклад, мигальна перетинка ока людини – залишок третьої повіки, розвиненої у земноводних, плазунів та птахів), або ж беруть на себе нові функції (так, дзижчальця – рудиментарна друга пара крил двокрилих комах – забезпечують рівновагу під час польоту).



Мал. 36.11. Приклад атавізму

Атавізми (від лат. *atavis* – предок) – прояв у окремих представників виду рис, притаманних їхнім предкам (мал. 36.11). Наприклад, у людини – це наявність хвоста, густого волосся на всьому тілі, розвиток додаткових пар молочних залоз. У безногих ящірок (веретільниця) інколи помітні недорозвинені кінцівки. Так само у китоподібних інколи спостерігають недорозвинену задню пару кінцівок.

Вивчення рудиментів та атавізмів дає змогу дослідити риси спорідненості між організмами. Наприклад, наявність рудиментів тазового поясу у китів та удавів свідчить про походження від предків з добре розвиненими кінцівками. А наявність мигальної перетинки чи рудиментів ребер на поперекових хребцях у ссавців дає змогу припустити їхні родинні зв'язки з певними групами викопних плазунів.

З чим пов'язана криза дарвінізму в другій половині XIX – на початку XX сторіччя?

Ще за життя Ч. Дарвіна його еволюційні погляди були різко розкритиковані різними вченими. Насамперед залишалась невідомою природа *спад-*

Мал. 36.12. Герберт Спенсер (1820–1903) – англійський філософ і соціолог; вважав, що поступовий еволюційний процес адаптацій до довкілля притаманний не тільки живій матерії, а й людському суспільству та Всесвіту в цілому. В двотомній книзі «Принципи біології» (1864 та 1867 рр.) пропонував ідеї дарвінізму; автор терміну «виживання найбільш пристосованих»



кової мінливості. Вважали, що риси гібридів мають проміжний характер між батьківськими і материнськими ознаками (наприклад, гібрид коня й ослиці – мул має риси обох батьків тощо). Виходячи з цього, англійський натураліст Ф. Дженкін дійшов висновку, що прояв будь-якої виниклої корисної ознаки буде зменшуватись, доки через ряд поколінь безслідно зникне. Отже, як він вважав, природний добір неможливий. Ч. Дарвін не зміг спростувати цього твердження і назвав його «жахом Дженкіна».

Сучасник Дарвіна, відомий англійський філософ Г. Спенсер (мал. 36.12) стверджував, що неспрямовані спадкові зміни певних частин організму ведуть до порушення його гомеостазу, тобто до загибелі. Крім того, він вважав, що саме поняття «добір» є не що інше, як цілеспрямований вольовий акт, який здійснює розумна істота, наприклад штучний добір під час селекції. Тому саме поняття природного добору неправильне, бо в природі не існує свідомої добираючої сили.

Повторне відкриття на початку ХХ сторіччя законів Г. Менделя і формування понять «ген» та «мутація» привели дослідників до висновку, що добір, подібно до сита, відокремлює життєздатні фенотипи від нежиттєздатних і, фактично, його можна замінити словом *елімінація*.

Елімінація (від лат. *еліміно* – видаляю) – загибель особини до моменту настання здатності до розмноження.

Елементарною одиницею еволюції класичний дарвінізм вважав особину, яка під дією добору в процесі боротьби за існування може залишити або не залишити плідних нащадків. Згодом це положення було переглянуто й елементарною одиницею еволюції стали вважати популяцію.

Нові терміни та поняття. Дивергенція, мімікрія, гомологічні та аналогічні органи, рудименти, атавізми, елімінація.

Запитання для повторення: 1. У чому суть класичного дарвінізму? 2. Який внесок Е. Геккеля у розвиток дарвінізму? 3. Яка роль захисного забарвлення та форми тіла? 4. У чому біологічна суть попереджувального і погрозового забарвлення і поведінки? 5. Що таке мімікрія? Які різновиди мімікрії вам відомі? 6. Які органи називають гомологічними та аналогічними? 7. Що таке рудименти та атавізми?

Проблемне завдання. Поміркуйте, як можна пояснити явище атавізму з позицій сучасної генетики.

§ 37. ОСНОВНІ ПОЛОЖЕННЯ СИНТЕТИЧНОЇ ГІПОТЕЗИ ЕВОЛЮЦІЇ



Аби краще засвоїти матеріал цього параграфу, слід пригадати: які закономірності спадкової мінливості відкрив Г. Мендель? Що зумовило кризу дарвінізму на початку ХХ століття? Що таке норма реакції? Що таке генофонд, фенотип і фени? Що таке підвид?

Невирішені проблеми загальної біології початку ХХ сторіччя дали поштовх для створення низки гіпотез, серед яких для подальшого розвитку еволюційних поглядів першорядне значення мали синтетична гіпотеза еволюції та гіпотеза неокатастрофізму.

У чому суть синтетичної гіпотези еволюції?

Синтетична гіпотеза еволюції – це комплекс понять про еволюційний процес, що склалися в 20–50-х роках ХХ сторіччя. Серед її творців були видатні вчені з різних країн світу (мал. 37.1). Її було розроблено як наслідок поєднання уявлень про мутації як єдине джерело спадкової мінливості, популяцію як елементарну одиницю еволюції та дарвінівських уявлень про боротьбу за існування та природний добір. Основні положення цієї гіпотези такі:

1. Єдиним джерелом спадкової мінливості є мутації.
2. Усі еволюційні перетворення відбуваються в популяціях – елементарних одиницях еволюції.



Мал. 37.1. Видатні вчені, які зробили вагомий внесок у розвиток синтетичної гіпотези еволюції: 1 – Сергій Сергійович Четвериков (1880–1959). Російський учений, засновник генетики популяцій. Розробив учення про популяцію як елементарну одиницю еволюції. Ввів термін «хвилі життя»; 2 – Феодосій Григорович Добржанський (1900–1981). Американський генетик. Закінчив Київський національний університет імені Тараса Шевченка і певний час працював у ньому. Зробив кілька відкриттів у галузі вивчення мутацій і мутагенезу. Досліджував основні особливості мікроеволюційних процесів. Засновник фенетики (від грец. *файно* – являю, знаходжу) – науки про прояв і розподіл фенів, тобто різних станів певної ознаки в популяції; 3 – Олексій Миколайович Северцов (1866–1936) – російський зоолог; з 1902 по 1911 р. працював професором у Київському університеті Св. Володимира (нині – імені Тараса Шевченка). Автор концепції про біологічний прогрес і шляхи його досягнення (ароморфози, ідіоадаптації, дегенерації). Розробив основи сучасної порівняльної анатомії хребетних тварин; 4 – Іван Іванович Шмальгаузен (1884–1963). Видатний український учений, спеціаліст у галузі еволюційної морфології та порівняльної анатомії та ембріології хордових тварин. Закінчив у 1907 р. Київський університет Св. Володимира (нині – імені Тараса Шевченка), згодом працював у ньому професором. У 1930–1941 рр. очолював Інститут зоології НАН України, який носить його ім'я

3. Елементарними факторами еволюції є боротьба за існування, хвилі життя, ізоляція, дрейф генів.

4. Існують три види еволюційного процесу: мікроеволюція, видоутворення та макроеволюція.

5. Рушійною силою еволюції є природний добір, який діє на сукупність фенотипів популяції. Природний добір буває стабілізуючим, рушійним і розриваючим (дизруптивним).

6. Будь-яка систематична група організмів може або процвітати (перебувати у стані біологічного прогресу), або вимирати (перебувати у стані біологічного регресу). Біологічний прогрес досягається за рахунок змін у будові: ароморфозів, ідіоадаптацій чи загальної дегенерації.

7. Процес еволюції необоротний, тобто при поверненні умов довкільля до попереднього стану адаптації кожного разу розвиваються заново, а не відтворюються попередні.

Чому популяцію вважають елементарною одиницею еволюції?

Синтетична гіпотеза еволюції розглядає популяцію як елементарну одиницю еволюції, бо в ній відбуваються всі основні еволюційні процеси: спадкова мінливість, боротьба за існування, природний добір, хвилі життя (популяційні хвилі), ізоляція, дрейф генів. Окремі особини, які складають популяцію, не мають власної еволюційної долі, бо всі еволюційні події здійснюються під час зміни поколінь.

Елементарними факторами еволюції, на думку творців синтетичної гіпотези, є хвилі життя, дрейф генів та ізоляція.

Пригадайте, *хвилі життя (популяційні хвилі)* – це коливання чисельності особин популяції, характерні для всіх видів. Вони можуть залежати від циклу розвитку виду і бути зумовлені генетично, наприклад сезонні коливання чисельності однорічних рослин, комах тощо, або викликані змінами інтенсивності екологічних факторів (умови зимівлі, прес хижаків, паразитів, наявність їжі тощо), мати періодичний чи неперіодичний характер (мал. 37.2).

Еволюційне значення хвиль життя полягає в тому, що при зменшенні або збільшенні чисельності особин частка тих чи інших алелів у генофонді популяції може змінюватись незалежно від ступеня пристосованості організмів. Наприклад, під час суворої зими вимерзають організми верхніх шарів ґрунту і залишаються лише ті з них, що випадково потрапили в місця, де замерзання менш інтенсивне (наприклад, у затишку, де вітер не здуває сніг, тощо). Таким чином, хвилі життя є одним з чинників, здатних спричинити зміни генофонду популяцій.

Мал. 37.2. Хвилі життя можна простежити на прикладі перелітної сарани. У разі масового розмноження сарана збирається у велетенські зграї і перелітає з місця на місце, виїдаючи всю зелену рослинність на своєму шляху. Стимулом до гуртування слугує висока густина популяції. Якщо густина популяції невелика, то сарана веде поодинокий спосіб життя



Дрейф генів – випадкова та неспрямована зміна частот зустрічальностей певних алелів та їхніх поєднань у генофондах популяцій, яка не має пристосувального характеру. Найчіткіше це явище виявляється у нечисленних популяціях завдяки обмеженню вільного схрещування. І навпаки, чим вища чисельність популяції, тим менш значна роль дрейфу генів у зміні частот зустрічальності алелей та їхніх поєднань.

Розробив учення про дрейф генів як елементарний фактор еволюції американський генетик Сьюел Райт (1889–1982). Він виконав такі дослідження. У пробірці з поживним середовищем С. Райт помістив по два самці та дві самки дрозофіли, гетерозиготні за певним геном (запишемо їхній генотип як Aa , при цьому нормальний алель – дикий тип – позначимо як A , а мутантний – як a). Отже, у цих штучних мікропопуляціях частоти зустрічальностей обох алелів дорівнювали 50%. Через деякий час, за який змінилося декілька поколінь дрозофіл, виявили, що в деяких мікропопуляціях усі особини стали гомозиготними за рецесивним алелем a , в інших – за домінантним алелем A , а в інших збереглися обидва алелі, але співвідношення частот їхніх зустрічальностей відрізнялося від подібних показників на початку експерименту. Цей дослід показав, що в нечисленних популяціях частоти зустрічальностей алелів та їхніх поєднань можуть різко і неспрямовано змінюватись. При цьому може зберігатись мутантний алель, незважаючи на те, що він знижує пристосованість особин.

Однією з причин дрейфу генів є популяційні хвилі. Найчіткіше це виражене в організмів із швидкою зміною поколінь (наприклад, комах, кліщів, однолітніх рослин). При цьому густина популяції зменшується через загибель частини особин з випадкових причин, незалежно від ступеня їхньої пристосованості до умов довкілля, що значно змінює частоти зустрічальностей різних алелів та їхніх поєднань.

Отже, дрейф генів може мати такі наслідки. *По-перше*, в популяціях, особливо нечисленних, може зростати частота зустрічальностей гомозигот. Це зумовлено підвищенням ймовірності спорідненого схрещування, наслідком якого є зростання частки гомозигот. *По-друге*, у популяції тривалий час може зберігатись мутантний алель, який знижує пристосованість особин. *По-третє*, завдяки популяційним хвилям може швидко збільшуватись частота зустрічальностей одних алелів, тоді як інші взагалі можуть бути втрачені. Отже, унаслідок дрейфу генів популяції, які спочатку мали подібну генетичну структуру, можуть з часом усе більше за нею розрізнятись, незалежно від змін умов існування. Про інтенсивність дрейфу генів судять, виходячи із зростання частки гомозигот.

Дрейф генів як фактор еволюції має особливе значення при заселенні нових територій, наприклад островів. Зазвичай на них потрапляє невелике число особин одного виду з різними генотипами, і тому генофонд такої популяції з покоління до покоління все більше відрізнятиметься від генофондів вихідних популяцій. Під час дрейфу генів певні поєднання алелів виявляються корисними та зберігаються у нащадків; тому зміни генофондів мають пристосувальний характер.

Ізоляція – умови, за яких схрещування між особинами одного виду стає неможливим. Розрізняють кілька форм ізоляції. За *географічної ізоляції* різні популяції роз'єднані непрохідним для них географічним

Мал. 37.3. Приклади екологічної ізоляції: 1–5 – місця нересту різних стад севанської форелі

бар'єром. Наприклад, якщо річка чи гірський хребет виникають на території між двома популяціями рівнинного виду, нездатного плавати чи літати, коли один лісовий масив поділяється на два степом тощо.

Екологічна ізоляція відбувається, якщо всередині популяції виникають певні форми (раси), кожна з яких має відмінні вимоги до умов середовища життя. Часто виникають внутрішньовидові групи тварин, які відрізняються характером їжі. Наприклад, одні раси жука горохової зернівки живляться насінням гороху, інші – квасолі тощо. В період розмноження ці раси між собою не контактують завдяки різним місцезростанням кормових рослин.

Ізоляція може виникнути через різні строки розмноження особин одного виду в різних умовах. Наприклад, різні рослини лучних трав певного виду цвітуть залежно від часу весняної повені: особини, що довше перебували під водою, цвітуть пізніше від тих, які взагалі не були затоплені чи перебували під водою короткий час.

Ізоляція часто залежить від особливостей поведінки. Наприклад, в озері Севан (Вірменія) мешкає кілька стад форелі, які живляться разом, однак кожне стадо на нерест прямує в особливе місце (мал. 37.3).

Певні форми ізоляції можуть діяти незалежно одна від одної і водночас у різних популяціях одного виду. Еволюційне значення ізоляції полягає в тому, що за відсутності обміну алелями між популяціями певного виду в генфонді кожної з них виникають різні мутації та змінюються частоти зустрічальностей алелів, за рахунок чого популяції пристосовуються до умов довкілля незалежно одна від одної. Отже, ізоляція – це необхідна умова розходження ознак всередині одного виду.

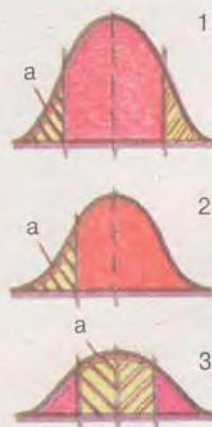


Які відомі форми дії природного добору?

Залежно від спрямування адаптаційних змін організмів природний добір буває стабілізуючим, рушійним і розриваючим (дизруптивним) (мал. 37.4).

Стабілізуючий добір проявляє себе в постійних умовах довкілля. Він підтримує сталість певного фенотипу, найбільш відповідного навколишньому середовищу. Натомість відкидаються будь-які зміни, як менш адаптаційні, тим самим звужуючи *норму реакції* (тобто межі модифікаційної мінливості). Наприклад, два сучасні види кистеперих риб – латимерії (мал. 37.5) – дожили до наших днів, оскільки мешкають на значних глибинах, де умови існування досить постійні.

Рушійний, або спрямований, добір відбувається в разі змін у навколишньому середовищі або під час пристосувань до нових умов при розширенні ареалу. Він сприяє змінам мінливості в певному напрямі, зсуваючи



Мал. 37.4. Форми природного добору: 1 – стабілізуючий; 2 – рушійний; 3 – розриваючий (а – загибель особин)



Мал. 37.5. Два сучасні види латимерій



Мал. 37.6. Дія розриваючого (дизруптивного) добору: різні форми забарвлення сонечка двокрапкового; форми з червоними надкрилами (1) краще пристосовані до дії підвищених температур, а з чорними (2) – до дії низьких

чок, жук-гноювик, сумчасті та плацентарні кроти тощо).

Розриваючий, або дизруптивний, добір (від лат. *дизруптус* – розірваний) спрямовує мінливість у двох, рідше кількох, різних напрямках, однак не сприяє середнім (проміжним) станам ознак (мал. 37.6). Наприклад, у популяціях комах океанічних островів, де постійно дме сильний вітер, унаслідок дизруптивного добору є особини без крил або з дуже добре розвинутими крилами, які здатні протистояти здуванню, а комахи із середнім ступенем розвитку крил зникли. Отже, цей добір спричиняє виникнення кількох фенотипних форм у популяції (**поліморфізму**), що сприяє її пристосуванню до нестабільних умов довкілля.

Що таке мікроеволюція? Яке її значення для еволюції організмів?



Мікроеволюція – сукупність еволюційних процесів, які відбуваються в популяціях одного виду.

Згідно із синтетичною гіпотезою еволюції, єдиним джерелом спадкової мінливості є мутації. Природний добір спрямовує різні елементарні спадкові зміни фенотипів (фени), що виникли внаслідок мутацій, на шлях створення адаптацій – пристосувань організмів до умов навколишнього середовища (мал. 37.7). У цьому полягає творча роль природного добору. Саме тому його часто називають рушійною силою еволюції.

Спостереження в природних умовах підтвердили адаптаційну реакцію популяцій на зміни умов довкілля. Так, у середині XIX сторіччя в Англії переважали особини метелика березового п'ядуна, що мали світле захисне забарвлення відповідно до тла стовбурів, на яких вони сидять. У промислових районах унаслідок задимлення стовбури беріз стали сірими, і за кілька десятків років у популяціях п'ядуна почала переважати форма з темними крилами (мал. 37.8). Завдяки ефективним заходам щодо зменшення промислових викидів в атмосферу берези в Англії знову посвітлішали, і в популяціях метелика тепер переважають світлокрилі особини.



Мал. 37.7. Внутрішньовидова мінливість черепашок суходільного кубинського слимака поліміти



Мал. 37.8. Темна та світла форми метелика березового п'ядуна на чистому (1) і задимленому (2) стовбурах беріз

Це свідчить про те, що з часом генофонд популяції змінився; в ньому знову поширився алель, який визначає світле забарвлення.

Які проблеми не змогла вирішити синтетична гіпотеза еволюції?

Синтетична гіпотеза не змогла пояснити, що собою становлять популяції прокариотів та тих еукаріотів, яким не властива комбінативна мінливість, бо статевий процес або відсутній (наприклад, амеби, хлорела тощо), або відбувається самозапліднення (багато видів квіткових рослин) чи партеногенез. Тому механізми еволюції таких організмів до останнього часу практично не розглядали.

Отже, на характер еволюційних змін у популяціях впливають хвилі життя, дрейф генів та ізоляція, здатні змінювати генофонди популяцій. Якщо всі популяції обмінюються генетичною інформацією шляхом парубань особин з різних популяцій, то їхні генофонди будуть більш-менш подібні. А сам вид еволюціонуватиме як одне ціле. Якщо окремі популяції або їхні групи протягом багатьох поколінь відрізняються одна від одної за деталями будови, трофіч-



Мал. 37.9. Декілька підвидів тигра: 1 – балійський тигр. Цей підвид тигра мешкав на о-ві Балі (Індонезія). Останню самку застрелено у 1937 р.; 2 – яванський тигр. Мешкав на густонаселеному індонезійському о-ві Ява до початку 90-х років ХХ століття; кілька десятків особин збережено в зоопарках; 3 – каспійський (туранський) тигр. Мешкав виключно в прируслених лісах (тугях). Останніх особин винищено наприкінці 50-х років ХХ століття. У зоопарках цей підвид відсутній

ними зв'язками, особливостями міграцій, термінами розмноження тощо, то їх часто згруповують у підвиди. Ми вже згадували, що існування підвидів – свідчення екологічної пластичності виду, тобто його здатності пристосовуватись до різноманітних умов довкілля (мал. 37.9).

Нові терміни та поняття. Синтетична гіпотеза еволюції, дрейф генів, ізоляція, мікроеволюція.



Запитання для повторення: 1. Які основні положення синтетичної гіпотези еволюції? 2. Чому популяцію вважають елементарною одиницею еволюції? 3. Що таке хвилі життя та дрейф генів? Яке їхнє значення в еволюції видів? 4. Що таке ізоляція та які її види? 5. Чому наявність підвидів вважають свідченням екологічної пластичності видів?

Проблемне завдання. Поміркуйте, чому наявність популяцій є необхідною умовою дивергенції виду.

§ 38. ВИД І ЙОГО КРИТЕРІЙ. ВИДОУТВОРЕННЯ



Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: який внесок Карла Ліннея в розвиток біології? Що таке мікроеволюція, ареал, філогенетичний ряд, підвиди? Що таке поліморфізм? У чому полягає метод гібридизації ДНК? Які існують типи ізоляції?

Як змінювались уявлення про вид?

Міграції особин одного виду між різними його популяціями в різних біогеоценозах змінюють частоти зустрічальностей варіантів ознак і генофонди популяцій. Це позначається на густоті популяцій і зумовлює ввімкнення різних регуляторних механізмів біоценозів для її збалансування, тобто веде до низки мікроеволюційних процесів. Отже, популяції одного виду неначе сполучають окремі біогеоценози в одне ціле. Крім того, за рахунок міграцій здійснюються горизонтальні потоки біомаси та енергії між біоценозами на відміну від вертикальних, які відбуваються по ланцюгах живлення всередині них.

Класичне визначення виду К. Ліннея трактує його як сукупність подібних за будовою особин, що схрещуються між собою та дають плодючих нащадків. К. Лінней та його послідовники вважали, що *види реально існують у природі і не змінюються із часом.*

Ж.-Б. Ламарк відповідно до своєї еволюційної гіпотези був переконаний, що *реально існують не види, а лише групи особин*, подібність яких між собою визначається тим, що вони мешкають в однакових умовах. Зміна цих умов приводить до змін у будові особин, тобто до виникнення нових їхніх груп, які людина і називає видами.

На думку Ч. Дарвіна і його послідовників, *види реально існують у вигляді сукупності особин, досить подібних за будовою.* Кожен вид більшменш чітко відокремлений від інших і має певні властивості та ареал у даний момент часу. Види змінюються у процесі еволюції: будь-який вид має ланцюжок предкових форм. У деяких випадках такі предкові форми

Мал. 38.1. 1. В.О. Ковалевський (1842–1883) – російський зоолог. Вивчав еволюцію непарнокопитних; описав декілька філогенетичних рядів цих тварин. 2. Філогенетичний ряд предків сучасних коней; праворуч показано скелети передньої кінцівки та кутні зуби

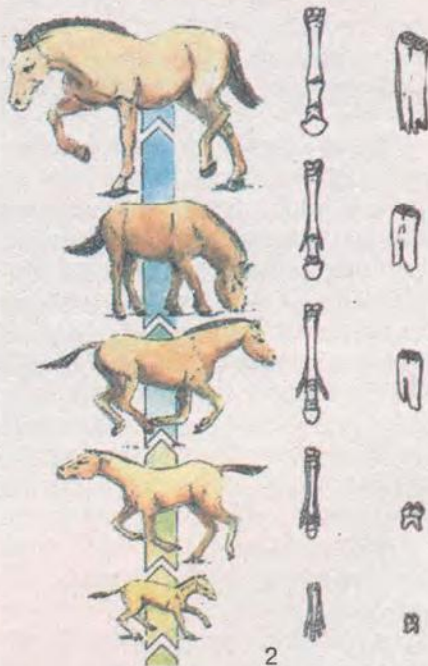


1

було встановлено (створено філогенетичні ряди). Наприклад, встановлено філогенетичний ряд предків сучасних коней завдяки дослідженням, що тривали майже сторіччя і були започатковані видатним зоологом В.О. Ковалевським (мал. 38.1, 1). Цей ряд показує, як саме змінювались розміри тіла, будова черепа та формувалось копито коней (мал. 38.1, 2).

Відповідно до положень синтетичної гіпотези еволюції американський учений Е. Майр (мал. 38.2) та інші дослідники розробили біологічну концепцію виду. Вона ґрунтується на уявленні про популяцію як одиницю еволюції та понятті про *репродуктивну ізоляцію* – явище, коли різні види розмежовані внаслідок нездатності до гібридизації між собою.

Визначення виду, яке впливає з біологічної концепції, таке: *вид – це сукупність популяцій особин, що подібні між собою за будовою, функціями, положенням у біогеоценозах (екологічна ніша), населяють певну частину біосфери (ареал), вільно схрещуються між собою (якщо їм притаманне перехресне запліднення), дають плодючих нащадків і не гібридизуються з іншими видами в природних умовах. У певних видів популяції групуються в підвиди.*



2

Які існують сучасні критерії виду?

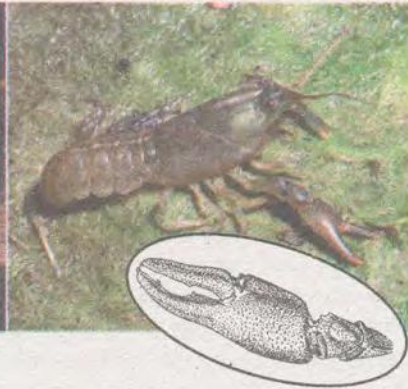
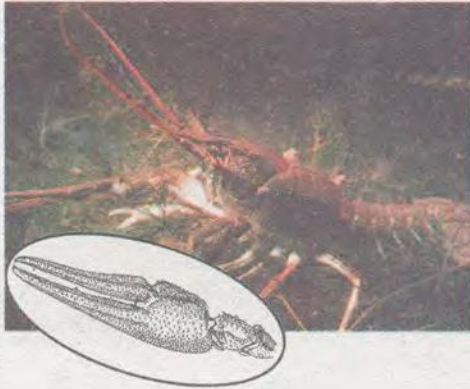
Унаслідок існування дуже близьких морфологічно та екологічно видів-близнюків, а також явища поліморфізму встановлюють видову самостійність певної групи особин за різними критеріями виду.

Мал. 38.2. Ернст Майр (1904–2005) – американський зоолог. Розвивав біологічну концепцію виду; запропонував сучасну класифікацію способів видоутворення. Висловив думку про еволюцію як процес пристосування живого одразу до всієї сукупності екологічних факторів, яка лягла в основу гіпотези еволюційного компромісу





1



2

Мал. 38.3. Діагностичні ознаки двох видів річкових раків: довгопалого (1) та широкопалого (2)

Морфологічний критерій базується на подібності в будові особин одного виду. Він включає в себе різні морфологічні ознаки – від будови хромосом до особливостей будови органів та їхніх систем. Морфологічні ознаки, унікальні для певного виду (або таксона вищої категорії: роду, родини тощо), називають *діагностичними*. Наприклад, два види річкових раків – широкопалий та довгопалий – різняться за будовою клешень першої пари ходильних ніг (мал. 38.3).

Ми вже згадували про види-двійники – види, які важко, інколи – майже неможливо, розрізнити за особливостями будови. Часто їх можна розпізнати лише за особливостями хромосомного набору ядра – каріотипом, який характеризується певним числом хромосом та особливостями їхньої будови. Види-двійники відомі серед багатьох груп комах, безхвостих земноводних, землерійок, мишоподібних гризунів тощо).

Фізіологічний критерій враховує подібність та відмінності в процесах життєдіяльності організмів одного чи різних видів. Сюди належать, наприклад, здатність до парування та утворення плодючих нащадків або репродукційна ізоляція: нездатність до парування між собою особин протилежної статі різних видів. Часто, якщо парування між особинами різних видів і можливе, то зародок або не розвивається, або гібридні нащадки безплідні.

Генетичний критерій базується на тому, що особини одного виду мають подібний геном, особини навіть близьких видів – відмінний. Але чим ближчі філогенетично види, тим більше в них спільних генів. Зокрема, для визначення спорідненості видів використовують дані дослідження рРНК малої субодиниці рибосом, а також послідовності ДНК, що кодують певні поширені білки. Для з'ясування спорідненості організмів використовують і метод гібридизації ДНК.

Біохімічний критерій – це особливості будови і складу макромолекул та перебігу певних біохімічних реакцій, характерних для особин певного виду. Наприклад, близькі види, які мають різний набір генів, відрізняються і за білковим складом.

Географічний критерій полягає в тому, що популяції одного виду займають певну частину біосфери (ареал), яка зазвичай відрізняється від ареалів близьких видів.

Екологічний критерій пов'язаний з тим, що внаслідок взаємодії популяції певного виду з комплексом усіх екологічних факторів середовища життя формується власна екологічна ніша. Вона визначає трофічне й просторове положення популяції виду в екосистемі. Поняття екологічної ніші включає в себе і всі попередні критерії виду. Наприклад, деякі морфологічно близькі види паразитичних червів (людська та свиняча аскарида тощо) розрізняють за видами хазяїв. Такий критерій, як екологічна ніша дає змогу встановити видову самостійність сукупностей будь-яких популяцій, незалежно від способів розмноження.

При вивченні видів тварин використовують ще й **етологічний критерій**, який базується на вивченні особливостей їхньої поведінки: шлюбної, соціальної, будівельних, мисливських інстинктів, міграцій тощо.

Останнім часом досить широко використовують **цитологічний критерій**, пов'язаний з вивченням будови клітини. Особлива увага приділяється таким органелам, як хлоропласти та мітохондрії (поясніть чому, застосувавши знання, одержані на уроках біології у 10-му класі).

Які виділяють типи видоутворення?

Видоутворення – еволюційний процес виникнення нових видів. На відміну від мікроеволюції, видоутворення необоротне. Наприклад, якщо поновлюється інтенсивний обмін генами між популяціями різних підвидів, відмінності їхніх генофондів можуть поступово зменшуватись. Види до цього неспроможні тому, що кожен з них унаслідок мутацій накопичив багато алелів, відсутніх в інших, що спричинює репродуктивну ізоляцію і формування власної екологічної ніші.

Видоутворення найчастіше відбувається шляхом дивергенції, коли від вихідної форми виникають два або більше нових видів. Здебільшого воно є наслідком ізоляції. Відповідно до її типів розрізняють географічне та екологічне видоутворення.

Географічне видоутворення відбувається внаслідок географічної ізоляції (мал. 38.4, 1). Прикладів географічного видоутворення існує дуже багато. Це і класичні спостереження Ч. Дарвіна над різноманіттям в'юрків на архіпелазі Галапагос, і величезний матеріал, накопичений про різні групи живих організмів палеонтологами, зоологами, ботаніками та ін. Для пояснення фактів географічного видоутворення необхідно



Мал. 38.4. 1. Схема географічного видоутворення: а – єдиний ареал виду; б–в – виникнення ізоляції внаслідок розриву ареалу. 2. Два близькі види бобрів: а – європейський бобер; б – американський (канадський) бобер



Мал. 38.5. Види синиць, які утворилися шляхом екологічного видоутворення: 1 – синиця велика; 2 – московка; 3 – синиця голуба; 4 – синиця чубата; 5 – гаїчка

знати дані палеогеографії (науки про будову земної поверхні минулих епох) та геології (науки про будову Землі). Наприклад, у Північній Америці мешкають види бобрів і норок, близькі до євразійських. За геологічними даними, кілька сотень тисяч років тому Азія та Північна Америка були з'єднані суходільним містком, і на їхньому спільному терені мешкали ті самі види бобрів і норок. Після утворення Берингової протоки внаслідок географічної ізоляції євразійські та американські популяції цих тварин перетворилися на окремі види (мал. 38.4, 2).

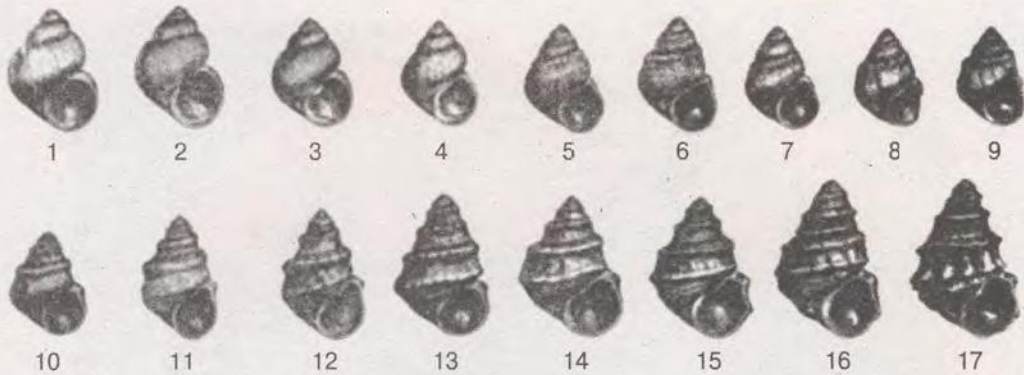
Екологічне видоутворення відбувається внаслідок появи різних форм екологічної ізоляції. Наприклад, кілька видів синиць мешкають в одних і тих самих екосистемах і навіть утворюють змішані зграйки (мал. 38.5). Кожен вид відрізняється способом живлення (одні збирають корм на землі, інші – на стовбурах дерев або у верхівітті тощо), складом їжі (тваринна чи рослинна або живлення змішане), місцями гніздівель, шлюбною поведінкою тощо.

Інші способи видоутворення. Досить часто у рослин і рідше в тварин (наприклад, у жаб) видоутворення відбувається внаслідок появи поліплоїдних форм. За умови несхрещуваності з вихідними формами такий новий вид може існувати поряд з ними.

Іноколи новий вид виникає внаслідок схрещування між особинами близьких батьківських видів, коли гібридні нащадки, у свою чергу, здатні до парування між собою та утворення плідних нових поколінь. Якщо гібридні популяції виявляються стабільними та входять до складу екосистем, займаючи специфічні екологічні ніші, то їх вважають за окремі види, незважаючи на гібридне походження. Наприклад, перцева м'ята (мал. 38.6, 1) – культурна рослина, яка досить часто дичавіє, є гібридом колосоподібної (мал. 38.6, 2) та водяної (мал. 38.6, 3) м'ята; істівна жаба – наслідок схрещування трав'яної та ставкової жаб тощо.



Мал. 38.6. 1. Перцева м'ята. 2. Колосоподібна м'ята. 3. Водяна м'ята



Мал. 38.7. Послідовний ряд видів молюсків-палудин від сучасного (1) до найдавнішого викопного (17)

У деяких видів з вузьким ареалом, який не змінювався протягом тривалого часу, відомо послідовний ряд видів, що змінюють один одного в різні геологічні епохи, наприклад черевоногих молюсків озер Словенії, великих озер Африки та Північної Америки (мал. 38.7). Кожен із сучасних видів цих молюсків має довгий ряд власних видів-попередників.

Нові терміни та поняття.

Філогенетичний ряд, біологічна концепція виду, репродуктивна ізоляція, видоутворення географічне та екологічне.

- Запитання для повторення:** 1. У чому полягає біологічна концепція виду? 2. Яке значення має репродуктивна ізоляція для видоутворення? 3. Які існують критерії виду? 4. Чому екологічний критерій найважливіший для встановлення видової самостійності? 5. Які відмінності між географічним та екологічним видоутворенням? 6. Яка роль гібридизації у видоутворенні? 7. Чи може видоутворення відбуватись без дивергенції? Відповідь аргументуйте.

Проблемне завдання. Поміркуйте, які відмінності є між колишнім та сучасним біологічними поняттями про вид.

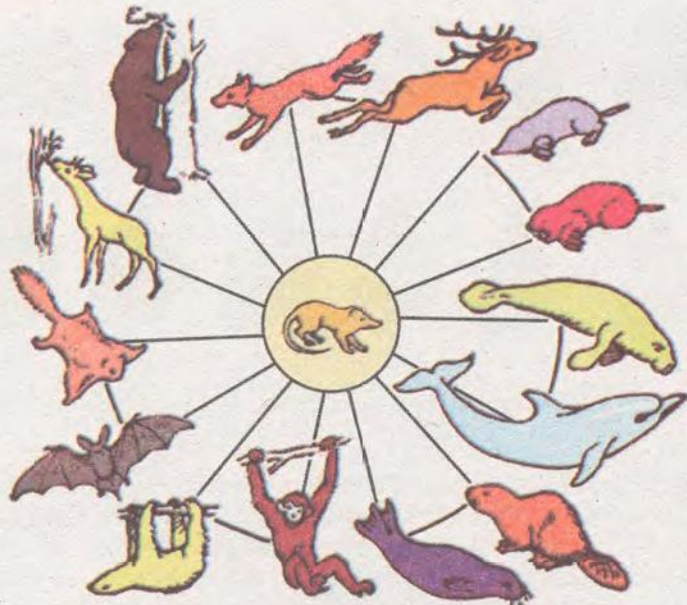
§ 39. МАКРОЕВОЛЮЦІЙНІ ПРОЦЕСИ

Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: чи реально існують у природі надвидові систематичні групи (роди, родини тощо)? Навіщо їх використовують у науковій систематиці? Які є сучасні критерії виду? Що таке адаптивна радіація? Що вивчають палеонтологія та біогеографія?

Що таке макроеволюція?

Макроеволюція – сукупність еволюційних процесів, що приводять до виникнення надвидових таксонів (родів, родин і т. д. аж до царства).

Як відомо, реально в природі існують лише види, а надвидові систематичні категорії вчені ввели для їхнього впорядкування (систематизації):



Мал. 39.1. Адаптивна радіація ссавців. Подумайте, які риси подібності виникли в різних груп унаслідок адаптацій до певного середовища життя (наземно-повітряного, водного, ґрунтового тощо)

певні види належать до певного роду, певні роди – до певної родини тощо. Належність виду до того чи іншого роду, родів – до родини тощо дослідники встановлюють на основі ступеня їхньої історичної спорідненості. Для цього вони використовують різні критерії: морфологічні, генетичні, географічні тощо. Тому особливих механізмів макроеволюції не існує. Певні її закономірності є наслідком узагальнень ученими накопичених протягом історичного розвитку відмінностей між спорідненими видами, які виникають унаслідок тривалих мікроеволюційних змін і послідовного ряду видоутворень.

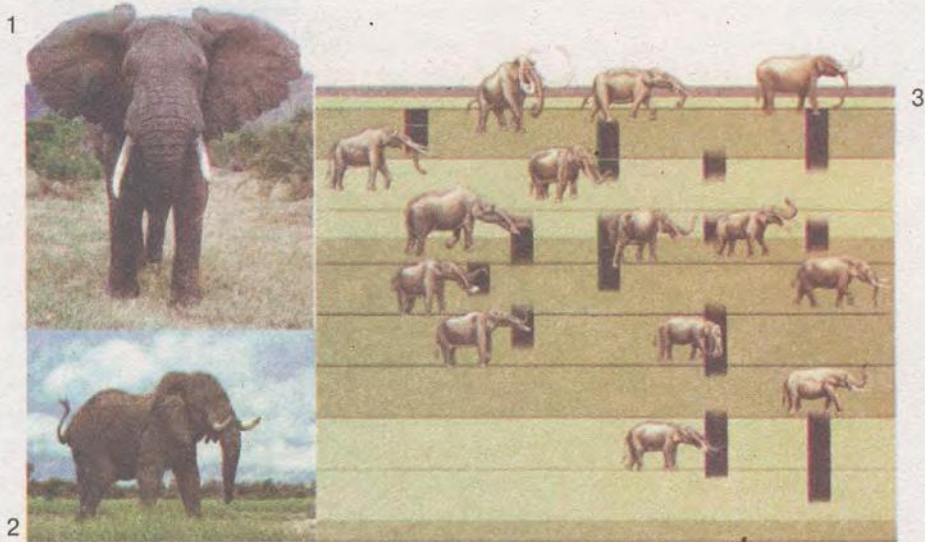
Різноманітність видів зумовлена пристосуваннями організмів до різних умов довкілля, які супроводжуються дивергенцією. Це явище має назву **адаптивна радіація**. Наприклад, усі ряди плацентарних ссавців виникли від спільного предка внаслідок пристосувань до різних умов наземного, водного (ластоногі, китоподібні) та повітряного (рукокрилі) середовищ (мал. 39.1).

Що таке біологічний прогрес і регрес? Якими шляхами може бути досягнутий біологічний прогрес?

Вивчаючи історичний розвиток тварин, О.М. Северцов (мал. 37.1, 3) у 20-х роках ХХ сторіччя розробив учення про біологічний прогрес і регрес.

Біологічний прогрес проявляється в збільшенні чисельності популяцій, розширенні ареалу та утворенні нових підвидів і видів у межах певної групи. Наприклад, у стані біологічного прогресу в наш час перебувають покритонасінні, комахи, молюски, птахи, ссавці тощо. Він є наслідком **еволюційного успіху** певної групи.

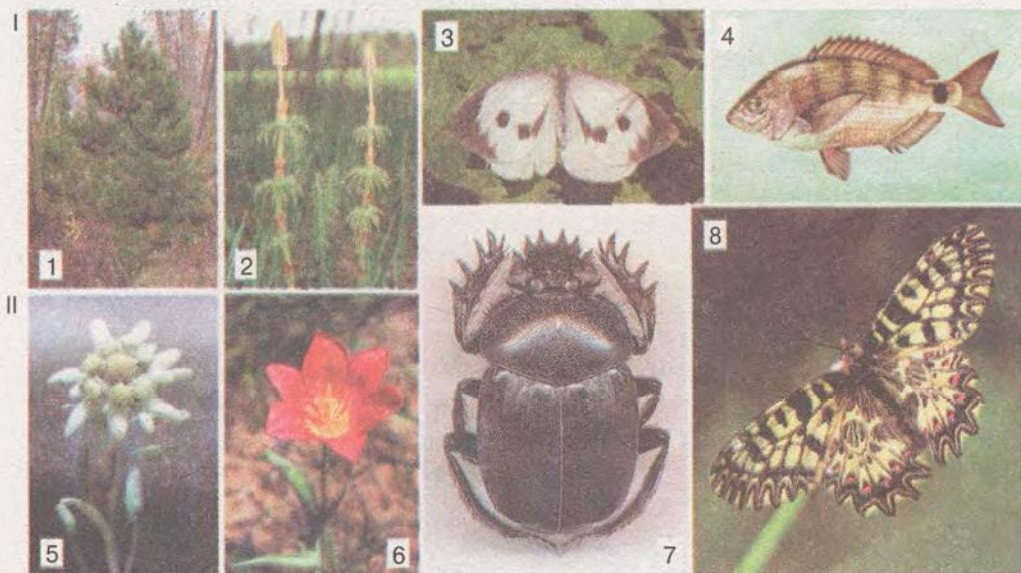
Біологічний регрес – це наслідок неспроможності пристосуватись до змін довкілля. Він проявляється в зменшенні чисельності популяцій, звуженні ареалу тощо.



Мал. 39.2. 1. Африканський слон. 2. Індійський слон. 3. Різноманіття викопних хоботних

женні ареалів та може призвести до **вимирання певної групи**. Наприклад, з колись багатого на види ряду хоботних нині залишилися африканський та індійський слони, які перебувають під загрозою повного вимирання (мал. 39.2).

Неважко помітити, що, оскільки існують лише види, поняття про прогрес чи регрес стосується лише кожного з них окремо (мал. 39.3). За дани-



Мал. 39.3. I. Види фауни та флори України, які перебувають у стані біологічного прогресу: 1 – сосна звичайна; 2 – хвоць польовий; 3 – метелик білан капустяний; 4 – карась сріблястий. II. Види фауни та флори України, які перебувають у стані біологічного регресу: 5 – едельвейс; 6 – тюльпан Шренка; 7 – жук-скарабей; 8 – поліксена

ми палеонтології, багато груп організмів безслідно зникли, однак це явище свідчить, насправді, лише про вимирання конкретних споріднених видів. З іншого боку, у кожній з «процвітаючих» груп багато видів зникають, їм на зміну виникають нові, які займають подібні екологічні ніші, однак зовсім не обов'язково є родичами зниклих. Наприклад, після вимирання динозаврів їхнє місце в наземних екосистемах зайняли ссавці. Цікаво, що динозаври – це лише два ряди плазунів, тоді як протягом сучасної (кайнозойської) ери повністю вимерли 14–16 рядів ссавців. Голонасінних нині налічують ледве 600 видів, а «примітивних» папоротей – 10 000!

Явлення про зміни будови організмів для досягнення біологічного прогресу мають узагальнюючий характер. До них належать поняття про ароморфоз, ідіоадаптацію та загальну дегенерацію (мал. 39.4). **Ароморфоз** – (від грец. *айро* – піднімаю та *морфозис* – форма, зразок), або **морфофізіологічний прогрес**, – еволюційне перетворення, яке підвищує рівень організації організму в цілому і відкриває нові можливості для пристосування до різноманітних умов існування. Наприклад, виникнення щелеп у хребетних дало їм можливість живитись великою здобиччю; утворення квітки у покритонасінних привело до урізноманітнення способів запилення та формування плодів тощо.

Загальна дегенерація (від лат. *дегенеро* – вироджуюсь), або **морфофізіологічний регрес**, – явище спрощення організмів у процесі еволюції. Відомо, що в паразитичних тварин зникають органи чуття, а також цілі системи органів (наприклад, травна – у стьожкових червів). Деякі паразитичні види рослин втрачають хлорофіл і відповідно – здатність до фотосинтезу (наприклад, петрів хрест; мал. 39.4, 1). Малорухомість і пасивний (фільтруючий) спосіб життя також ведуть до дегенерації – наприклад, у двостулкових молюсків, вусоногих рачків (мал. 39.4, 2) тощо. Інколи дегенерації зазнає лише певна фаза життєвого циклу (наприклад, гаметофіт у насінних рослин).

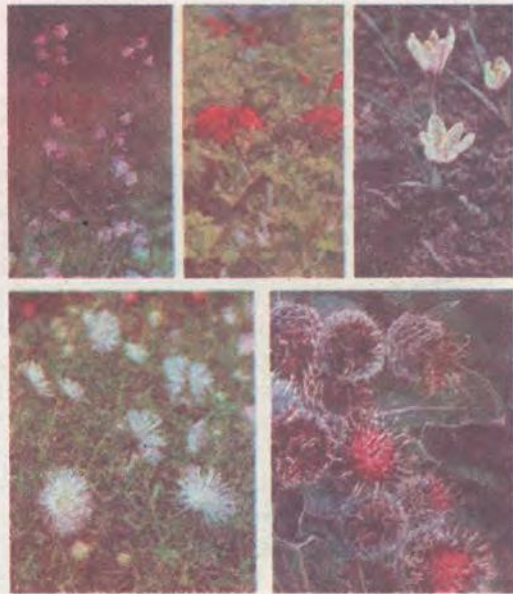
Результатом як ароморфозу, так і загальної дегенерації є розширення адаптаційних можливостей, яке реалізується за допомогою ідіоадаптацій. **Ідіоадаптація** (від грец. *ідіос* – особливий, своєрідний та лат. *адаптація* – пристосування) – певна зміна будови організму, яка має характер пристосування до певних умов та не змінює рівень його організації. Приклади ідіоадаптацій – це різна будова квіток покритонасінних (мал. 39.5), різно-



Мал. 39.4. Приклади загальної дегенерації: 1 – рослина петрів хрест паразитує на коренях дерев: її надземні органи позбавлені хлорофілу, але вона утворює пурпурові квітки, зібрані в китицю. Її багаторазово розгалужене кореневище розвиває тонке коріння, що присмоктується до коренів рослини-хазяїна; 2 – вусоногий рачок веде прикріплений спосіб життя; живиться за допомогою фільтрації води. Оточений карбонатним захисним будиночком; складні очі та черевце редукуються; кінцівки створюють потоки води і перетворені на органи фільтрації для вилучення з води твердих поживних частинок

манітні ротові органи комах, різна форма дзьоба у птахів (мал. 34.7, 2), пристосована для здобування різної їжі та ін. Ідіоадаптації забезпечують адаптивну радіацію, однак організація всіх видів залишається на рівні предкової.

О.М. Северцов сформулював положення про співвідношення між собою основних шляхів досягнення біологічного прогресу (зміна фаз еволюційного процесу, або «закон Северцова»): як правило, у межах природної (тобто монофілетичної) групи організмів за періодом ароморфозів чи загальної дегенерації настає час ідіоадаптацій (мал. 39.6). Отже, під час історичного розвитку певної систематичної групи ароморфози чи загальна дегенерація відбуваються значно рідше, аніж ідіоадаптації.



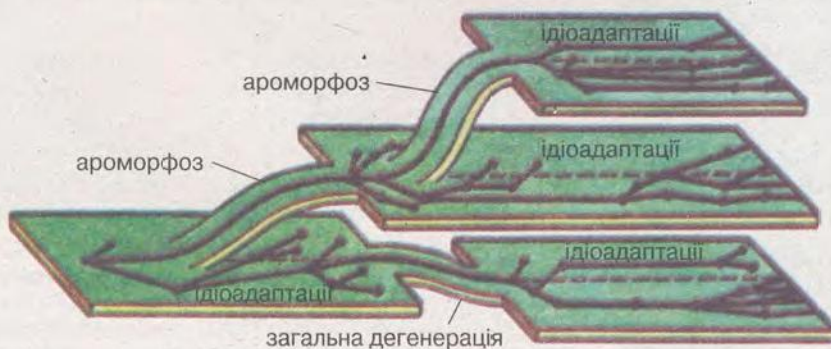
Мал. 39.5. Різноманітність будови квіток покритонасінних

Як здійснюється інтеграція живого на різних рівнях організації?

Різні рівні організації живої матерії співвідносяться так, що кожен вищий щабель містить у собі нижчий. Так, біомолекули складають клітини, клітини – організм, організми – популяції, а популяції, у свою чергу, – біоценози. Отже, докілька впливає на нижчий рівень не безпосередньо, а через усі вищі від нього. Тому від факторів навколишнього середовища найбільше залежні біогеоценози, найменше – біомолекули, що зумовлює різні ступені інтеграції живого на кожному рівні його організації.



Інтеграція (від лат. *integratio* – відновлення, поповнення) – структурне об'єднання та узгодження дій окремих частин, що входять до складу цілісної системи (наприклад, клітин в багатоклітинному організмі).



Мал. 39.6. Схема, що ілюструє співвідношення між ароморфозом, загальною дегенерацією та ідіоадаптаціями

Найвищий ступінь інтеграції здійснюється на *молекулярному рівні*, де величезна різноманітність молекул складає кілька стабільних типів сполук: білки, ліпіди, вуглеводи, нуклеїнові кислоти. Найнезначніші зміни структури молекул найважливіших біополімерів, зокрема білків і нуклеїнових кислот, можуть докорінно змінити їхні властивості. Така інтеграція – необхідна умова нормального функціонування надзвичайно складних молекулярних систем живих істот.

На *клітинному рівні* ступінь інтеграції зменшується: число та форма певних органел можуть значно змінюватись у клітині, не порушуючи її функцій тощо. На *організмовому рівні* інтеграція ще нижча: значно варіюють маса, ріст, забарвлення та багато інших ознак організму. Ще менш інтегровані *популяції*, у яких відбуваються постійні зміни числа особин, їхніх вікових груп, різних фаз розвитку тощо.

Інтегрованість у *біогеоценозах* дуже слабка і полягає лише в підтриманні колообігу речовин і перетворень енергії в ланцюгах живлення. Окремі ланки цих ланцюгів можуть легко взаємно замінюватись. Ступінь інтеграції зумовлює рівень ефективності використання енергії живою системою. Регуляторні механізми також значно більш жорсткі на нижчих рівнях порівняно з вищими.

Ще однією особливістю живих систем є їхня здатність функціонувати лише в стабільних умовах, тому на кожному рівні організації підтримується гомеостаз її внутрішнього середовища. Найбільш нестабільні умови довкілля і відповідно нестійкий гомеостаз у надорганізованих живих систем.

Від чого залежать темпи еволюції?

Темпи еволюції – проміжки часу, за який виникають певні систематичні групи (види, роди, родини і т. д. аж до типів тварин чи відділів рослин і царств). Під час створення синтетичної гіпотези еволюції темпи еволюційних процесів учені почали пов'язувати зі швидкістю зміни поколінь (мал. 39.7). Такі погляди базуються на таких міркуваннях: високі темпи зміни поколінь підвищують швидкість поширення мутацій у популяціях. Це призводить до змін фенотипів та вресіт-решт – до утворення нових видів. Тобто швидкість зміни поколінь прямо пропорційна темпам еволюції.



Однак виявилось, що дані палеонтології не відповідають цій гіпотезі. Наприклад, у балтійському бурштині віком близько 40 млн років виявили 15 видів комах і кліщів, які практично не відрізняються від сучасних. Один з видів раків-щитнів у викопному стані відомий починаючи з тріасового періоду мезозойської ери, тобто 230 млн років тому (мал. 39.8). Цим організмам властива висока швидкість зміни поколінь (не менш ніж раз на рік). З іншого боку, ряд хоботних, зміна по-

Мал. 39.7. Джордж Сімпсон (1902–1984) – американський палеонтолог та еволюціоніст. Встановив, що темпи еволюції різних систематичних груп залежать від швидкості зміни умов довкілля. Також досліджував форми добору

Мал. 39.8. Щитень літній – невеликий рачок (3–4 см завдовжки), мешканець прісних водойм, зокрема калюж. Без видимих змін деякі види щитнів існують починаючи з тріасового періоду мезозойської ери, тобто близько 230 млн років



колінь у яких відбувається повільно (20–30 років), виник приблизно 36 млн років тому, дав у минулому велике число форм, а нині близький до вимирання. Отже, темпи еволюції та час існування певного виду не залежать від частоти зміни поколінь.

Яке значення має біогеографія для розвитку еволюційного вчення?

Учені встановили, що різні частини біосфери розрізняються своїми групами ендемічних видів та біогеоценозами. **Ендеміки** (від грец. *ендемос* – місцевий) – види, роди, родини тощо, що мешкають лише в певній обмеженій частині біосфери (мал. 39.9). Ботанічне (флористичне) та зоологічне (зоогеографічне) районування не цілком збігаються внаслідок здатності тварин до активних міграцій, значного впливу властивостей ґрунту на рослини тощо.

Дані біогеографії використовують для обґрунтування положення про географічну ізоляцію як необхідну умову видоутворення. Однак нині зібрано свідoctва про те, що ізоляція не завжди спричиняє дивергенцію та видоутворення. Так, більшість видів прісноводних і ґрунтових одноклітинних тварин має всесвітнє поширення. Одні й ті самі види ногохвісток



Мал. 39.9. 1. Синьокрилий павич – ендемік тропічної Азії. 2. Баобаб, або адямсонія, – ендемічна рослина тропічної Африки. 3. Кролячий бандикут – невелика сумчаста тварина (до 50 см завдовжки, масою до 3 кг), мешканець пустель Австралії. 4. Велетенська черепаха – ендемік о-ва Альдабра біля західноафриканського узбережжя. 5. Плямиста, або вогняна, саламандра – ендемік Південної Європи; поширений у Львівській та Закарпатській областях України. 6. Морфоретенор – ендемік Південної Америки. Це великий метелик із переливчастим металево-блискучим забарвленням



Мал. 39.10. Ногохвістки – дрібні безкрилі членистоногі, здебільшого трапляються у ґрунті та підстилці

подібні біогеоценози, до складу яких входять близькі види, наприклад звичайний та американський клени, європейська та американська норки (мал. 39.11) тощо. Це свідчить про існування суходільних зв'язків між Північною Америкою та північними континентами Східної півкулі в недалекому минулому. Дійсно, геологи довели, що протягом різних періодів та епох кайнозойської ери Північна Америка неодноразово з'єднувалась з Європою перешийком (його залишки – Гренландія та Ісландія) та з Азією – через суходіл на місці сучасної Берингової протоки.

Які причини вимирання видів?

Сучасний синтез даних біогеографії та геології дав змогу зробити висновки щодо причин вимирання певних груп організмів і бурхливої адаптивної радіації видів, які зайняли їхні місця. Багато вчених вважає, що так звані примітивні групи витісняються більш високоорганізованими «прогресивними». По суті, це подальший



Мал. 39.11. Близькі види, які мешкають на території Євразії та Північної Америки: 1. Листок звичайного клена. 2. Листок американського клена. 3. Європейська норка. Невелика (від носа до хвоста до 65 см завдовжки) тварина родини кунячих. Мешкає в норах на берегах водойм Європи та Західної Азії. Занесена до Червоної книги України. 4. Американська норка зі своїм дитинчам. За способом життя нагадує європейську, однак трохи більша за розмірами (до 80 см завдовжки). Акліматизована в Європі, де витісняє норку європейську. Її розводять на звірофермах як хутрову тварину

розвиток учення Ж.-Б. Ламарка про градації.

Наприклад, Ч. Дарвін вважав, що сумчасті ссавці були розповсюджені спочатку на всьому суходолі, однак згодом їх витіснили більш «прогресивні» плацентарні. В Австралії ж сумчасті збереглись завдяки її ізольованості від інших материків, яка зашкодила проникненню на її територію плацентарних. Дослідження американського вченого Л. Маршалла (1980) повністю спростували це твердження. Як свідчать дані палеонтології, сумчасті виникли в Америці в другій половині крейдяного періоду (близько 100 млн років тому). У кінці цього періоду Північна і Південна Америки втратили суходільний зв'язок, тому еволюція сумчастих у цих двох частинах світу відбувалась різними шляхами. На початку кайнозойської ери Північна Америка була з'єднана з Європою, куди і розселились сумчасті (мал. 39.12). Вони мешкали на цих континентах паралельно з плацентарними аж до антропогенного періоду, коли зникли внаслідок кількох послідовних зледенінь Північної півкулі.

Приблизно 12 млн років тому значне зледеніння відбулось у Південній півкулі, що призвело до зникнення австралійської біоти. Трохи раніше через суходільний місток, що існував між Південною Америкою та Австралією, через не вкриту ще тоді льодом Антарктиду до Австралії мігрували сумчасті. Вони пережили наступне зледеніння в північних місцевостях Австралії і згодом заселили весь материк, зазнавши широкої адаптивної радіації. Плацентарні (за винятком мишоподібних гризунів і рукокрилих) не змогли освоїти цю територію, бо суходільні адаптаційні зони ссавців вже були зайняті сумчастими.

Отже, основною причиною вимирання певних груп організмів є руйнування біогеоценозів, до складу яких вони входять. Насамперед вимирають високоспеціалізовані види з низькою екологічною (еволюційною) пластичністю.

При заселенні нових ділянок (наприклад, щойно виниклих островів) чи місць зруйнованих екосистем важливе значення має послідовність потрапляння до них певних груп організмів. Перші з них через відсутність конкуренції з екологічно близькими видами повністю освоюють певну адаптаційну зону, формуючи максимально можливу кількість екологічних ніш. Наприклад, дослідження фауни комах геологічно дуже молодих (виникли близько мільйона років тому) на Гавайських островах показали, що групи, які першими заселили ці території, дали величезну кількість ендемічних видів (один рід жуків-вусачів – 136 видів, мухи дрозофіли – понад 300 видів та ін.).



Мал. 39.12. Стрілками показано напрямок розселення сумчастих наприкінці крейдяного періоду (подано тогочасні обриси суходолу)

Нові терміни та поняття.

Макроеволюція, біологічні прогрес і регрес, ароморфоз, загальна дегенерація, ідіоадаптація, темпи еволюції, ендеміки.



Заяпитання для повторення: 1. Що таке макроеволюція? 2. Як проявляються біологічні регрес і прогрес? 3. Що таке ароморфоз? Наведіть приклади. 4. Що таке загальна дегенерація? Наведіть приклади. 5. Що таке ідіоадаптація? Наведіть приклади. 6. У чому полягає інтеграція живого на різних рівнях його організації? 7. Від чого залежать темпи еволюції? 8. Яке значення біогеографії для доказів існування еволюції? 9. У чому причини вимирання видів?

Проблемне завдання. Поміркуйте, який характер (ароморфоз, ідіоадаптація, загальна дегенерація) мають такі еволюційні події: виникнення еукаріотів; зникнення крил у бліх та вошей; перетворення крил на ласти в пінгвінів; видозміна кореня на коренеплід; утворення квітки в покритонасінних.

§ 40. СУЧАСНІ УЯВЛЕННЯ ПРО ФАКТОРИ ЕВОЛЮЦІЇ: СИНТЕЗ ЕКОЛОГІЇ ТА ЕВОЛЮЦІЙНИХ ПОГЛЯДІВ



Аби краще засвоїти матеріал цього параграфа, слід пригадати: які основні методи біологічних досліджень? Що таке наукові поняття? Які основні рівні організації живої матерії? Які типи зв'язків існують між організмами в біогеоценозах?

Поки що не створено підтвердженої фактами теорії про закономірності історичного розвитку живої матерії. Розроблено кілька гіпотез, які пояснюють окремі сторони еволюційного процесу. Більшість з них визнає, що екологічні чинники водночас є факторами еволюції.

Чому біогеоценоз вважають середовищем еволюційних змін?

Сучасні еволюційні погляди ґрунтуються на ідеях про взаємозв'язок усіх рівнів живого в єдиній біосфері і про те, що життя на Землі із самої своєї появи мало різні рівні організації, включно з біогеоценотичним.

У біогеоценозах усі популяції взаємопов'язані трофічними, просторовими та іншими зв'язками і впливають одна на одну. Тому еволюційні зміни в популяціях спричинюються факторами, які діють через біогеоценоз як цілісну систему. Отже, біогеоценоз – це середовище еволюційних процесів.

Фактори еволюції – це чинники, що приводять до адаптивних змін організмів, популяцій і видів. За сучасними уявленнями, на різних рівнях організації живого діють особливі фактори еволюції; унаслідок їх спільної дії відбуваються адаптації організмів та популяцій до умов навколишнього середовища.

Спадкова інформація (генотип) закодована у вигляді послідовності нуклеотидів ДНК чи РНК. Носії спадкової інформації найбільш захищені від зовнішніх впливів, бо містяться всередині клітини в цитоплазмі (прокаріоти) або ще додатково оточені ядерною оболонкою чи оболонками мітохондрій чи пластид (в еукаріотів). Спрямованість спадкових змін, які відбуваються на молекулярному (мутації) та клітинному (комбінаційна мінливість) рівнях, можуть не залежати від умов довкілля або ж на них діють мутагенні чинники.

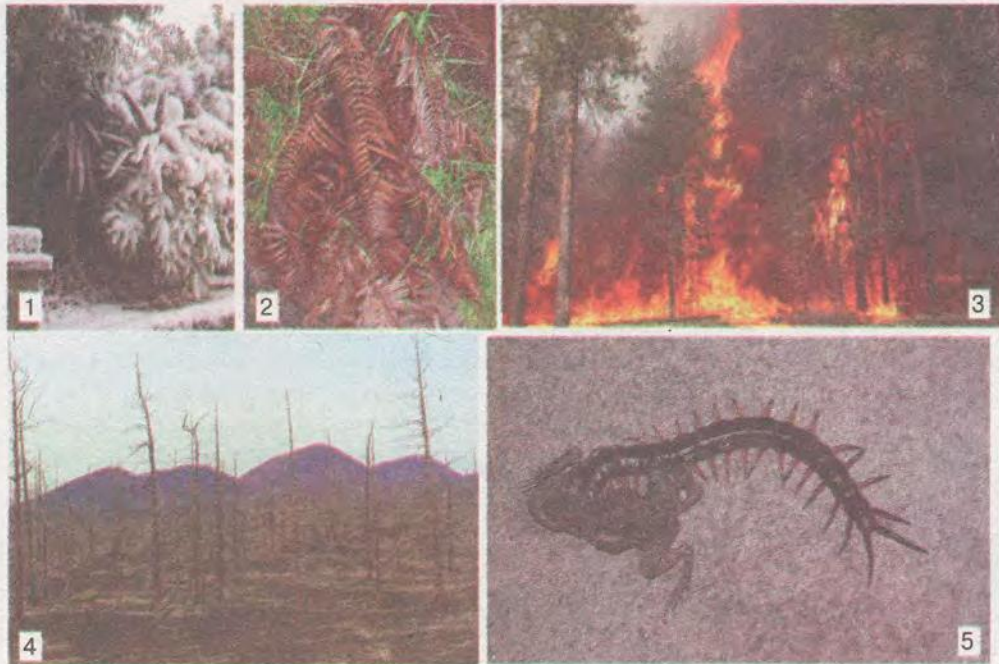
На клітинному рівні здійснюються всі основні функції живого, які проявляються внаслідок взаємодії генотипу клітини з її оточенням. Наприклад, в організмі багатоклітинних усі соматичні клітини мають однаковий генотип, але диференціюються, спеціалізуючись у різних напрямках, через активність певних генів чи вплив біологічно активних речовин тощо.

Саме поняття «боротьба за існування» не має біологічного сенсу. Його зазвичай вживають для позначення всієї сукупності відносин між організмами та між організмами і довкіллям, тобто насправді воно охоплює цілий розділ екології – вчення про екологічні фактори та взаємозв'язки особин у популяції та між популяціями різних видів. Ніяких особливих механізмів «боротьби за існування» у живих істот не виявлено, хоча це поняття відіграло значну роль у побудові різних еволюційних гіпотез.

Усі екологічні фактори, якщо вони діють з відносно постійною інтенсивністю або ця інтенсивність періодично змінюється, є водночас і факторами еволюції. Унаслідок їхньої комплексної дії на популяції частина особин передчасно гине. Ми вже згадували, що елімінація – це загибель особини на будь-якому етапі індивідуального розвитку, внаслідок чого вона переважно не залишає нащадків (мал. 40.1). Елімінація змінює частоти зустрічальностей організмів з певними фенотипами. Її слід відрізняти від природної смерті як завершення процесу старіння після розмноження, що не впливає на генофонд популяції. Отже, загальна смертність у популяції є сумою елімінації та природної смертності за певний відрізок часу.

Термін *добір* означає певний свідомий акт; тому його спостерігають лише серед тварин з розвиненою вищою нервовою діяльністю: статевий добір, добір певних видів їжі за доступністю, поживними якостями тощо.

Важливим показником біологічного процвітання виду є оптимальна густина просторового розміщення особин кожної з його популяцій, яка зумовлена збалансованістю народжуваності та загальної смертності. Розглянемо найпопулярніші сучасні еволюційні гіпотези.



Мал. 40.1. Явище елімінації: 1 – вимерзання рослин; 2 – зів'ялі рослини; 3 – лісова пожежа; 4 – мертвий ліс; 5 – жертва хижака (багатоніжка вбила жабу)

У чому суть гіпотези неокатастрофізму?

Неокатастрофізм (від грец. *неос* – новий та *катастрофе* – переворот) – система поглядів, яка базується на факті етапності розвитку життя на Землі, тобто гіпотеза катастроф. У 1864 р. Е. Зюсс (мал. 40.2) модернізував погляди Ж. Кюв'є для пояснення швидкої заміни одних комплексів викопних організмів іншими; саме його вважають засновником неокатастрофізму.

Етапність історичного розвитку живого полягає в тому, що протягом послідовних етапів геологічної історії Землі існували певні більш-менш стабільні екосистеми зі специфічними флорою та фауною, які на межах цих етапів відносно швидко (за кілька тисяч років) замінювались іншими.

Об'єктивні підтвердження цього явища дає вивчення темпів вимирання одних і появи інших систематичних груп організмів різного рангу. Протягом певного, досить тривалого часу (мільйони та десятки мільйонів років) незначне вимирання одних груп врівноважується появою екологічно близьких їм інших; на межах періодів та окремих епох (*епоха* – геологічний підрозділ всередині періоду, наприклад рання, або нижня, середня, пізня, або верхня, крейда – крейдяний період) незбалансовані вимирання зареєстровані наприкінці попереднього, а незбалансоване швидке зростання видового різноманіття – на початку наступного періоду чи епохи.

Наприклад, наприкінці середньокрейдяної епохи відбулося масове вимирання багатьох груп голонасінних, комах, динозаврів (зникло 5 родин з 11), ссавців та значного числа видів інших організмів. Навпаки, на початку другої половини крейдяного періоду відбувалось бурхливе видоутворення: виникають і зазнають значної адаптивної радіації покритонасінні та комахи-запилювачі (мухи, деякі групи жуків, бджоли, денні метелики тощо), з'являються 10 нових родин динозаврів, кілька рядів справжніх птахів, сумчастих і плацентарних ссавців. Протягом пізньокрейдяної епохи число цих новоутворених груп стабілізується, а в її кінці знову спостерігається незбалансоване вимирання, зокрема динозаврів, яке замінюється бурхливим видоутворенням на початку наступного періоду (палеоген). Вимирання динозаврів стало підґрунтям для різних фантастичних пояснень його причин. Так, однією з популярних гіпотез вимирання динозаврів є їхня раптова загибель внаслідок зіткнення Землі з астероїдом. Однак жодних фактичних підтверджень цього не знайдено.

Отже, на межах геологічних періодів та епох відбуваються різкі зміни видового складу біосфери, тобто заміна одних біогеоценозів іншими. Причини цього явища вчені вбачають у неперіодичній зміні інтенсивності екологічних факторів, яка перевищує межі витривалості біогеоценозів, руйнуючи їх, що і спричинює масове вимирання спеціалізованих видів. Неспеціалізовані види як екологічно пластичні опановують простір зруйнованих екосистем і формують там нові стійкі біогеоценози, адаптуючись до їхніх умов. Цим пояснюють бурхливу адаптивну радіацію на початку періодів та епох.



Мал. 40.2. Едуард Зюсс (1831–1914) – австрійський геолог, засновник неокатастрофізму. У 1898–1911 рр. був президентом Віденської академії наук

У житті біосфери геологічні катастрофи спричинюють загальні (глобальні) або місцеві (локальні), тобто в межах певної території, **біоценотичні кризи**. Вони можуть бути спричинені не лише геологічними, але й біогенними причинами. Наприклад кризу середини крейдового періоду спричинила поява покритонасінних рослин; сучасна екологічна криза – наслідок дії антропогенного фактору, що може катастрофічно закінчитись.

На чому базується гіпотеза нейтральності молекулярної еволюції?

Гіпотезу нейтральності молекулярної еволюції вперше опублікував японський генетик М. Кімура (мал. 40.3) у 1968 р. і розвинув у багатьох своїх наступних працях. Незалежно від М. Кімури американські біохіміки Д. Кінг та Т. Джукс дійшли майже тих самих висновків про нейтральну еволюцію (1969).

М. Кімура зі співробітниками провели низку експериментів над дрозофілами та математично обробили результати, а також вивчили генофонди природних популяцій різних видів. Виявилось, що в будь-якій природній чи штучній популяції 7–15 % організмів були гетерозиготні по кожному з локусів. Від 30 до 50 % генів були представлені декількома алелями. Це визначає поліморфізм білків, тобто явище, коли кожний білок у різних організмів одного виду фактично перебуває в кількох генетично зумовлених формах. Сумарна кількість алелів, які несуть інформацію про поліморфні білки, у популяціях становить багато тисяч, тому число різних поліморфних білків сягає мільйонів і більше. М. Кімура припустив, що більшість цих білків нейтральна, тобто не шкідлива і не корисна для організму і не підлягає дії добору. Пізніше було встановлено, що найпоширеніші мутації в структурі ДНК або не порушують послідовності амінокислот при синтезі поліпептидів, або відбуваються в ділянках, які не кодують інформацію про амінокислоти. Таким чином, у мікроеволюції чільне місце належить випадковим процесам (мутації, дрейф генів, елімінація), які змінюють частоту зустрічальностей алелів, а не природному добору чи боротьбі за існування.



Мал. 40.3. Мотоо Кімура (1924–1994) – автор нейтральності молекулярної еволюції

У чому полягає гіпотеза сальтаціонізму?

Сальтаціонізм (від лат. *salto* – стрибаю) – система поглядів на темпи еволюції як стрибкоподібні зміни, що відбуваються за незначний проміжок часу і спричинюють виникнення нових видів, родів тощо. Ці погляди побудовано на уявленнях про те, що темпи еволюції зумовлені швидкістю змін умов довкілля. Зрозуміло, що кожний вид має бути адаптованим до умов середовища життя в будь-який момент свого існування. Якщо ж він не встигає пристосуватися до змін довкілля, то вимирає. Тому в стабільні періоди темпи еволюції незначні або ж вона не відбувається зовсім. Під час біоценотичних і біосферних криз ці темпи зростають, і видоутворення в масштабах геологічної історії Землі відбувається практично миттєво, стрибкоподібно.