

## ТЕМА 8. ІНДИВІДУАЛЬНИЙ РОЗВИТОК ОРГАНІЗМІВ



### § 21. ЯК ВІДБУВАЄТЬСЯ ЗАПЛІДНЕННЯ

**Терміни і поняття:** гаметангій; оогоній; антеридій; архегоній; запилення; подвійне запліднення.

**Що таке запліднення.** Запліднення — основна форма статевого процесу, за якої відбувається злиття жіночої і чоловічої гамет, у результаті чого утворюється зигота — перша клітина нового організму (*пригадайте, яка це форма статевого процесу характерна для одноклітинних істот*). При цьому диплоїдне ядро зиготи формується з двох гаплоїдних ядер гамет, а її цитоплазма майже повністю утворюється з цитоплазми яйцеклітини. Запліднення властиве всім багатоклітинним організмам, у яких є справжній статевий процес (*пригадайте, чи відбувається статевий процес у партеногенетичних організмів*), а також деяким одноклітинним, в яких статевий процес відбувається у вигляді копуляції (*пригадайте, у яких видів найпростіших спостерігається цей процес*).



**Запліднення у нижчих рослин.** Статевий процес у рослинному світі дуже різноманітний і часто дуже складний, та завжди зводиться до злиття чоловічої і жіночої статевих клітин. Процес копуляції властивий усім вищим рослинам (за винятком партеногенетичних видів), деяким одноклітинним і всім багатоклітинним водоростям. У багатоклітинних водоростей гамети утворюються у статевих органах, які прийнято називати **гаметангіями** (від грец. *гамете* і *ангеніон* — судина). В одноклітинних організмів, скажімо, у водорості *хламідомонади*, не можуть утворюватися справжні статеві органи (*подумайте чому*). Тому вона сама стає нібито гаметангієм. При цьому клітина втрачає джгутики і в ній відбувається ряд послідовних мітозів, які приводять до утворення від двох до восьми джгутикових гамет (див. мал. 6). Зовні вони однакові, проте за фізіологічними властивостями поділяються на дві групи. До однієї групи входять гамети, які прийнято називати *гамети «-»*, до другої — гамети, які називають *гамети «+»*. Вони виходять

з материнської клітини і копулюють одна з одною. Зливатися можуть тільки клітини з протилежними властивостями. У результаті копуляції утворюється зигота без джгутиків, у якій відбувається мейоз, наслідком якого є поява чотирьох нових хламідомонад (*пригадайте, як називають тип мейозу, що протікає в одноклітинних організмів, і чим він відрізняється від мейозу багатоклітинних*).

У складніше організованих багатоклітинних водоростей гамети утворюються у спеціальних клітинах, яких уже можна вважати статевими органами. Великі нерухливі, позбавлені джгутиків гамети — жіночі. Вони утворюються у жіночих органах **оогоніях** (від грец. *оон* і *гоун* — потомок). Дрібні рухливі гамети — чоловічі. Вони розвиваються у чоловічих статевих органах — **антеридіях** (від грец. *антерос* — квітучий). Зазвичай запліднення у водоростей відбувається у воді, але в деяких видів, наприклад у *вольвоксу*, яйцеклітина залишається в оогонії, де й запліднюється чоловічою гаметою.

**Запліднення у вищих рослин.** У всіх вищих рослин гамети чітко відрізняються за зовнішнім виглядом й поділяються на чоловічі й жіночі. Утворюються вони в гаметангіях, які у вищих рослин, на відміну від водоростей, багатоклітинні. Чоловічими статевими органами, так само, як і у водоростей, є антеридії. В антеридіях мохоподібних і папоротеподібних утворюється безліч сперматозоїдів. Як і сперматозоїди тварин, вони мають джгутики і рухаються. У насінних рослин чоловічі гамети нерухливі, розвиваються в пилкових зернах. Їх, як ви пам'ятаєте, називають сперміями. Жіночі статеві органи вищих рослин — **архегонії** (від грец. *архе* — початок і *гоун*). У них формується тільки одна яйцеклітина. Архегонії характерні для нижчих спорових рослин. Вони ще є в голонасінних, але в покритонасінних повністю редуковані. Тому в останніх розвиток яйцеклітини відбувається в зародковому мішку.

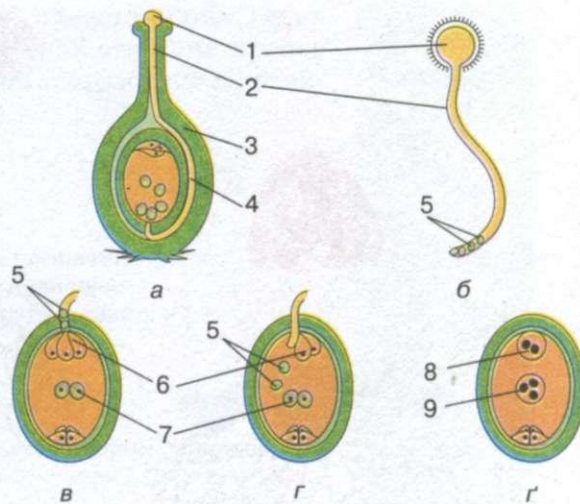
Запліднення у мохоподібних відбувається у воді: сперматозоїди, які вийшли з антеридіїв, підпливають до архегоніїв, що відкрилися, і там зливаються з яйцеклітиною, даючи початок спорофіту.

У папоротеподібних статевий процес проходить на заростках (гаметофітах) у водному середовищі. Для одних видів характерні лише двостатеві заростки, для інших — або жіночі, або чоловічі. У насінних рослин вони тільки двостатеві.

Запліднення в насінних рослин відбувається завдяки **запиленню** — перенесенню пилкових зерен у пилову камеру сім'язачатка (у голонасінних) або на рильце маточки (у покритонасінних). Нерухливі спермії покритонасінних дістаються яйцеклітини, що перебуває всередині зародкового мішка, за допомогою пилової трубки, яка являє собою виріст цитоплазми чоловічих заростків.

У квіткових рослин пилкова трубка проростає між клітинами маточки і входить у порожнину зав'язі, врастаючи в зародковий мішок (мал. 84). З пилкової трубки виходять два спермії. Один з них зливається з яйцеклітиною, утворюючи диплоїдну зиготу, другий — з центральною диплоїдною клітиною зародкового мішка, яка в результаті стає триплоїдною. Із зиготи розвивається зародок, а з центральної клітини — **ендосперм** (від грец. *ендон* — усередині і *сперматос*) — поживна речовина, якою живиться зародок у ході свого розвитку. Зародок і ендосперм разом утворюють **насінину**.

Таким чином, запліднення у квіткових рослин — це досить своєрідний процес, який дістав назву **подвійного запліднення**. Такий тип статевого процесу не трапляється в жодній іншій групі живих організмів. Його вперше описав у 1898 р. професор Київського університету **Сергій Гаврилович Навашин** (1857—1930).

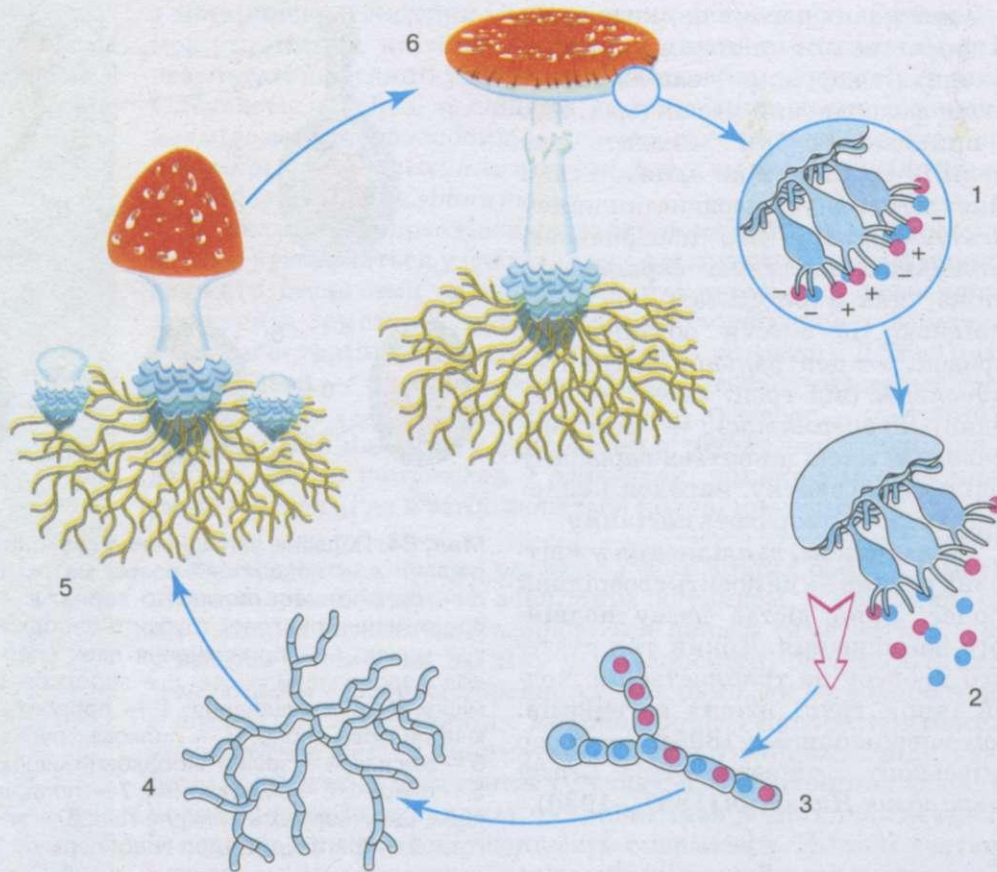


**Мал. 84.** Подвійне запліднення у квіткових рослин: *a* — поздовжній розріз маточки; *б* — проростання пилкового зерна; *в* — проникнення пилкової трубки в зародковий мішок; *г* — проникнення двох спермій у зародковий мішок; *г* — зародковий мішок після запліднення: 1 — проростає пилкове зерно; 2 — пилкова трубка; 3 — зав'язь; 4 — зрілий зародковий мішок; 5 — спермії; 6 — яйцеклітина; 7 — полярні ядра, що утворюють полярне тіло; 8 — зигота; 9 — триплоїдне ядро ендосперму.

**Запліднення у грибів.** Способи запліднення у грибів, як у ніякій іншій групі живих організмів, дуже різноманітні. Для кожної великої систематичної групи грибів характерні свої особливості статевого процесу. Це може бути і копуляція невеликих статевих клітин, і злиття цілих статевих органів, і навіть міцелії (*по суті, цілих організмів*).

Ось як виглядає статевий процес у найбільш високоорганізованих грибів — **базидіоміцетів**, до яких відносять більшість шапкових грибів (мал. 85). Спочатку зі спор розвиваються гаплоїдні короткоживучі «+» і «-» міцелії. Потім протилежні за знаками міцелії зливаються один з одним, утворюючи довгоживучий диплоїдний міцелій. З нього формуються плодові тіла, які знову продукують спори. При цьому ядра в диплоїдних міцеліях не зливаються, а просто зближуються один з одним (*пригадайте, як побудовані тіло і клітини грибів*).

**Запліднення у тварин.** Запліднення у тварин відбувається за єдиним планом і являє собою злиття яйцеклітини і сперматозоїда. При цьому внесок сперматозоїда в майбутню зиготу — тільки його генетичний матеріал (гаплоїдний набір хромосом), який міститься в ядрі. У момент зіткнення сперматозоїда з яйцеклітиною передня частина сперматозоїда перетворю-



**Мал. 85.** Таким чином відбувається запліднення в життєвому циклі шапкових грибів:  
 1 — дозрівання спор; 2 — вихід спор; 3 — злиття двох короткоживучих гаплоїдних міцеліїв у диплоїдний, клітини якого складаються з двох ядер; 4 — диплоїдний міцелій;  
 5 — молоде плодове тіло; 6 — зріле плодове тіло.

ється на трубочку, крізь яку виділяється вміст сперматозоїда. По суті, це тільки ядро із спадковим матеріалом. Відразу після контакту сперматозоїда з яйцеклітиною на її поверхні утворюється щільна оболонка, яка не дає змоги іншим сперматозоїдам проникнути в яйцеклітину. Відразу ж відбувається перебудова цитоплазми. Тільки після цього спадковий матеріал сперматозоїда, що потрапив у яйцеклітину, поєднується з генетичним матеріалом яйцеклітини. Таким чином утворюється зигота.

Місце проникнення сперматозоїда в яйцеклітину може згодом визначити розташування органів майбутнього організму. Відомо, що в земноводних та частина яйцеклітини, у яку входить сперматозоїд, у ході розвитку перетворюється у передню частину тіла.

**Запліднення — основна форма статевого процесу, характерна для всіх організмів, які розмножуються статевим шляхом або одноклітинних організмів, яким властива копуляція. При цьому дві гаплоїдні, найчастіше жіноча й чоловіча, гамети зливаються і дають початок зиготі — першій**

клітині багатоклітинного організму. У представників трьох царств еукаріотів — рослин, тварин і грибів статевий процес має свої особливості. У квіткових рослин, зокрема, він відбувається у вигляді подвійного запліднення.

### Перевірте себе

1. У чому полягає процес запліднення?
2. Як відбувається цей процес у одноклітинних організмів?
3. У чому полягає сутність процесу подвійного запилення?
4. Яким чином сперматозоїд проникає в яйцеклітину тварини?

### Як ви вважаєте ?

1. Чому статевий процес так і не виник у аміб?
2. У процесі копуляції грибів з двох одноядерних клітин утворюються двоядерні. Чи можна цей процес називати заплідненням?

## § 22. ІНДИВІДУАЛЬНИЙ РОЗВИТОК, ЙОГО ЕТАПИ. ЕМБРІОНАЛЬНИЙ РОЗВИТОК

**Терміни і поняття:** онтогенез (індивідуальний розвиток); біологія розвитку; диференціальна активність генів; ембріональний розвиток (ембріогенез); постембріональний розвиток; бластомери; морула; бластула, гастрουла; зародкові листки.

**Поняття онтогенезу.** Кожний організм, незалежно від того, одноклітинний він чи багатоклітинний, до якого царства живого належить, протягом усього життя проходить **індивідуальний розвиток**, або **онтогенез** (від грец. *онтос* — істота і *генезіс*). Ця рину біології, що вивчає онтогенез, називають **біологією розвитку**.

У багатоклітинних організмів онтогенез звичайно розпочинається з моменту утворення зиготи й закінчується смертю. При цьому організм не тільки росте, збільшуючись у розмірах, а й проходить ряд різних життєвих фаз, на кожній з яких набуває особливої будови, по-різному функціонує, а в деяких випадках кардинально відрізняється способом життя (*пригадайте індивідуальний розвиток метелика*).

В одноклітинних організмів початком онтогенезу вважають момент відділення від материнської або сестринської клітини. Триває він до наступного поділу клітини або смерті. При цьому зовні онтогенез зазвичай проявляється лише як незначне збільшення клітини у розмірах, хоч насправді за цим стоять різні періоди життя клітини (*пригадайте, що собою являє інтерфаза*).

Кожний вид організмів має свою програму онтогенезу, що передбачає не тільки набір і послідовність стадій розвитку, а й тривалість кожної з них. При цьому онтогенезу будь-якої особини притаманні індивідуальні особливості, які, однак, не виходять за межі видових (*пригадайте, що таке індивідуаль-*



**Мал. 86.** Паросток квіткової рослини з сім'ядольними листками: шлях від насінини «ембріона» до малесенької рослинки.

на мінливість і що таке норма реакції), а ті, у свою чергу, підпорядковуються закономірностям онтогенезу на рівнях роду, родини, ряду і, навіть, класу (пригадайте особливості індивідуального розвитку представників кожного з класів хребетних тварин).

Програма онтогенезу — це ніщо інше, як реалізація записаної у генах спадкової інформації. Тому специфічність онтогенезу на рівні окремих особин визначається індивідуальними комбінаціями генів, а на рівні видів, родів і родин — особливими генами, властивими кожній систематичній групі організмів.

Механізм реалізації спадкової інформації полягає насамперед у **диференціальній активності генів**. Це означає, що у різні періоди розвитку у різних тканинах багатоклітинного організму актив-

ні ті або інші гени, на нуклеотидних послідовностях яких відбувається синтез певних іРНК. У результаті цього синтезуються конкретні структурні білки й ферменти, які в кінцевому підсумку й визначають особливості функціонування і поведінки клітин на певних етапах розвитку, особливості їх метаболізму.

У тварин і квіткових рослин онтогенез поділяють на два періоди. **Ембріональний розвиток**, або **ембріогенез** (від грец. *ембріон* — зародок і *генезіс*) триває від утворення зиготи до народження або виходу з яйця. **Постембріональний** (від грец. *пост* — після й *ембріон*) **розвиток** розпочинається народженням або виходом з яйця й закінчується смертю організму.

**Протікання ембріогенезу.** Загальну схему ембріогенезу можна уявити як наступність таких фаз:

- послідовні поділи зиготи, що завершуються утворенням багатоклітинного зародка, який складається із сотень і навіть тисяч однакових клітин;
- диференціація клітин, що веде до утворення тканин;
- закладання органів і ріст зародка.



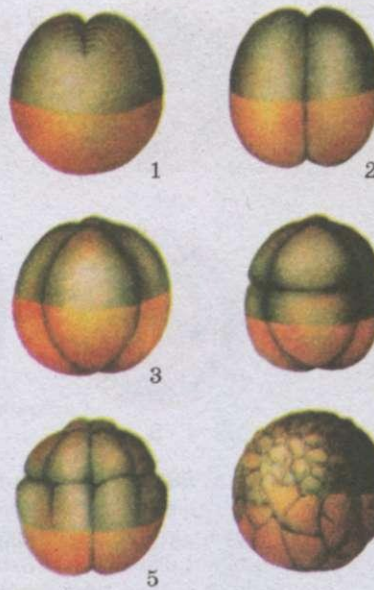
Ембріогенез квіткових рослин — це розвиток зародка в насінині. На ранніх етапах він протікає однаково як у дводольних, так і однодольних рослин (мал. 86). Процес розвитку починається з того, що розташована у насінному зачатку зигота витягається й ділиться впоперек. Одна з клітин утворює так званий підвісок. За своїм функціональним призначенням він нагадує плаценту ссавців. Підвісок виконує трофічну функцію, забезпечуючи зв'язок зародка з ендоспермом. Друга клітина багаторазово ділиться шляхом мітозу й зрештою утворює зародок. У ньому вже закладені основні структури майбутньої рослини, серед яких: точка росту пагона; **гіпокотиль** (від грец. *гіпо* — знизу і *котіле* — чаша) — нижня частина стебла зародка

рослини, що має ознаки кореня; сім'ядолі; зародковий корінець. Усі частини зародка складаються з клітин, здатних до поділу (*пригадайте, які тканини є в рослин і клітини яких з них здатні до поділу*). Зародок до проростання перебуває у стані спокою. У вологому середовищі розпочинається процес росту, водночас з яким відбувається розвиток органів.

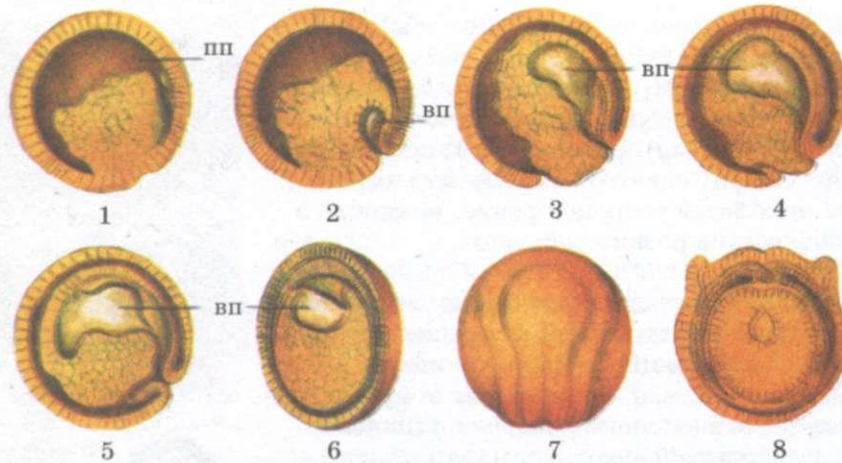
Процес ембріонального розвитку багатоклітинних тварин включає три основних етапи: дроблення, гастрюляцію, і первинний органогенез. Розпочинається ембріогенез з моменту утворення зиготи (*зверніть увагу: в партеногенетичних тварин відбувається не запліднення, а активація яйцеклітини до поділу*).

Розглянемо стадії ембріонального розвитку на прикладі жаби озерної. Вже через кілька годин (у деяких видів навіть через кілька хвилин) після проникнення сперматозоїда в яйцеклітину розпочинається перший етап ембріогенезу — **дроблення**, що являє собою ряд послідовних мітотичних поділів зиготи (мал. 87). При цьому з кожним поділом утворюються дедалі дрібніші клітини, які прийнято називати **бластомерами** (від грец. *блaстoс* — паросток, *мepoс* — частина). Здрібніння клітин відбувається за рахунок зменшення об'єму цитоплазми. Процес клітинних поділів триває доти, доки розміри бластомерів не стануть такими самими, як й інших соматичних клітин цього виду організмів (*пригадайте: яйцеклітина — одна з найбільших клітин організму*). У результаті у завершальному періоді цього етапу маса зародка і його об'єм залишаються такими самими, як і на початку дроблення зиготи. Потім через полюси зиготи проходить поперечна борозна, що ділить її навпіл. Далі подібним чином проходить друга борозна, яка ділить зиготу вже на чотири бластомери. У подальшому поділ відбувається як у поперечному, так і поздовжньому напрямках. На стадії 32 бластомерів, яку прийнято називати **морулою** (від лат. *морум* — шовковична ягода), зародок і справді трохи нагадує ягоду шовковиці. Завершується дроблення приблизно на стадії 128 бластомерів, які утворюють **бластулу** — порожню кулю, що складається з одного шару клітин.

Після того, як бластула жаби повністю сформувалася, дроблення клітин особливо інтенсивно продовжується на одному з полюсів, що веде до втягування цієї частини усередину. У результаті утворюється двошаровий зародок. Наступний етап онтогенезу називають гастрюляцією. Завершується він формуванням **гаструли** (від грец. *гастер* — шлунок, черево). Саме на стадії гаструли з'являються **зародкові листки** — шари тіла зародка багатоклітинних тварин, які дають початок певним органам і тканинам (мал. 88).



**Мал. 87.** Етапи дроблення зиготи жаби: 1 — початок формування борозни поділу; 2 — утворення перших двох бластомерів; 3 — стадія чотирьох бластомерів; 4 — стадія восьми бластомерів; 5 — стадія 16 бластомерів (бластомери починають розрізнятися за розмірами); 6 — пізня морула (бластомерів вже кілька десятків, й вони чітко розрізняються за розмірами).



**Мал. 88.** Розвиток ембріона жаби після проходження процесу дроблення:


1 — стадія бластули (лише первинна порожнина тіла); 2—6 — стадії утворення гастрული, що розпочинаються невеличким вгинанням і закінчуються утворенням вторинної порожнини тіла (схеми 5 і 6 ілюструють одну і ту саму стадію гастрული у різних проекціях); 7—8 — первинний органогенез (зверху добре помітна нервова пластинка). Схеми подані у розрізі, за винятком схеми 7, де зображено зовнішній вигляд ембріона на стадії нейрули (пп — первинна порожнина; вп — вторинна порожнина).

У найбільш примітивних багатоклітинних тварин — губок і кишковопорожнинних — розвиток організму завершується на стадії двох зародкових листків — внутрішнього та зовнішнього. В усіх інших тварин утворюється ще й третій зародковий листок — проміжний. Із зовнішнього шару клітин — *ектодерми* (від грец. *ектос* зовні й *дерма* — шкіра) утворюються нервова пластинка, з якої формується нервова система; крім того, з цих клітин формуються покриви тіла, органи чуття і частина травної системи. Із внутрішнього шару клітин — *ентодерми* (від грец. *ентос* — усередині й *дерма*) утворюються органи дихальної і травної систем. Похідні проміжного шару клітин — *мезодерми* (від грец. *мезос* — проміжний і *дерма*) виконують рухову та опорну функції.


Таким чином, процес первинного органогенезу (його ще називають *нейруляцією* (від грец. *нейрон* — нерв), а зародок на цій стадії — *нейрулою*), веде до формування органів, що визначають основу — вісь будови тіла майбутнього дорослого організму. У хребетних у цей період відбувається закладання хорди, нервової і кишкової трубок. Потім починається бурхливий поділ клітин, який завершується різким збільшенням їх чисельності й відповідно ростом ембріона. При цьому клітини диференціюються, з них утворюються різні органи і тканини. Розвиток зародків вищих хребетних тварин (плазунів, птахів і ссавців) на ранніх стадіях дуже схожий на розвиток земноводних. Проте в них, починаючи вже із стадії бластули, спостерігається поява спеціальних зародкових оболонок, які захищають зародок, що розвивається, від висихання та інших негативних впливів середовища. Саме наявність яйцевих оболонок дала змогу хребетним тваринам залишити водне середовище життя і стати суходільними істотами.



Онтогенез — період життя організму від зиготи (первинної клітини) до смерті. За цей час організм проходить ряд фаз — станів, на яких відрізняється будовою, функціонуванням і способом життя. Розрізняють два етапи онтогенезу: ембріогенез — зародковий розвиток і постембріональний розвиток — період життя організму від народження (виходу з яйця) до смерті.

 **Перевірте себе**

1. Що таке онтогенез?
2. Чому онтогенез кожного виду суворо специфічний?
3. На які етапи поділяють онтогенез?
- 4\*. Які ембріональні органи формуються у зародків рослин?
5. Якими двома ознаками бластула відрізняється від гастрული?
6. Які системи органів тварин формуються з ентодерми?

 **Як ви вважаєте?**

1. Чому пору старіння також вважають одним з періодів індивідуального розвитку організму?
2. Чому прийнято говорити, що організм у процесі індивідуального розвитку проявляє себе як цілісне утворення, а не просто як сукупність клітин, що діляться?

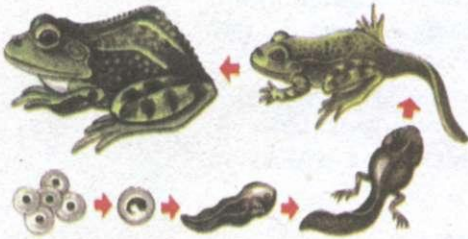
## § 23. ТИПИ ПОСТЕМБРІОНАЛЬНОГО РОЗВИТКУ. РІСТ ОРГАНІЗМІВ

**Терміни і поняття:** непрямий і прямий розвиток; личинка; метаморфоз; ріст; статеве дозрівання.

**Постембріональний розвиток.** У постембріональному періоді розвитку організму завершується формування органів тіла, відбуваються статеве дозрівання і розмноження, настають старіння і смерть.

Усі справжні багатоклітинні організми за типом постембріонального розвитку можна поділити на дві групи: з прямим і з непрямим розвитком.

**Непрямий розвиток** притаманний лише багатоклітинним тваринам. Це ті випадки, коли з яйця з'являється **личинка** — зародок, який хоч і сильно відрізняється від дорослих особин будовою, але вже здатний самостійно живитися. Личинка завжди побудована простіше й розміром зазвичай менша від дорослого організму. Зовні вона схожа на своїх далеких предків (*пригадайте, наприклад, на кого схожа личинка жаби*). Маючи особливі личинкові органи, вона може вести зовсім інший спосіб життя, ніж зрілі особини свого виду. У личинок відсутні навіть зародкові статеві органи, за якими можна встановити, в кого вона розв'ється — у самку чи у самця.



Мал. 89. Метаморфоз жаби — типовий приклад непрямого розвитку.

Обов'язковою умовою непрямого розвитку є наявність метаморфозів — глибоких перетворень організму (від грец. *метаморфосіс* — перетворення), що відбуваються протягом постембріонального періоду життя. У тварин цей процес стосується не якихось окремих частин тіла, а організму в цілому (мал. 89). У процесі розвитку личинкові органи зникають, а їх місце займають органи, властиві дорослій тварині.

У рослин також можуть відбуватися метаморфози. Це не тільки різні видозміни органів під впливом навколишнього середовища (наприклад, відмирання наземної частини пагона у спекотний або холодний період) чи тимчасове перетворення рослини в цибулину або кореневище, а й зміна форми і функцій органів. Так, у процесі індивідуального розвитку в деяких видів рослин пагони можуть перетворюватися або в листки, або в колючки. Особливості метаморфозу рослин визначають умови навколишнього середовища. Крім того, він не стосується, як у тварин, організму в цілому. Саме тому в постембріональному розвитку рослин, навіть незважаючи на наявність у них метаморфозів, не виділяють личинкових стадій.

Личинковий розвиток характерний для більшості груп тварин (губок, червів, молюсків, членистоногих, костистих риб, земноводних тощо). Це ніяк не зумовлене середовищем — водним чи сухопутним, у якому живуть особини цих видів у дорослому стані.

Чому у своєму розвитку більшість тварин обов'язково проходить личинкову стадію? Вважають, що це пов'язано з дефіцитом поживних речовин, яких не вистачає в яйці для завершення зародкового розвитку. У результаті дитинчата з'являються на світ недорозвиненими, по суті, будучи ще зародками. Таке пояснення підтверджує порівняння розмірів яєць хребетних. У самок рептилій і птахів, котрі є безличинковими тваринами, яйця величезні (*пригадайте, які клітини найбільші*) і багаті жовтком, якого вистачає для повноцінного розвитку. А у багатьох риб і земноводних, які проходять личинкову стадію, яйця (ікра) невеличкі, резервних речовин у них не дуже багато. Гігантські яйцеклітини мають хрящові риби, котрі є безличинковими тваринами. Личинкової стадії не буває у живородних тварин (деяких акул, морських змій, ссавців тощо). Очевидно, їх материнські організми мають достатні ресурси для того, щоб внутрішньоутробне потомство благополучно завершило зародковий період розвитку.

Важливою перевагою личинкового розвитку вважають те, що найчастіше личинки і дорослі особини живуть у різних середовищах (*пригадайте: у воді відбувається розвиток*

багатьох крилатих комах: бабок, комарів, гедзів тощо). Таким чином якоюсь мірою усувається конкуренція особин одного виду за ресурси.

Личинки бувають настільки несхожими на дорослі форми, що на зорі систематики їх часто описували як представників різних родів, рядів, класів і навіть типів царства Тварини (мал. 90). Відтоді багато личинок зберегли свої власні назви: *наяда* (у давньогрецькій міфології — німфа лісового струмка) — личинка бабки; *піскорийка* — личинка міноги, що живе у норі, виритій у мулі; *трохофора* (від грец. *трохос* — колесо і *форос* — несучий) — вільно плаваюча личинка деяких груп молюсків і кільчастих червів; *наупліус* (від грец. *наупліус* — тварина з панциром) — рання личинка багатьох ракоподібних; *лептоцефал* (з лат. перекладається як *короткоголов*) — личинка вугра, що має зовсім прозоре тіло.

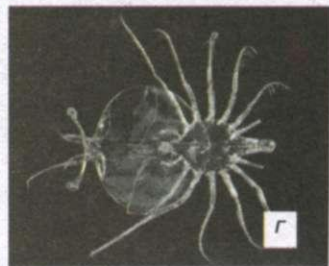
**Прямий розвиток** — це тип розвитку, за якого немовля або організм, що з'явився з яйця, за своєю будовою не відрізняється від дорослого організму. У нього немає специфічних органів або структур, але він має менші розміри й статеву незрілість. Подальший його розвиток пов'язаний з ростом і статевим дозріванням. Прямий тип розвитку характерний для найбільш високоорганізованих груп хребетних (плазунів, птахів і ссавців), а також окремих представників інших груп царства Тварини: деяким війчастим червам і червононогим молюскам, малоцетинковим червам, п'явкам і павукам.

**Особливості росту рослин і тварин.** Одним з головних результатів постембріонального розвитку є збільшення лінійних розмірів і маси організму, що досягається у процесі *росту*. У його основу покладено два механізми: збільшення кількості клітин, що досягається шляхом клітинних поділів, і ріст самих клітин, що відбувається за рахунок збільшення об'єму цитоплазми.

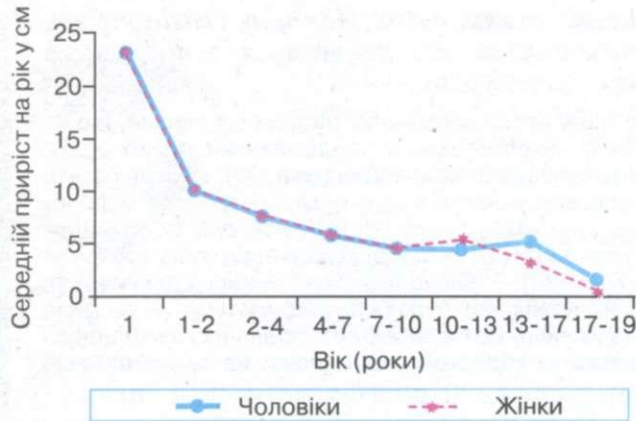
Вищі рослини і тварини мають різну будову тканин (*пригадайте, у чому полягають принципові відмінності*), у них неоднаково сформоване тіло, а розвитку дістають різні системи органів. Тіло рослини розкидисте, начебто прагне захопити більше простору й світла, що досягається розвитком зовнішніх органів. Внутрішні органи у рослин відсутні. Тіло ж тварини, навпаки, компактне, розвиваються насамперед системи внутрішніх органів. Отже не випадково, що рослини й тварини ростуть по-різному.

Ріст вищих рослин називають верхівковим, оскільки він здійснюється за рахунок клітинних поділів у меристемах. Верхівкові меристеми забезпечують ріст кореня і верхівок пагонів у довжину, вставні — подовження міжвузлів, бічні — стовщення стебел і кореня. Рослини ростуть усе своє життя.

Ріст тварин також здійснюється за рахунок клітинних поділів і росту самих клітин. Але в різних тканинах цей



Мал. 90. Різноманітні личинки: а — бабки; б — метелика; в — багатощетинкового черва; г — омара.



Мал. 91. Зміна темпів росту у різні періоди розвитку чоловіків і жінок.

процес відбувається по-різному. Наприклад, клітинні поділи у нервовій і м'язовій тканинах людини відбуваються тільки у період зародкового розвитку, а в сполучній і епітеліальній тканинах — усе життя.

На відміну від рослин, які ростуть певними частинами свого тіла, тварини ростуть усім тілом, хоч на певних етапах постембріонального розвитку ріст окремих органів може йти як із прискоренням, так і з уповільненням. Причому в одних видів організмів ріст не припиняється протягом усього життя (у риб), у других триває до певної вікової межі (у птахів і ссавців), у третіх відбувається тільки у період линьки (ракоподібні та круглі черви), а у четвертих — тільки на стадії личинки (комахи).

Ріст хребетних тварин контролюють спеціальні *гормони росту*, які виділяються у гіпофізі, а також *фактори росту*, що синтезуються у печінці. Цікаво, що на ріст людей впливають також статеві гормони. Не випадково різке прискорення росту спостерігається у період активного статевого дозрівання: у дівчат у 12—13 років, у хлопців — у 15—16 років. У 18—20 років ріст припиняється зовсім (мал. 91).

**Статеве дозрівання — ще одна ключова складова постембріонального розвитку.** Тварини, які завершили ембріональний розвиток, ще не є статевозрілими і розмножуватися не можуть. В організмів багатьох видів на цій стадії онтогенезу статеві органи як такі взагалі відсутні. У тих же організмів, у яких статеві органи вже з'явилися, вони ще не можуть функціонувати. Для цього необхідно пройти певний період розвитку. Статева зрілість самців припадає на початок сперматогенезу, а самок — на першу овуляцію.

Виявляється, на ранніх етапах постембріонального розвитку в тварин багатьох видів навіть найбільш досконалими методами неможливо встановити, хто перед вами: майбутня самка чи майбутній самець. Уся справа в механізмі визначення статі. Якщо статева належність представників більшості рядів комах, птахів і ссавців визначається у момент запліднення і залежить тільки від набору статевих хромосом у зиготі (*пригадайте: серед комах винятком є перетинчастокрилі, у яких самки з'являються із запліднених яйцеклітин, а самці — з незапліднених*), то в риб, земно-

## Тема 8. Індивідуальний розвиток організмів

водних і плазунів формування статі відбувається вже у період постембріонального розвитку й багато в чому залежить від умов середовища. Відомо, що різке підвищення температури води, у якій розвивається ікра риб, веде до появи у потомстві лише самців. Більше того, збільшення кількості самців у популяції риб можна викликати будь-якою несприятливою для розвитку личинок і мальків зміною середовища життя (солоності або рН води, дефіцитом корму тощо). Від температури інкубації яєць залежить стать потомства у черепах, крокодилів і змій. У деяких черепах низька температура приводить до появи самців, а висока — самок. В інших видів самці з'являються як за низьких, так і за високих температур, а самки — за середніх оптимальних температур.

Існують певні закономірності **статевого дозрівання**, властиві тільки певним групам організмів. Зокрема, для ссавців виявлені такі дві закономірності:

- самки дозрівають швидше від самців (*інформація для міркування: у риб, амфібій і рептилій, навпаки, раніше дозрівають самці*);
- статеве зрілість настає раніше, ніж закінчується ріст і дозрівання організму. Оскільки для народження здорового потомства необхідний нормальний хід вагітності, успішні пологи і стабільне вигодовування молоком, що може забезпечити тільки зрілий і сильний організм, необхідно уникати ранніх вагітностей.

Статеве дозрівання рослин, так само, як і тварин, настає тільки після досить тривалого періоду росту. Проявляється воно у цвітінні, адже саме у квітках розміщуються «статеві органи» рослин: чоловічі — пилкові мішки і жіночі — зародкові мішки.

**Процес постембріонального розвитку може бути прямим і непрямим. В останньому випадку він відбувається з личинковими стадіями. На цей період припадає остаточне формування органів, ріст і статеве дозрівання, розмноження, старіння та смерть організмів.**

### **Перевірте себе**

1. Які ознаки личинки?
2. Чому для багатьох тварин стадія личинкового розвитку є обов'язковою?
3. Який розвиток називають прямим?
4. Чим відрізняється ріст рослин від росту тварин?

### **Як ви вважаєте?**

1. Чому ріст риб не обмежений, а ссавців — обмежений?
2. Чому фізичне дозрівання людини настає тільки після статевого дозрівання?

## § 24. ТРИВАЛІСТЬ ЖИТТЯ, СТАРІННЯ І СМЕРТЬ

**Терміни і поняття:** період життя; старіння; смерть; максимальна тривалість життя; теломери.



**Мал. 92.** Одноденки — комахи окремого ряду, які у дорослому стані живуть так недовго, що навіть не мають функціональної травної системи.

**Що таке тривалість життя.** Однією з характеристик онтогенезу є його тривалість. У всіх рослин і тварин період зародкового розвитку завжди коротший за постембріогенез, який і прийнято вважати **періодом життя** організму. У тварин з прямим типом розвитку життя починається від появи на світ і триває до смерті. В організмів з метаморфозами не все так просто — частина життя припадає на личинкову стадію. У хребетних тварин ця стадія становить дуже незначний період онтогенезу. У яйцєродних костистих риб період розвитку личинки займає від кількох днів до кількох тижнів, а на ріст, дозрівання й зрілість залежно від виду припадає три-чотири, десятки й, навіть, більше сотні років. У жаб розвиток пуголовка триває один-два місяці, а подальший період життя може бути більше 10 років.

У комах зовсім інша ситуація — личинкова стадія зазвичай набагато триваліша за дорослий період життя. Цей дорослий період життя, на якому комахи не ростуть і не дозрівають, як ви пам'ятаєте, називається *імаго* (від лат. *імаго* — образ). Деякі комахи, наприклад *одноденки*, (мал. 92) або *комарі-дзвінці*, у цей період навіть не живляться, оскільки у дорослому стані мають недорозвинену травну систему. У результаті стадія імаго у них триває лише кілька діб (на личинкову стадію припадає кілька місяців). За цей час відбувається копуляція й самки встигають відкласти яйця. Про таких тварин часто говорять, що вони живуть лише кілька днів. У більшості ж комах, які в дорослому стані добре й багато живляться, стадія імаго може тривати кілька тижнів або місяців, тоді як личинка живе кілька років. Наприклад, літ *травневих хрущів* триває два-три тижні при тому, що личинка розвивається в землі три роки. Рекордсменом серед комах за тривалістю життя на личинковій стадії є *періодична цикада*, личинки якої зариваються глибоко в землю, де розвиваються протягом 16 років. Проте є і винятки — матки соціальних комах. Так, самки-цариці медоносної бджоли живуть до п'яти років, а мурах — навіть до 15.

З чим пов'язані такі відмінності хребетних і комах? Очевидно, на стадіях личинки і лялечки комахи проходять усі стадії розвитку, повністю виростають та дозрівають. Після цього їм тільки й залишається, що розмножуватися. У хребетних же личинка — це практично ще ембріон, здатний, однак, жити. Щоб досягти дорослої стадії розвитку у післяличинковий період організму необхідно ще довго рости і дозрівати.

**Від чого залежить тривалість життя.** Тривалість життя в організмів різних видів дуже неоднакова. Одноклітинні істоти активно живуть (не у вигляді спори або цисти) якнайбільше кілька діб, тоді як життя багатоклітинних організмів часом розтягується на сотні років. Очевидно, чим з більшого числа клітин складається тіло організму й чим складніше він побудований, тим надійніше функціонує й тим повільніше протікають у ньому процеси **старіння** — поступового порушення нормального функціонування, втрати здатності до розмноження і відновлення ушкоджених тканин і органів. Старіючий організм втрачає здатність швидко пристосовуватися до умов навколишнього середовища, протистояти різним інфекціям. Процес старіння неминуче веде до природної **смерті** — необоротного припинення функціонування організму. Багатоклітинні істоти — рослини і тварини, навіть досить близькі у систематичному відношенні, можуть мати різний період життя. Відмінності у **максимальній тривалості життя** у представників одного класу хребетних можуть становити два, три, десять і навіть майже сто раз (табл. 16).

Таблиця 16

Максимальна тривалість життя різних видів хребетних, років

Ссавці	Полярний кит	210
	Людина	122
	Африканський слон	86
	Шимпанзе	75
	Собака	34
	Білка	16
	Миша хатня	4
Птахи	Гриф	118
	Лебідь	70
	Голуб	23
	Ластівка	9
	Колібрі	4
Плазуни	Галапагоська черепаха	177
	Нільський крокодил	68
	Ящірка прудка	8—10
Риби	Осетер	160
	Сом	60
	Карась	15
	Гупі	3

Дослідження вчених дають підстави вважати, що максимальна тривалість життя особин конкретного виду чітко залежить від його біологічних особливостей. Ідеальний вид-довгожитель серед ссавців — великий звір з досить тривалим періодом статевого дозрівання й нечисленним потомством. Також встановлено, що повільніше старяться тварини з більшим мозком і низькою швидкістю метаболізму. Виходячи з цих критеріїв, усі великі ссавці, особливо кити, слони й людина в ідеальних умовах повинні жити довго, а крихітні землерийки і плодючі мишоподібні гризуни, навіть якщо їх позбавити ворогів і лікувати від хвороб, матимуть дуже короткий вік. Подібну закономірність легко простежити не тільки у звірів, а й в інших хребетних: риб, рептилій і птахів.

З чим же пов'язана більша тривалість життя великих тварин? Насамперед, через більші розміри вони довше ростуть, а тому пізніше дозрівають. Крім того, у великих організмів набагато нижча швидкість обміну речовин, ніж у дрібних близької їм систематичної групи. Це означає, що за одиницю фізичного часу великі організми витрачають менше енергії та речовини, тобто, ніби заощаджують свої життєві сили.

Час, як і всі інші фізичні величини, — поняття відносне. Тому тривалість життя будь-якого організму можна оцінювати як за допомогою астрономічного годинника, створеного, виходячи з часу оберту Землі, так і біологічного, що ґрунтується на внутрішніх ритмах життєдіяльності організму. Відомо, що у всіх менших за розміром організмів швидкість метаболізму вища, ніж у великих особин свого або близьких видів. Відповідно, якщо це хребетні тварини, то відносно дрібні особини частіше дихають, їх серце б'ється у підвищеному ритмі. Цю особливість біологічного годинника підтверджують найдрібніші звірки — землерийки, які за добу встигають щонайменше чотири рази пополювати й чотири рази поспати. Очевидно, що за один оберт Земної кулі вони проживають кілька біологічних діб, а за місяць свого життя, можливо, навіть й астрономічний рік. Виходить, якщо як критерій тривалості життя брати не стрілки годинника, а періодичні події, які відбуваються в організмі, то цілком резонним буде запитання: а хто насправді довше живе? Чи вовчиця, котра протягом не більше 30 астрономічних років встигає дати життя кільком десяткам нащадків, чи слониха, яка за максимальний строк свого життя шість — сім десятків років народжує трьох-чотирьох слоненят?



**Скільки живуть рослини.** Різну тривалість життя мають і рослини. Дерев'янисті рослини дозрівають повільніше й вступають у плодоносіння набагато пізніше, ніж трав'янисті, а тому зрозуміло, що строк їх життя завжди довший. Деревя взагалі мають найвищу тривалість життя серед усіх мешканців Землі. Найбільшими довгожителами є представники відділу Хвойні. Це головним чином мешканці гірських систем американського континенту *сосна остиста*, *секвойядендрон гігантський (мамонтове дерево)* і *мексиканський кипарис*, а також представник європейської гірської флори, що росте, у тому числі й у Карпатах, — *тис ягідний*. Найбільшим довгожителем вважають *сосну остисту*. У горах Сьєрра-Невада не рідкісні екземпляри віком 4 тис. років. Найстаріші особини настільки унікальні, що їм дані власні імена. Вік найдавнішого дерева, названого Мафусаїлом, оцінюють у 4,9 тис. років. Можна подумати, що сосни цього виду живуть в ідеальних умовах, але все з точністю до навпаки: селяться вони на крутих кам'янистих схилах, на великій висоті, у місцях з дефіцитом опадів і ураганними вітрами. Саме тому ці дерева ростуть вкрай повільно, й, можливо, живуть так довго (мал. 93, а — в).

Є довгожителі й серед квіткових рослин. Найсправжнісінький виклик сосні остистій кинув *баобаб африканський* (мал. 93, г), якого вважають восьмим дивом світу. Радіокарбонний метод дослідження показав, що дерева з діаметром стовбура 4,6 м, які й нині ще трапляються в Африці, мають вік понад 5,5 тис. років. А ще 200 років тому росли екземпляри баобабів зі стовбурами дев'ять метрів у діаметрі.

У флорі України також є свої рослини-довгожителі. Поряд з тисом до них відносять і пересічний вид наших лісів *дуб черешчатий*. Дозрівають молоді дубки пізно. Жолуді уперше з'являються тільки у 60—80-літніх дерев. Доживає дуб черешчатий до 1,5 тис. років. Один з кращих наших медоносів *липа дрібнолиста* зазвичай живе 200—400 років, але є й 500-літні особини.



Перше цвітіння в цього дерева спостерігається у віці 20 років. Сосна звичайна живе якнайбільше 300 років, звичайно ж — до 150, входить у період плодоносіння у 15 років. Найбільш швидкокоростучі рослини українських лісів — верби й тополі живуть не більше 100 років, дозріваючи уже в 10-літньому віці.

**Старіння і тривалість життя людини.** Старіння людини, тобто зниження її фізичних можливостей на рівні фізіологічних функцій, можна проілюструвати в такий спосіб. Виявляється, в 75-літнього чоловіка порівняно з 30-літнім знижені: на 10 % — швидкість проведення нервових імпульсів; на 29 % — швидкість фільтрації сечі в нирках; на 30—40 % — працездатність скелетних м'язів. Кровообіг мозку у нього здійснюється на 80 %, а серця — на 75 %. Ці зміни у функціях органів зумовлені їх структурними змінами. Так, число смакових рецепторів у літнього чоловіка менше на 64 %, ниркових каналців — на 47 %, аксонів спинного мозку — на 37 %. Просвіти кровоносних судин через відкладання холестеринових бляшок у нього вужчі на 29 %, а життєвий обсяг легенів — на 44 %.

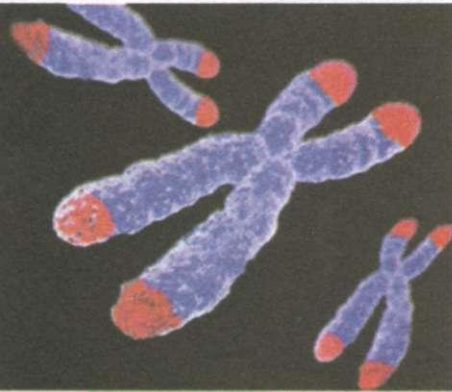
Досягнення сучасної медицини майже вдвічі збільшили тривалість життя людей. Дослідники стверджують, що протягом майже всієї людської історії середня тривалість життя була дуже невеликою — приблизно 30—35 років. Починаючи з XVIII ст., дедалі більше людей почали доживати до похилого віку. Нині середня тривалість життя залежно від країни становить 60—80 років. Причому, чим вищий рівень життя в країні, тим більша тривалість життя її громадян. Проте при цьому не вдається збільшити максимальний вік людини. А яка ж максимальна тривалість життя людини взагалі? Офіційно встановлений рекорд у цьому належить, мабуть, французенці Жанні Кальман, яка народилася в 1875-у, а вмерла в 1997-у році, проживши 122 роки й 164 дні. У першу десятку офіційних довгожителів входить і наш земляк, житель невеличкого містечка Львівської області Григорій Нестір, який прожив трохи більше 116 років.

Очевидно, вікова межа, встановлена людині її організмом, не перевищує 120 років, хоч є згадування про 140—160, і, як легенду, — про 200-річних довгожителів. Але у ті далекі часи, коли вони народилися, не було такої строгої реєстрації народження, як тепер, отже, правильність дати їх народження викликає великі сумніви.

Чому настає старіння і з чим пов'язані необоротні вікові порушення? З одного боку, відповідь на ці запитання лежить на поверхні, й багато вчених вважають, що старіння людського організму подібне зношуванню техніки. Однак, з іншого боку, організм, на відміну, скажімо, від автомобіля, є системою, яка сама себе відновлює, а тому звести процес старіння просто до незворотного зношування окремих деталей-органів було б неправильно.



Мал. 93. Найбільші довгожителі Землі: а — сосна остиста; б — мамонтове дерево; в — тис ягідний; г — баобаб.



**Мал. 94.** Теломерні ділянки хромосом, наявність яких дає змогу, наприклад клітинам людини, ділитися не більше ніж 50 раз.

Часто вчені пояснюють старіння процесами, що відбуваються на молекулярному рівні організації. Це зокрема нагромадження непотрібних активних речовин — хімічних радикалів (*пригадайте, які речовини називають хімічними радикалами й чому вони такі активні*). Взаємодіючи з білками і нуклеїновими кислотами, вони викликають в останніх пошкодження, що призводить до порушення їх функцій. Пригадайте, саме взаємодія радикалів з молекулами ДНК веде до точкових мутацій, які, в свою чергу, спричиняють порушення структури білка. До цього слід додати, що мутації у клітинах можуть викликатися й іншими факторами (*пригадайте, що таке спонтанний мутагенез*). Мутації мають властивість накопичуватися протягом життя, тому в старих клітинах синтезується багато «неправильних» білків.

Існують й інші теорії старіння. Встановили, що клітини людини можуть ділитися якнайбільше 50 раз, після чого гинуть. Причиною їх запрограмованої смерті є те, що після кожного клітинного поділу від кінцевої, особливо побудованої ділянки хромосоми, яку називають **теломерою** (від грец. *телос* — кінець і *мерос*) (мал. 94), особливі ферменти ніби «відкушують» невеликий шматочок. Після 50 поділів уся теломера «з'їдається», і клітина гине. Дослідження показали, що організми, клітини яких здатні до нескінченного числа поділів (це одноклітинні організми, багатоклітинні рослини і тварини, які можуть розмножуватися вегетативним шляхом, а також ракові клітини), мають спеціальний фермент **теломеразу**, за допомогою якого відновлюють втрачені ділянки.

Саме тому багато вчених вважають, що максимальний строк життя людини можна продовжити тільки шляхом генної інженерії, ввівши у клітини ген, що кодує теломеразу. Це може забезпечити їм нескінченне число поділів і таким чином, навіть, відкрити шлях до безсмертя.

**Що необхідно знати для того, щоб жити довше.** Різні організми відрізняються один від одного здатністю до максимальної тривалості життя так само, як розмірами тіла, плідністю, швидкістю росту та іншими індивідуальними параметрами. Не є винятком і вид *людина розумна*. Від чого це залежить? Насамперед від генетичної складової. Добре відомо, що у батьків-довгожителів і діти довгожителі. Крім того, дуже важливо жити в екологічно чистому середовищі. Не випадково серед гірських народів найбільше людей, вік яких перевищив 100 років. Не менш важливо вести здоровий спосіб життя: не курити, не вживати наркотики, не зловживати спиртним, не переїдати, їсти прості й здорові страви, пити чисту воду.

Важливою складовою довголіття є життєва активність. Давно помічено, що всі довгожителі до останніх днів життя займалися фізичною чи інтелектуальною працею.

Важливою характеристикою постембріонального розвитку є ступінь його тривалості у часі, яку називають періодом життя. Різні види організмів мають неоднакову тривалість життя. Звичайно вона вища у великих за розмірами організмів, яким також притаманні низькі темпи росту і дозрівання. У вищих тварин довгожителами є види з добре розвиненим головним мозком. До довгожителів відносять і людину.



#### Перевірте себе

1. Що у ссавців називають періодом життя?
2. Які ознаки характерні для тварин-довгожителів?
3. Які організми слід вважати найбільшими довгожителами і якого віку вони досягають?
4. Які є теорії старіння?
5. Що треба робити, щоб жити довше?



#### Як ви вважаєте?

1. Чому період ембріогенезу завжди істотно коротший за період онтогенезу? Чи для всіх живих істот це положення правильне?
2. Гірські види хвойних у світі рослин так само, як і горці серед людей є найбільшими довгожителами. Як ви гадаєте, це випадковість чи закономірність? Відповідь обґрунтуйте.

## § 25. ЖИТТЄВІ ЦИКЛИ: ЇХ ОСОБЛИВОСТІ У РІЗНИХ ГРУП ОРГАНІЗМІВ

**Терміни і поняття:** простий і складний життєві цикли; чергування поколінь.

**Чим життєвий цикл відрізняється від онтогенезу.** Життєвий цикл організмів, які розмножуються статевим шляхом, — це всі фази одного або кількох онтогенезів, що послідовно відбуваються один за одним від виникнення зиготи (запліднення) до статевого розмноження (статевого дозрівання), результатом чого стає нова генерація зигот. Таким чином життєвий цикл замикається.

Головні відмінності онтогенезу і життєвого циклу такі.

**Простий життєвий цикл** є відрізком життєвого шляху організму від зиготи до статевої зрілості (*пригадайте: онтогенез — це життєвий шлях організму від народження до смерті*). При цьому нова генерація будовою чи способом розмноження не відрізняється від попередньої. У тих одноклітинних організмів, у яких статевий процес або відсутній, або відбувається без утворення гамет, життєвий цикл тотожний онтогенезу.

**Складний життєвий цикл** передбачає **чергування поколінь**. Це означає, що між поколіннями організмів, які розмножуються стандартним статевим шляхом (тобто шляхом амфіміксису), з'являється одне або кілька поколінь особин, що відтворюються нестатевим шляхом або партеногенезом. Статеве і нестатеве покоління відрізняються не тільки видом розмноження, будовою тіла, способом життя, а в більшості організмів — ще й