

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ ХЕРСОНСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ  
УНІВЕРСИТЕТ ЛАБОРАТОРІЯ МЕТОДИКИ НАВЧАННЯ  
ЗАГАЛЬНОЇ БІОЛОГІЇ

**М. М. Сидорович**  
**Є. С. Сидорович**

**ОСНОВНІ КОНЦЕПЦІЇ  
І ТЕОРІЇ БІОЛОГІЇ: ІСТОРІЯ  
СТАНОВЛЕННЯ ТА РОЗВИТКУ**

*навчальний посібник для студентів  
біологічних і педагогічних спеціальностей*

**Херсон – 2020**

УДК 28.6я7

С 34

**Видання рекомендовано до публікації  
на засіданні Вченої ради Херсонського державного університету  
(протокол № 8 від 24.02.2020 р.)**

**Сидорович М. М. Сидорович Є. С.**

С 34 Основні концепції і теорії біології: історія становлення та розвитку: навчальний посібник для студентів біологічних і педагогічних спеціальностей / М. М. Сидорович, Є. С. Сидорович. – 2-е вид. допов. і виправ. – Херсон: ФОП Вишемирський В. С., 2020. – 206 с.

**ISBN 978-617-7783-58-8 (електронне видання)**

Посібник з історії біології, що пропонується, суттєво відрізняється від чисельних ґрунтовних праць, які вже містить наукова література. Він має на меті залучити читача до близького знайомства з тернистим шляхом становлення основних концепцій та теорій біології, який висвітлюється в посібнику стисло і адаптовано. Аналіз цього шляху із загальних філософських позицій дозволяє авторам довести теоретичний статут науки про життя.

Залучення читача в доступній формі до знайомства з методологією природознавства буде цікавим учням профільної школи, студентам педагогічних і біологічних спеціальностей, вчителям біології, хімії, фізики та всім, хто цікавиться світом живої природи.

**Укладачі:** Сидорович Марина Михайлівна, професор кафедри біології людини та імунології, завідувач науково – дослідною лабораторією активних форм навчання біології та екології Херсонського державного університету, доктор педагогічних наук, професор;

Сидорович Єгор Сергійович, старший викладач кафедри готельно-ресторанного та туристичного бізнесу Херсонського державного університету, кандидат історичних наук

**Рецензенти:** Коберник С.Г. – професор кафедри психолого-педагогічних дисциплін Національного педагогічного університету ім. М.П. Драгоманова, доктор педагогічних наук, професор  
Грицай Н.Б. – професор кафедри біології та здоров'я людини Рівненського державного гуманітарного університету, доктор педагогічних наук, професор

УДК 28.6я7

ISBN 978-617-7783-58-8 (електронне видання)

© М. М. Сидорович, 2020 © Є. С. Сидорович, 2020 © ФОП Вишемирський В. С., 2020

## ЗМІСТ

<b>Передмова</b> .....	<b>5</b>
<b>Розділ 1 Соціально-економічні передумови формування теоретичних біологічних знань</b> .....	<b>10</b>
<b>Розділ 2 Теоретичні узагальнення цитології (клітинної біології)</b> .....	<b>10</b>
2.1. Виникнення історично першого узагальнення біології: соціальні та філософські передумови.....	17
2.2. Мікроскопічні дослідження рослин і тварин як природничо-наукові передумови виникнення клітинної теорії.....	22
2.3. Концепція клітинної дискретності будови організмів, або “клітинна теорія” Т. Шванна.....	26
2.4. Від “клітинної теорії” Т. Шванна до сучасної клітинної теорії.....	30
2.5. Уявлення про системну організацію клітини як складову теоретичних узагальнень цитології.....	38
2.6. Клітинна біологія в ХХІ столітті як відображення прикладних аспектів теоретичних узагальнень цитології.....	60
<b>Розділ 3 Ідеї та основні теоретичні узагальнення генетики</b> .....	<b>74</b>
3.1. Загальна теорія спадковості.....	74
3.1.1. Уявлення давніх греків і вчених середньовіччя про спадковість та мінливість.....	74
3.1.2. Концепція дискретності спадковості й закони Г. Менделя.....	78
3.1.3. Хромосомна теорія Т.-Х. Моргана.....	84
3.1.4. Історія становлення генної теорії.....	89
3.2. Загальна теорія мінливості.....	93
3.2.1. Теорія мутагенезу: історичний шлях її створення.....	94
3.2.2. Інші різновиди мінливості та їх закономірності.....	107
3.3. Міжнародний проект “геном людини” як прикладний аспект основних генетичних узагальнень.....	110
<b>Розділ 4 Основні теоретичні узагальнення еволюціонізму та передумови його виникнення</b> .....	<b>115</b>
4.1. Еволюційні ідеї у давніх філософів і в період середньовіччя.....	115
4.2. Доламаркістські еволюційні ідеї.....	117

4.3. Концепція Ж.-Б. Ламарка як одна з передумов виникнення вчення Ч. Дарвіна.....	124
4.4. Еволюційне вчення Ч. Дарвіна про природний добір та видоутворення.....	130
4.5. Синтетична теорія еволюції, роль генетики та інших наук у розвитку її положень.....	136
4.6. Недарвінівські концепції еволюції як відображення розвитку еволюціонізму в наші дні.....	143
<b>Розділ 5 Сучасні науково-теоретичні узагальнення про взаємодію живого з довкіллям – результат синтезу еволюціонізму й екологічних досліджень. Поняття “ноосфера”.....</b>	<b>151</b>
<b>Розділ 6 Концепція структурних рівнів живого.....</b>	<b>183</b>
6.1. Основні властивості живої матерії.....	183
6.2. Системність та ієрархічність – провідний атрибут життя.....	189
6.3. Концепція структурних рівнів живого як основа розуміння життєздатності біосфери.....	195
<b>Підсумок.....</b>	<b>198</b>
<b>Література для самостійного опрацювання.....</b>	<b>203</b>

## ПЕРЕДМОВА

Біологію – науку про світ живої природи – традиційно розглядають, особливо в порівнянні з фізикою і хімією, що вивчають світ неживої природи, як описову галузь наукового знання. Дійсно, на перший погляд складається враження, що ця природнича дисципліна охоплює тільки сукупність значної кількості фактичних відомостей про організацію та особливості існування живих організмів і не має будь-яких суттєвих теоретичних узагальнень, які можна було б розглядати як її надійний теоретичний фундамент, що становить базу для подальшого розвитку науки про життя. Недоліками теоретичного біологічного знання часто вважають його недостатню математичність або низький рівень формалізації, переважання якісних міркувань над кількісними. При цьому біологію порівнюють з фізикою, в якій кожен закон представлений математичною формулою (або семантично). Але біологія є такою, як вона є. І не треба уподібнювати її з фізикою. Специфіка біології інша: її центральною теоретичною проблемою є одночасно існування специфіки, єдності та різноманіття живого, постійна мінливість об'єкта пізнання, що і складає сутність життя.

В одному з останніх видань концепцій сучасного природознавства [див. Канке, 2007] зроблено спробу обґрунтування теоретичного статусу біологічної науки, але при цьому як категорію теоретичного знання розглянуто лише теорію. З огляду на це, автор цієї праці вважає теоретичними лише деякі біологічні узагальнення, а саме – еволюційні закони Менделя, тобто знов певним чином оцінює теоретичний базис біології з фізичних (семантичних) позицій.

До основних структурних компонентів теоретичного знання належать такі елементи:

- поняття (теоретичні) як певні думки (абстрактні уявлення), у яких узагальнюється певна група предметів або явищ за загальними ознаками, що відрізняють їх від іншої групи (наприклад, поняття “клітина”, що має на увазі не конкретну клітину організму, яку можна побачити в мікроскоп, а загалом наші знання про структурно-функціональну одиницю життя);

- концепція як система понять про певні явища або спосіб їх розуміння, що є основною ідеєю теорії;

- закон як необхідний, сталий взаємозв'язок між предметами, явищами тощо, який постійно і обов'язково повторюється; він є частиною теорії;

- закономірність як сукупність дії багатьох законів, які ще не набули самостійності, вона є частиною теорії;
- вчення як сукупність теоретичних положень про будь-яку сферу явищ дійсності;
- теорія як система узагальненого знання про певні явища (цілісні уявлення про закономірності явищ) доводить, що описує, пояснює, систематизує і прогнозує функціонування цієї певної сукупності явищ.

У цьому посібнику, керуючись філософським розумінням структури теоретичного знання, зроблено спробу на історичному матеріалі показати не тільки наявність в біологічній галузі всіх складових означеної вище структури теоретичного знання. Хоч лише це можна вважати переконливим доведенням наявності теоретичного статусу біології. Історія розвитку біології дає змогу продемонструвати процес становлення її основних концепцій і теорій як такий, що відображає загальнофілософські закономірності їх виникнення. Аналіз цього процесу, який виконано в посібнику, свідчить, що він стосується не тільки еволюційних узагальнень. Ми маємо на меті довести існування закономірностей в історії біології завдяки наявності:

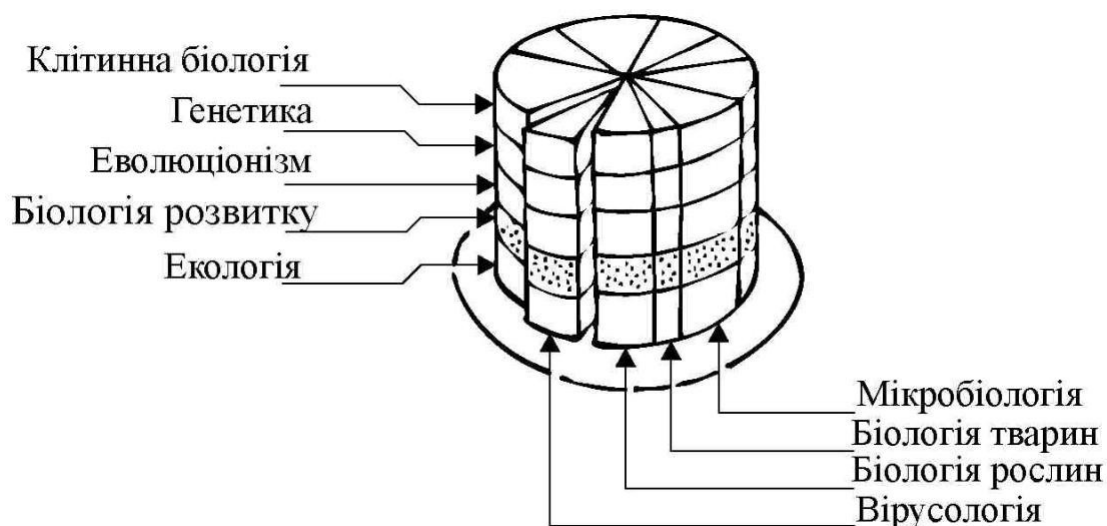
- умов становлення концепцій або теорій, які охоплюють не тільки досягнення біології, а й рівень розвитку загалом наукової та соціальної думки відповідного часу;
- тісного взаємозв'язку і взаємовпливу теоретичних узагальнень та фундаментальних галузей біології одна на одну, у результаті чого іноді крізь суттєві протиріччя й гостру боротьбу формується певна об'єктивна закономірність організації або існування живого;
- формування і становлення окремих складових основних концепцій та теорій як відображення шляху наукової думки з метою більш повного розкриття того феномену живого, який є об'єктом дослідження (наприклад, процесу еволюції) на основі методологічних принципів.

Свідченням наявності теоретичного статусу науки про життя, який висвітлює посібник, є також доволі раннє становлення, ще у ХІХ столітті, чотирьох з п'яти сучасних фундаментальних біологічних галузей (дисциплін, що вивчають загальні закономірності організації та існування живого на Землі). До них належать клітинна біологія (цитологія), генетика, еволюціонізм, екологія, біологія розвитку. Перші чотири вже сьогодні мають теоретичний фундамент у формі загальних концепцій та теорій. Тільки біологія розвитку – галузь, що вивчає особливості виникнення і розви-

тку організму, такого теоретичного фундаменту ще не має, що, певно, обумовлено її “молодістю”. Вона донедавна була частиною інших біологічних дисциплін (клітинної біології, ембріології тощо). Можливо, саме дослідження механізмів розвитку організмів на сучасному етапі розвитку молекулярної біології та генетики завдяки методам генної і клітинної інженерії дадуть можливість виокремити в цій фундаментальній біологічній дисципліні певні теоретичні узагальнення.

Перелічені фундаментальні дисципліни посідають центральне місце в біологічній науці. Розглянемо, як вони, взаємодіючи із систематичними (тими, що вивчають окремі царства органічного світу, наприклад, царства Тварин, Рослин, Грибів тощо) дисциплінами, утворюють структуру біології. Остання може бути зображена схематично як “лишковий пиріг” (рис. 1).

Поділ цього “пирога” “по вертикалі” відокремлює систематичні дисципліни, які також містять певні складові, що вивчають різноманітні систематичні підрозділи цих наук (для прикладу, біологія тварин охоплює зоологію хордових, біологію людини тощо; біологія рослин містить мікологію, біологію мохів, альгологію, або біологію водоростей тощо). Поділ “по горизонталі” (“коржі пирога”) відповідає фундаментальним галузям біології.



*Рис. 1. Структура сучасної біології, яка відображає взаємозв'язок фундаментальних і систематичних її дисциплін (за Комісаровим, 1988, з доповненнями автора)*

За цією структурною моделлю, фундаментальні галузі біології є обов'язковими складовими кожної систематичної біологічної дисципліни, яка займається дослідженням окремих груп живих організмів. Це є достатньо зрозумілим, бо перша група біологіч-

них дисциплін містить теоретичні, тобто загальні закономірності, притаманні живому загалом.

Аналіз сучасної наукової біологічної літератури довів, що до основних концепцій та теорій, пов'язаних з фундаментальними біологічними галузями, можна віднести основні теоретичні узагальнення, які ми назвали умовно загальна клітинна теорія, загальні генетичні теорії (загальна теорія спадковості й загальна теорія мінливості), загальна теорія еволюції, сучасна концепція біосфери. Концепція структурних рівнів живого є теоретичним узагальненням, що відображає загальну властивість організації будь-якої живої системи – її системність та ієрархічність. Вона співвідноситься з біологічною наукою загалом, а не тільки з окремою її фундаментальною галуззю. Усі зазначені концепції та теорії мають кілька складових, які в історії біології виникали поступово. У посібнику виокремлено ці складові, а також висвітлено шлях їх включення у певне теоретичне узагальнення, узгодження з уже існуючими в ньому складовими і (як результат) з'ясування закономірностей існування того або іншого рівня життя. Саме такий взаємозв'язок дав нам право об'єднати останні в певні загальні концепції та теорії біологічної науки.

Отже, метою нашого посібника є докладне ознайомлення з особливостями виникнення основних теоретичних узагальнень, що становлять фундамент окремої фундаментальної галузі й науки про життя загалом, які висвітлюють тернистий шлях біологічної науки. Іншими словами, доведення того, що біологія є справжньою науковою галуззю людського знання, бурхливий розвиток якого стає все більше помітним. Певно, тому проголошення ХХІ століття століттям біології є не випадковим, а закономірним.

Розкриваючи зазначені особливості історії становлення теоретичного біологічного знання, автор посібника намагається висвітлити динаміку й об'єктивність процесу пізнання світу живої природи, проблему наступності й нескінченності будь-якого пізнання навколишнього світу. У зв'язку із цим, розглядаючи історію становлення основних сучасних концепцій і теорій біології, у посібнику окреслено невирішені проблеми у фундаментальній біології, наприклад, еволюціонізм та екологія, і запропоновано підходи щодо їх розв'язання. Із цією ж метою наприкінці кожного розділу пропонуємо читачам кілька питань продуктивного характеру, які вимагають повернення до відповідного фрагменту тексту посібника для міркування над ним з метою висловлення власних думок.



Видання призначене передусім для учнів профільної школи і студентів, навчання яких безпосередньо пов'язано із циклом біологічних дисциплін. З метою полегшення сприймання читачами доволі складних і громіздких відомостей з історії біології, автор посібника максимально стисло систематизував навчальний матеріал з позицій саме становлення елементів теоретичного біологічного знання. Для цього у виданні наведено узагальнювальні схеми, рисунки, відокремлені різним шрифтом головний і другорядний навчальний матеріал, укладений перелік навчальної літератури для самостійного опрацювання. Загалом посібник суттєво відрізняється від численних і ґрунтовних наукових праць з окремих розділів історії біології та методології природознавства.

Суттєвою особливістю посібника є наявність цікавого матеріалу щодо прикладних аспектів теоретичних узагальнень (див. розділи 2 і 3), який відображає дієвість основних концепцій і теорій біології в повсякденному житті, тобто практичну функцію теоретичного знання.

Уявлення про статус фундаментальних біологічних галузей в структурі науки про життя, наявність в ній теоретичного фундаменту, як у будь-якої іншій галузі природознавства є доволі важливими для формування екологічно грамотної особистості. Більш того, нерозуміння обов'язковості екологічних знань для окремої людини й людства загалом суттєво загостило проблему збереження життя на Землі, обумовило виникнення загрози глобальної екологічної катастрофи.

Бажаємо вам успішного знайомства з минулим і майбутнім біології, науки про багатогранний світ живої природи, що дарує нам радість буття, частиною якого ми є і чарівність якого ми обов'язково повинні зберегти для своїх нащадків!

# Р ОЗДІЛ 1

## С ОЦІАЛЬНО-ЕКОНОМІЧНІ ПЕРЕДУМОВИ ФОРМУВАННЯ ТЕОРЕТИЧНИХ БІОЛОГІЧНИХ ЗНАНЬ

Соціально-економічний розвиток Європи проходив впродовж всіх хронологічних періодів (античний час, середньовіччя, новий період тощо). Цей процес зумовив розвиток не тільки продуктивних сил та інтенсифікації виробництва продуктів, але і став рушійною силою у формуванні теоретичних знань багатьох наук. У різні історичні періоди біологічні знання набували нових форм, які ускладнювалися та розвивалися. Цьому сприяло саме постійна зміна соціально-економічних відносин. Людина намагалася теоретично та експериментально пояснити всі явища, що її оточують. Все це призвело, в результаті, до появи таких наук як математика, фізика, біологія, які остаточно сформувалися наприкінці XIX століття.

В античний період (VIII ст. до н.е. – VI ст. н.е.) кліматичні та інші сприятливі умови сприяли інтенсивному розвитку сільського господарства. Водночас ремесла та торгівля грали важливу роль у становленні різних соціальних та економічних відносин. В свою чергу держава, яка була зацікавлена в інтенсифікації виробництва сільськогосподарської продукції, захищала селянське господарство. У Римській республіці, наприклад, розвивалося товарне та спеціальне господарство. Так, сільське виробництво було поділено за окремими напрямкам: садівництво, скотарство, виноградарство тощо. В той самий час античне суспільство мало свою ієрархію. Основною робочою силою в різних сферах виробництва були раби, які не мали ніяких прав. У Греції та Римі їх послуги використовували в основному під час розвитку ремесла. Водночас у сільському господарстві працювали вільні громадяни. Економічний підйом в античних державах призвів до спонукав людину теоретично пояснити всі явища, які її оточують.

Вказане зумовило появу перших праць античних філософів, які, зокрема, намагалися пояснити таке явище, як спадковість. Так, грецькі діячі Анаксагор, Демокріт і Гіппократ теоретично пояснювали відмінності між людьми, які передаються спадково. В той самий час Евподокл та Аристотель першими висловили думку про існування еволюції, хоча їх погляди на цю проблему були досить фантастичними. Вказане зумовлено умоглядними напрацюваннями цих вчених.

У періоді середньовіччя (кінець V – XVI ст.) продовжується економічна діяльність у суспільстві набуває подальшого розвитку, що було зумовлено вигідним географічним розташуванням держав Європи, зміною клімату тощо. В VIII столітті у зв'язку з проведенням аграрної реформи у державі франків, змінюється форма власності селян. Вони потрапляють в особисту залежність від феодала. В цей період набуває інтенсивного розвитку ремісниче виробництво, що призвело до виокремлення ремесла від

землеробства в XI столітті. В цей час зароджуються товарно-грошові відносини, які зумовлені отриманням певних свобод селянами. Окрім того у цей період формуються умови, які дали змогу людині використовувати в різних галузях сільського господарства скот. Вказане супроводжується в Західній Європі низкою негативних подій у суспільстві: постійний голод, епідемії, війни, повстання та релігійні репресії, що призводять до зменшення чисельності населення на третину. Все вказано спричинює становлення нових досліджень в галузі медицини. Але розвиток нових соціальних та економічних відносин ніяк позитивно не вплинуло на суттєві зміни в уявленнях суспільства на живу природу. Такому становищу в Західній Європі сприяли міцні позиції церкви, які хоча і визнавали трактати античного часу стосовно розвитку органічного світу, але надавали їм теологічного тлумачення.

В результаті такого соціального статусу знань про живу природу зникає у суспільстві зацікавленість до ґрунтовних досліджень її явищ. Водночас соціально-економічний розвиток Європи, особливо після XI століття, складав підґрунтя для появи нових напрямків у природознавстві. Цьому сприяли зміни у технології та методах ведення сільського господарства, виникнення нових напрямків в ремісничому виробництві та інтенсифікація товарообігу на міжнародному рівні. Але церковні догми мали значний авторитет у середньовічному суспільстві. Отже, період середньовіччя є «темним періодом» у розвитку наукової природничої думки.

В цей період значну роль у становленні природничої (біологічної) науки відіграли тільки араби, які використовували наукову спадщину Аристотеля та інших античних філософів. Але вони не сприяли суттєвому розвитку наукової думки, а використовували тільки надбання попередників.

Ситуація змінюється в період **Нового часу (XVI ст. - 1918 р.)**.

**На першому етапі цього періоду (XVI - кінець XVIII ст.)** кардинально прискорюється соціально-економічний розвиток Європи. Цьому сприяли Великі географічні відкриття, які почалися ще в кінці XV ст. Як результат, переорієнтовано міжнародну торгівлю, яка в середньовічний період контролювалася Венецією та Генуєю, з «морської в океанську». Перше місце в торгових операціях починають займати Іспанія та Португалія. У цей час починається розвиток мануфактурного виробництва. Спочатку така система була започаткована у Флоренції, а потім в Англії. Мануфактура стає підприємством, яке засноване на розділі труда та ручної техніки, що різко збільшило виробництво труда в порівнянні з майстернями. В результаті виробництво стало процесом однорідним та автоматизованим. У даний період розпочинається першочергове накопичення капіталу. Отже, він характеризується зароджуванням капіталістичних відносин в соціально-но-економічному розвитку Європи. В ранньому новому часі притаманні декілька умов розвитку капіталістичних відносин:

1. Розвиток виробництва вимагав капіталу, який повинен був достатнім для організації підприємства.

2. Для розвитку капіталістичних відносин були необхідні робітники, що не мали власного господарства.

Результатом вказаного стали суттєві успіхи в розвитку промислового виробництва. Спочатку підйом почався у текстильній галузі, що було

пов'язано з певною трансформацією економічного та культурного життя. Воно мало вираз у створенні умов для формування вільної робочою сили, яка була необхідна для організації виробництва.

В той самий час на генезис соціально-економічних змін впливало накопичення капіталу за допомогою війн, колоніальних експедицій, работоргівлі та піратства. Так, матеріальні багатства, які привласнювалися колонізаторами в колоніях, направлялися в метрополію. Існують факти, що доходи від експлуатації нових територій в XVI столітті були еквівалентні 1% валового продукту країн Західної Європи.

Соціально-економічний розвитком зумовив кардинальні зміни і в духовному житті людини в період раннього нового часу. Вказане було пов'язано з тим, що церква поступово почала втрачати значний вплив на європейське суспільство. Цей процес почався ще в XIV століття у зв'язку з появою в Європі нового культурно-філософського напрямку «Відродження». Його інтелектуальна еліта поставила під сумнів істинність церковних догматів. Позитивним чинником цього часу є той факт, що наукові центри починають переноситися з церков та монастирів до університетів, які закриваються саме в цей період.

Людство прагматичніше аналізує явища, що її оточують, хоча при цьому ще не відмовляється повністю від теологічних постулатів. В цей час з'являються перші «біологічні досягнення». Так, наприклад, Р. Камерариус та Р. Грааф відкривають статеві органи у рослин, тварин і людини., а А. Левенгук, що є одним із перших мікроскопістів, вперше описав сперматозоїди.

В цей період починають розвиватися нові еволюційні ідеї, які відроджують ідеї, які були сформовані ще в античний період. Так, наприклад, англійський філософ Френсіс Бекон став одним з перших, хто сформулював експериментальний підхід у наукових дослідженнях. Ще в епоху Відродження послідовним еволюціоністом був відомий Готфрид Вільгельм Лейбниц. А зоолог Шарль Бонне займався в даний період дослідженням партеногенезу. Це лише приклади, генезис біологічного знання буде детальніше викладений у наступних розділах посібника.

Таким чином формування нових соціальних та економічних відносин в європейському суспільстві призвело до зміни у рівні наукових знань людини, зокрема, про живу природу. Вказане спричинено потребою розвитку виробництва продукції та збільшення товарообігу в Європі. Колоніальна політика європейських держав, військові протистояння, мануфактурне виробництво призвело до бажання науковці того часу поставити під сумнів догмати католицької церкви. В результаті з'явилися перші «теоретичні знання біологічній науці», що базувалися вже на певних експериментальних дослідженнях.

Кардинальними змінами в соціально-економічних відносинах збагачений другий період **нового часу (кінець XVIII - початок XX ст.)**. Впродовж нього почався процес переходу від мануфактурної до фабричної системи виробництва. Першими фабриками стали бавовняні підприємства. Далі промислова революція торкнулася всіх галузей виробництва. Так, наприклад, відбувається активізація процесу отримання заліза та сталі з чавуна, а відомий винахідник Дж. Уатт в 1784 році створює парову машину,

яка одразу ж стала популярною в різних галузях промисловості та транспортного виробництва.

На початку XIX століття відбулися зміни в суспільних відносинах, де головне місце зайняв фабрикант, який мав у своєму розпорядженні промисловий капітал. В цей період Британія та Північна Америка переходять на фабричне виробництво. Проте в країнах континентальної Європи все ще продовжується розвиватися аграрна економіка. Тільки в 20-х роках XIX століття в Німеччині та Франції також починається поступовий перехід до машинного виробництва. Як результат в країнах Європи починається формування національних ринків, що стають рушійною силою розвитку світової економіки. В цей період інтенсивно розвиваються міжнародні економічні зв'язки, які прийшли на зміну місцевій та національній замкнутості. Виходячи з вказаного, економічний розвиток країн Європи в першій половині XIX століття починає набувати «глобального вигляду».

В останній третині цього століття відбуваються різкі зміни в виробничих силах західних країн: електрика, що з'являється у цей час поступово витісняє пар. В результаті темпи приросту ВВП на душу населення збільшився з 0,1 % в 1870 році до 1,4 % в 1913 році. Отже, об'єм промислового виробництва виріс в чотири рази. Тяжка промисловість на початку XX століття почала витісняти легку і активно працювати на зовнішню торгівлю. Останнє призвело до розділу внутрішньогалузевої праці. В той самий час господарський розвиток в Європі проходив різнопланово. Соціально-економічні чинники, що сприяли інтенсивному розвитку капіталізму, спричинили відповідний інтенсивний розвиток теоретичних та експериментальних досліджень в біології.

В цей період науковими центрами в Європі стають академії наук та університети, які повністю нишкодять церковні установи стосовно розуміння органічного світу в суспільстві. Більш того церква повністю втрачає свій авторитет в суспільстві, в порівнянні з попередніми історичними періодами. Людство намагається більш раціонально пояснити ті явища, які його оточують. При цьому для пізнання таких явищ використовуються не тільки уможлядні методи, а і експериментальні методи дослідження, зокрема, живої природи. У цей час з'являється ціла низка видатних природничих (біологічних) відкриттів. Серед їх авторів прізвища Ж. Ламарка, Ч. Дарвіна, К. Вольфа, Теодор Шванна і Матіас Шлейдана, Григора Мендель, Гуго де Фриза, Карла Корренас і Ериха Чермака, Чарльза Дарвіна і багатьох інших видатних вчених. Це досить важливий час у генезисі біологічного знання, становленні біології загалом і окремих її галузей, зокрема.

В результаті з'являються дослідження, які приводять до кардинального перевороту в біологічних знаннях. Саме про ці події в історичному розвитку біології будуть детально розглянуті далі в інших розділах посібника.

Таким чином період нового часу характеризується кардинальними змінами в соціально-економічному житті людини, що проявлялося:

1. в розвитку національних та міжнародних торгових зв'язків, які в цей період починають глобалізуватися;
2. в розвитку європейського аграрного сектору, який в першій половині вказаного періоду залишався домінуючим у економіці окремих країн Європи;

3. в переході від кустарного до мануфактурного, а потім до фабричного виробництва, що збільшило промисловий товарообіг. В результаті ВМП на душу населення збільшився.

Виділені передумови призвели до становлення і подальшого розвитку біологічної науки. По-перше, формується саме поняття «біологія» та виділяється ця наука з філософії. По-друге в XIX столітті виокремлюються її фундаментальні галузі: цитологія, генетика і еволюціонізм і набуває суттєвого розвитку зоологія, ботаніка, мікробіологія та інші систематичні її підрозділи. Таким чином, соціально-економічні фактори значною мірою вплинули на становлення біології як природничої науки.

В наступному періоді – **новітній час (XX-XXI ст.)** – відбуваються суттєві зміни в соціально-економічному житті країн Європи, які безпосередньо вплинули на розвиток біологічного, зокрема, теоретичного знання. Російський дослідник В.К. Ломакін виокремлює декілька періодів розвитку світового господарства в цей час:

- 20-30-і роки XX століття характеризуються кризисними явищами у світовому господарстві, що спричинено нестійкістю економічних зв'язків

в країнах Західної Європи і початком Першої світової війни. В результаті національні економіки були переорієнтовані на військові потреби. Війна знищила значні виробничі та людські ресурси. Таким чином, вона призвела до зменшення доходу в промислово розвинутих країнах. В міжвоєнний період ситуація змінюється. Так, наприклад, в цей період відмічалось хронічне збільшення пропозицій на сільськогосподарську та мінеральну сировину. В результаті у виробника починає знижуватися дохід. Він втрачає можливість покупки промислової продукції. Все це стало рушійною силою світової кризи, яка мала місце з 1929 по 1939 роки. В результаті неї темпи економічного росту в досліджуваній період знизилися.

- Наступний період, який розпочався після Другої світової війни, про-ходив в умовах інтенсивного переходу підприємницького капіталу в світо-ву капіталістичну економіку. В цей період ріст західноєвропейського та американського виробництва вплинув на організаційно-економічні параметри світового господарства. Головними рушійними силами виробництва стали транснаціональні компанії, які займалися розділенням труда. Ці «ко-рпорації» створювали виробничі комплекси, що охоплювали створення продуктів, їх реалізацію та кредитування.

В 50-70-х роках відбулося зближення рівня розвитку різних країн з США, яка зайняла в той час вже домінуючі позиції на світовому ринку. Так, наприклад, в 1955 році сукупність ВВП шести провідних країн світу складав 74 % ВВП США. В 1970 році цей показник збільшився – до 114 %. Таким чином, кожна окрема країна в цей період не могла достатньо близько підійти до рівня розвитку американської економіки.

- Останні десятиліття XX століття відзначилися новим періодом в розвитку світового господарства. Він характеризується збільшенням господарської цілісності світу, що забезпечується новими параметрами соціально-но-економічного розвитку. Вступ світового господарства в нову фазу соціально-економічного розвитку супроводжувався посиленням розривів в рівнях розвитку окремих країн та підсистем. За останні століття ВМП збіль-

шилося приблизно в 19 раз по ППС, ВВП на душу населення – в 4,7 рази. Збільшення економічної діяльності частково пояснюється переходом домашньої діяльності в ринкову. В другій половині ХХ століття світове виробництво збільшилося в 6,5 рази, виробництво переробної продукції – в 9 раз, а об'єм зовнішньої торгівлі – в 31 рази.

Отже, глобалізація економічного розвитку людства інтенсивно розвивалася в ХХ столітті. Це пов'язано зі зміною у сферах виробництва, інтенсивних розвитком науково-технічного прогресу. Значний внесок у становлення та розвиток соціально-економічного розвитку відіграла освіта, яка стала в цей період більш доступною для людини в порівнянні з попередніми історичними періодами.

Все це дало поштовх до розвитку нових напрямків у науковому пізнанні людиною навколишнього, зокрема, живого світу. Суттєві зміни відбулися в біології ХХ століття. В цей період, наприклад, продовжується дослідження в цитології і клітинній біології. Так, наприклад, Жак Моно, Франсуа Жакоб, Хар Коран, Джордж Паладе займалися дослідженням молекулярної структури ДНК, регуляції генної активності, розшифровкою генетичного коду та ін. Таким чином, в ХХ столітті цитологія перетворюється на клітинну біологію, науку, що розглядає життя клітини в повному її об'ємі. В результаті, вивчення даної проблематики призводить до появи окремих наукових шкіл, які і сьогодні продовжують свої дослідження.

Поява нових технологій та обладнання в розвинутих країнах призводить до інтенсивного розвитку найсучасніших галузей біології молекулярної біології і генетики. Особливих успіхів досягають західноєвропейські та американські наукові центри, що мали значне фінансування від держави та приватних організацій. Новий поштовх до розвитку зазнає еволюціонізм: у поєднанні з вказаними вище науками явища еволюції живої природи трактується з позицій макро - і мікроеволюції все повніше і повніше. Серед його засновників прізвища Сергія Четверикова, Феодосія Добжанського, Івана Шмальгаузена та багато інших. Про цих славетних вчених ми обов'язково розкажемо докладніше в інших розділах посібника.

### ***Список використаної літератури***

1. Агеева Р.А. Страны и народы: происхождение названий. – М.: Наука, 1990. – 256 с.
2. Гофф Ж. Цивилизация средневекового Запада. – М.: Прогресс—Академия, 1992. – 360 с.
3. Калиничева Г.И. Экономическая история. – К.: МАУП, 2001. – 96 с.
4. Конотопов М.В., Сметанин С.И. История экономики. – М.: «Академический проект», 2000. – 367 с.
5. Ломакин В.К. Мировая экономика. – М.: Юнити-Дана, 2007. – 550 с.
6. Сокоро-Цюпа О.С., Смирнов В.П., Посконин В.С. Мир в начале Х века – М.: Просвещение, 1992 – 96 с.

## Р ОЗДІЛ 2

# ТЕОРЕТИЧНІ УЗАГАЛЬНЕННЯ ЦИТОЛОГІЇ (КЛІТИННОЇ БІОЛОГІЇ)

Клітинна теорія, як і еволюційне вчення Ч. Дарвіна, є “зразковою парадигмою” (парадигма – *це суто наукова теорія, яка відображає якісно суттєві чи головні закономірності*) біологічної науки ХІХ ст., яка здається, на першій погляд, настільки звичайною, банальною істиною, що і звертання до її історії може видатися несуттєвим. Між іншим, значення клітинної теорії настільки вагоме в розвитку найважливіших напрямків біологічних досліджень ХІХ–ХХІ ст., а внесок Теодора Шванна (німецького гістолога і фізіолога початку ХІХ ст.) у її створення настільки є суттєвим, що, звертаючись до історії вивчення клітини, необхідно ще раз проаналізувати не тільки сам процес становлення клітинної теорії, але і те, що було зроблено для створення історично першого узагальнення біології до Т. Шванна.

В історії клітинної теорії недостовірний виклад фактів, недостатність знань першоджерел і некритичне ставлення до авторів призвели до того, що тривалий час заслугу створення клітинної теорії приписували лише Матіасу Шлейдену (німецький ботанік початку ХІХ ст.). Навіть зараз в більшості підручників і навчальних посібників називають два прізвища: Т. Шванн і М. Шлейден. Ми сподіваємось, що подальший розгляд генезису (становлення, або розвитку) клітинної теорії спростує цю думку.

Аналіз історії створення клітинної теорії свідчить про те, що з’ясовувати, хто ж першим відкрив клітину, є неправомірним і недостатньо доцільним. Історики біології вважають, що її ніхто не відкрив. Разом з тим, саме концепція клітини як універсальної одиниці структури і обміну (функції) стала зламною віхою в пізнанні живого, моментом відокремлення цитології та біології загальним від природознавства.

Починаючи з **античних часів**, історію науки про клітину безпосередньо пов’язують з історією виникнення і вдосконалення різноманітних пристроїв для збільшення об’єктів дослідження, про що свідчить низка відомостей:

- використання імператором Нероном відшліфованого смарагда як лорнет;
- поява окулярів (ХІІІ ст.) і лупи (ХVІ ст.);
- винахід складної лупи – мікроскопа (1590 р.);



- винахід підзорної труби для використання в подорожах (1608 р.);
- винахід телескопа Г. Галілеєм (1609-1610 рр.);
- винахід 2-лінзового мікроскопа для дослідження клітин рослин і тварин (1617-1619 рр.).

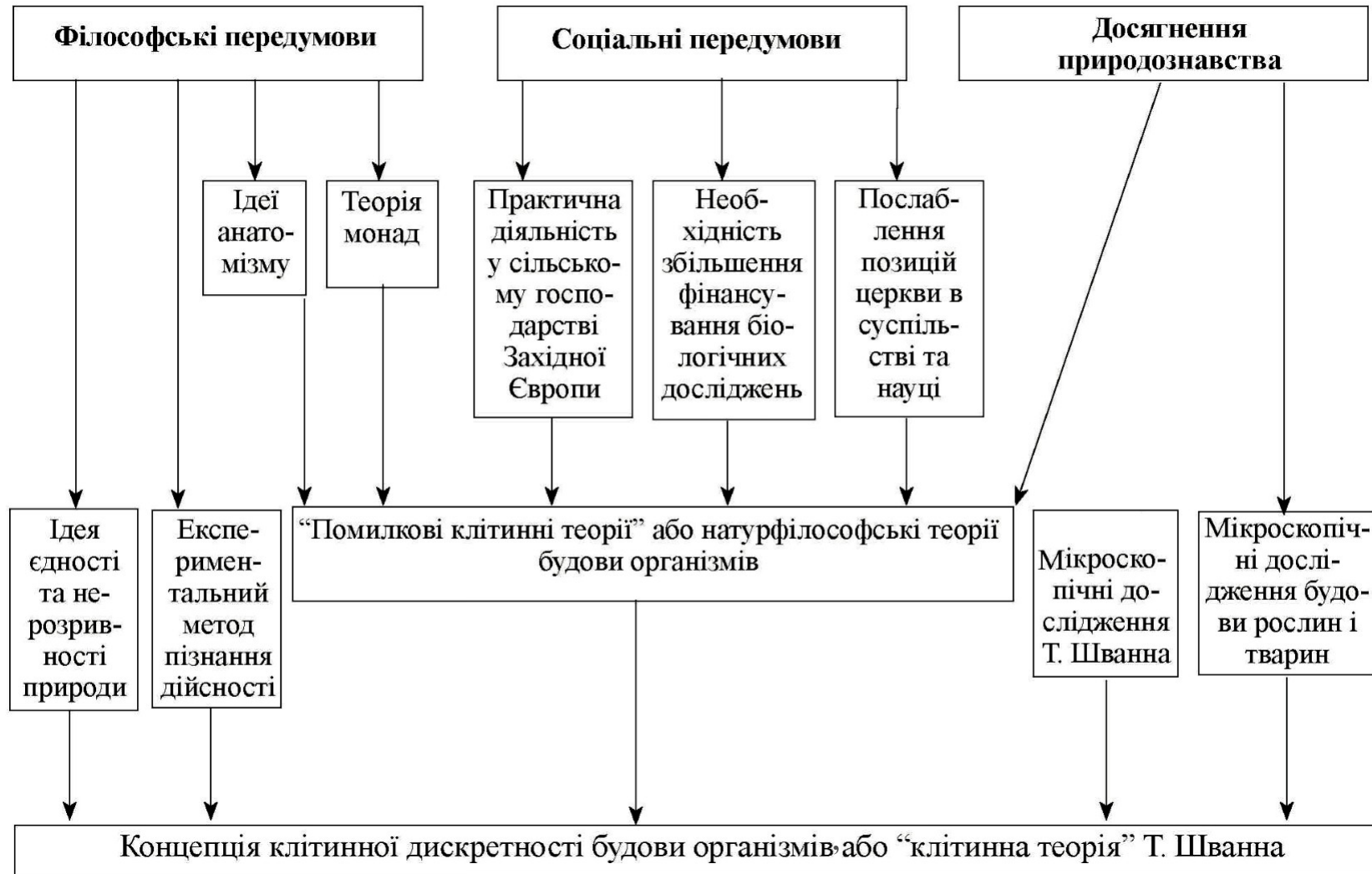
**Епоха Середньовіччя (до середини XVI ст.),** як детальніше покажемо далі, – це час повного занепаду наукових досліджень у Західній Європі. Цьому періоду феодалізму притаманне панування теологічної думки, яка базувалася на позиціях сталості життя, його виникнення за волею Господа Бога. Ці соціальні аспекти в історії біології відобразились повною відсутністю суттєвих наукових досягнень впродовж цього часу. Проте певний технічний прогрес у винаходах приладів для збільшення об'єктів дослідження все ж відбувся.

Отже, говорячи про передумови виникнення клітинної теорії, ми маємо на увазі досягнення суспільства від середини XVII ст. до початку XIX ст. Розгляд цих передумов має велике значення для розуміння того, що процес становлення концепції або теорії є не випадковим. Виникнення того чи іншого теоретичного узагальнення на певному конкретному етапі розвитку науки обумовлено цілим комплексом різноманітних внутрішніх і зовнішніх чинників.

## ***2.1. ВИНИКНЕННЯ ІСТОРИЧНО ПЕРШОГО УЗАГАЛЬНЕННЯ БІОЛОГІЇ: СОЦІАЛЬНІ ТА ФІЛОСОФСЬКІ ПЕРЕДУМОВИ***

Історія біології свідчить, що існувало три групи таких передумов: а саме соціальні, філософські та природничо-наукові, або досягнення природничих наук. Загалом складові цих груп передумов відображені на рис. 2.

Розглядаючи соціальні передумови в даному випадку і надалі, треба мати на увазі, що до них загалом відносять: рівень розвитку виробничих сил суспільства, який обумовлений досягнутим рівнем наукового пізнання; соціальну зацікавленість, суспільну потребу в розробці саме цих питань науки про життя; появу певних груп спеціалістів, становлення наукових шкіл; виокремлення суспільством матеріальних ресурсів на проведення наукових досліджень у певному напрямку; загальну спрямованість наукових досліджень щодо панівного в суспільній свідомості світогляду



*Рис. 2. Історичні передумови виникнення концепції дискретності будови організмів, або клітинної теорії Т. Шванна*

Головними в **соціальних передумовах** розвитку біологічної науки загалом і виникнення клітинної теорії зокрема є три:

1. Практична діяльність у сільському господарстві Західної Європи, що потребувала наукового обґрунтування професіоналами.

2. Збільшення обсягу фінансування біологічних досліджень.

3. Послаблення позицій релігії в духовному житті суспільства XVII-XVIII ст., і як результат – звуження сфери впливу церкви та зростання ролі науки, в тому числі й біологічної.

Оцінюючи розвиток природознавства XVII–XVIII ст. Ф. Енгельс ( видатний філософ XIX ст.) писав: “Природа взагалі не уявлялася тоді чимось таким, що історично розвивається, має свою історію у часі. Для будь – якого більш ґрунтовного вивчення форм органічного життя бракувало обох першооснов – хімії та науки про головну органічну структурну форму – клітину”.

**Філософські передумови** виникнення клітинної теорії можна згрупувати так: ті, що безпосередньо стали фундаментом даної теорії (ідея єдності та нерозривності природи й експериментальний метод пізнання (дослідження дійсності), й ті, що разом із соціальними передумовами і частиною досягнень природознавства стали підґрунтям для “помилкових клітинних теорій”, або натур-філософських теорій будови організмів (див. рис. 2).

*Ідея єдності та нерозривності природи.* Вона втілена в роботах одного з великих французьких матеріалістів XVIII ст. Д. Дідро. Він вказував на існування переходу від неорганічних молекул до органічних, від них – до перегною, від перегною – до рослинного царства, а від нього – до царства тварин, до тіла. На його думку, життя або органічна природа виникла з неорганічної. Д. Дідро стверджував це, посилаючись на модну в той час теорію “самозародження”. Інший філософ – матеріаліст XVIII ст. Ж. Ламберті вказував на можливість виникнення “живих форм” з органічних зародків під впливом зовнішнього середовища. Отже, у XVIII ст. ідея єдності природи, тобто ідея єдності рослин і тварин як представників одного царства – органічної природи, була визнаною серед філософів і окремих груп дослідників-природознавців.

*Експериментальний метод пізнання дійсності.* Автором цього нововведення у філософському пізнанні був Ф. Бекон (1561-1626). У своєму головному творі із цього приводу він писав: “Гола рука і представлений сам собі розум не мають великої сили. Справа робиться за допомогою приладів, які потрібні розуму не менш, ніж руці”. Ідеї Ф. Бекона дали дослідникам можливість застосувати прилади для розширення сфери чуттєвого пізнання.

*Ідеї атомізму, корпускулярності, дискретності (подільності) навколишнього середовища* втілювалися крізь розуміння існування

особливих атомів тепла, холоду тощо, які викликають відповідні чуттєві відчуття, а також існування атомів душі. Правда, трактування дискретних часток (корпускул) було метафізичним і механічним. Стверджувалося, що їх приводять до руху зовнішні для них механічні сили. Усе, що існує, є результатом руху і зіткнення атомів. Для пояснення можливостей зіткнення атомів, які рухаються в порожньому просторі з однаковою швидкістю вводиться поняття спонтанного (внутрішньо обумовленого) “відхилення атомів від прямої лінії”.

*Теорія монад або монадологія (Р. Декарта і Г. Лейбніца).* За цією теорією, в основі природи лежать самостійні духовні (ідеальні) субстанції – монади (від грец. – одиниця, єдине; монади – індивідуальності, що володіють внутрішнім саморухом, діяльністю, силою). Вони взаємодіють одна з одною; кожна з них є частиною і водночас – цілим. Монади активні, сфера їх діяльності – уявлення; матерія – лише вияв цих духовних самостійних сутностей. Неорганічний світ є сполученням нижчих монад; людина є сполученням вищих монад, які мають чітке уявлення і розуміння дійсності. Отже, вся природа – це природа органічна; неживої природи немає.

Інша складова філософських передумов – це натурфілософія.

*Натурфілософія* – це філософія природи. Вона відрізняється від філософії (форми суспільної свідомості, світогляду, системи ідей, поглядів на світ і на місце в ньому людини) предметом (який не має загального характеру і являє собою закономірності розвитку природи) та категоріальним апаратом, а від природознавства – своїми методами пізнання та відсутністю експерименту. Натурфілософія заміняла невідомі їй дійсні зв’язки явищ ідеальними, фантастичними зв’язками й заміщала відсутні факти вимислами, поповнюючи прогалини лише в уяві. При цьому нею було висловлено багато геніальних думок і передбачено багато майбутніх відкриттів, але існувало й багато необґрунтованих теорій.

Натурфілософія відіграла важливу роль у розвитку природознавства, зокрема виникненні клітинної теорії. Натурфілософи робили перші спроби створення загальні теорії будови організмів. Проте теорії або були засновані на помилкових даних, або загалом носили апріорний характер (тобто не були підкріплені експериментально). Тому згодом їх назвали “помилковими клітинними теоріями”. До числа перших належать теорії волокнистої й зернистої будови організмів. Ці теорії можуть бути розглянуті “як сходинки”, по яких наукова думка досягла своєї вершини – сформулювала концепцію клітинної дискретності будови організмів, або “клітинну теорію” (див. рис. 2).

*Сутність теорій волокнистої й зернистої будови організмів.*

1. Загальною елементарною одиницею структури організму є волокно (Неемія Грю (англійський ботанік XVII ст.) увів у ботаніці поняття “волокниста тканина”, яке знайшло своє відбиття і в анатомії людини й тварин тих часів).

2. Воно має вигляд “елементарних циліндрів”, між якими знаходиться “білкові кульки”, які, ймовірно, і об’єднують ці циліндри в тканини організму.

У дійсності волокна, циліндрики й кульки, які описували наприкінці XVIII і початку XIX ст., були артефактами чи викривленнями зображення об’єкта. Це було зумовлено методами виготовлення препаратів для мікроскопії, які застосовувалися в той час (висушування, роздавлювання тканин тощо).

Для цього ж часу характерна поява “помилкових клітинних теорій”, пов’язаних з розповсюдженням в анатомії XVII–XVIII і початку XIX ст. терміну “клітинна тканина”. Цією назвою позначали пухку сполучну тканину за її здатність при нагнітанні повітря утворювати пухирчасті камери – “клітини”. Це були штучні макроскопічні утворення, що не мали нічого спільного із клітинною структурою рослин. Виходячи з того, що термін “клітина” розумівся буквально, його застосовували для найрізноманітніших порожнистих утворів. Тому зіставлення клітинної будови рослин й “клітинної тканини” (клітковини) тварин, які зустрічаються в наукових працях того часу, позбавлені наукового значення.

Цікавим різновидом “помилкової клітинної теорії”, яка носила ширший, але й більш апріорний характер, було узагальнення Каспара Вольфа – “Теорія зародження” (1759 р.). К. Вольф – російський природознавець, ембріолог, засновник принципу епігенезу за яким розвиток розглядається як головний процес появи організму (див. далі розділ 3).

К. Вольф уперше намагався зрозуміти виникнення клітинної структури рослин та якось зіставити розвиток рослин і тварин. Між іншим, справжніх клітин К. Вольф не бачив не тільки у тварин, але й погано бачив їх у рослин. Отже, ідея спільності мікроскопічної структури й законів розвитку рослин і тварин, що вперше з’являється в роботах Вольфа, виявилася гіпотезою, яку автор не міг довести фактично.

Ще одним прикладом “помилкової клітинної теорії” є “клітинна концепція” Лоренцо Окена (1779-1851), типового представника німецької натурфілософії. Цей філософ, ідучи абстрактним шляхом, створив клітинну концепцію, яка пов’язувала в ціле проблему походження й сутності елементарних біологічних систем (саме завдяки Л. Окену виникла традиція зводити питання виникнення життя до походження клітини).

За концепцією Л. Окена, первинний слиз, з якого була утворена вся органічна речовина, є морським слизом. Він виникає як наслідок розвитку планети. Перші органічні тіла (пухирці) з філософської точки зору можуть бути названі інфузоріями. Увесь органічний світ виник з інфузорії. Рослини і тварини – видозмінені інфузорії.

Ф. Енгельс високо оцінюючи підхід Л. Окена як передумову виникнення клітинної теорії, справедливо зазначав: “Окен абстрактним шляхом відкриває протоплазму і клітину, але нікому не спадає на думку розглянути це питання природничо-науковим шляхом – його повинне вирішити мислення. А коли протоплазма і клітина були відкриті, то Окен був всіма забутий”.

## 2.2. МІКРОСКОПІЧНІ ДОСЛІДЖЕННЯ РОСЛИН І ТВАРИН ЯК ПРИРОДНИЧО-НАУКОВІ ПЕРЕДУМОВИ ВИНИКНЕННЯ КЛІТИННОЇ ТЕОРІЇ



*Роберт Гук  
(1635–1703)*

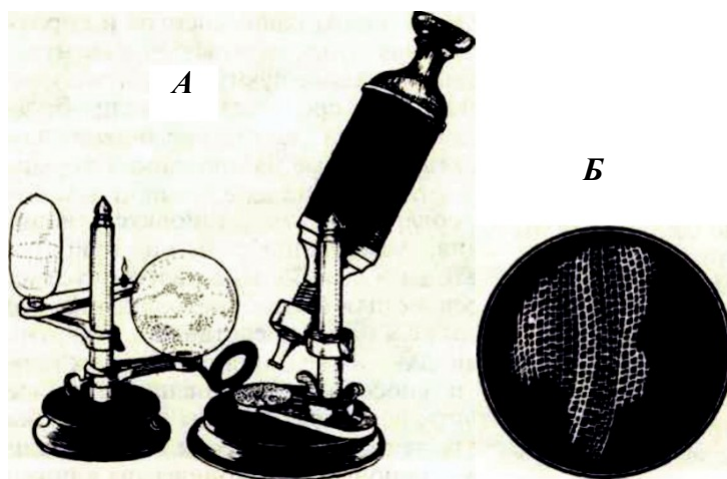
Аналіз історії біології свідчить, що першим мікроскопістом був добре відомий вчений – фізик Роберт Гук, який сформулював закон Гука, і був асистентом Р. Бойля. Він у 1665 році опублікував роботу “Мікрографія, або Фізіологічний опис найдрібніших тіл, досліджених за допомогою збільшувальних лінз”.

Цей “опікун експериментів” – лаборант в Лондонському Королівському товаристві – на власному мікроскопі розглядав поздовжні й поперечні зрізи корка, зацікавившись, чому він легкий.

Розглядаючи зріз цієї мертвої рослинної тканини через сконструйований ним мікроскоп, який мав конденсор і 40-кратне збільшення, він знайшов осередки, схожі на бджолині стільники. Окремий осередок Гук назвав *cellula* - “клітиночка”. Гук підрахував кількість “cells” (“little boxes”) на зрізі. Їх виявилось 127 млн. 127 тис.

Про дослід, який він провів за допомогою власного мікроскопа, Р. Гук написав таке: “Я узяв добрий чистий корок і гострим, як бритва, складаним ножом відрізав від нього шматок; при цьому утворилася надзвичайно гладка поверхня, яку я взявся досить старанно вивчати під мікроскопом. Ця поверхня видалася мені порис-

тою; проте я не міг так добре роздивитися її, щоб стверджувати, що це насправді пори... За допомогою того ж гострого складаного ножа я зрізав із згаданої гладкої поверхні надзвичайно тонкий шар корка, помістив його на чорне предметне скло і, направивши на нього світло від сильної плоско-опуклої лінзи, зміг дуже чітко побачити, що весь цей шар пронизаний порами і нагадує бджолині сті-



*Мікроскоп Роберта Гука (А), за допомогою якого він вивчав мікроскопічну будову пробки, і зроблений ним малюнок (Б) (за Свенсоном, Уебстером, 1980).*

лькини, але що ці пори мають різні розміри... ці пори, або клітини, не дуже глибокі, а складаються з безлічі дрібних коробочок, утворених з однієї довгої пори і розгородженої свого роду діафрагмами. Подібна будова властива не тільки корковій; за допомогою свого мікроскопа я виявив, що серцевини бузини або практично будь-якого іншого дерева, серцевина порожнистих стебел очерету і деяких інших рослин – фенхеля, моркви, чортополоху, воросянки, папоротей тощо, мають приблизно той самий малюнок, який я виявив раніше в корковій”.

Отже, сам термін “клітина” був введений більш як 300 років тому. Між іншим це не було відкриттям клітини. Сам дослідник не надав значення описаній ним “клітинній будові” живої системи. Проте він досліджував будову багатьох рослин. Завдання Р. Гука було іншим – показати можливості нового приладу – мікроскопа. І це зрозуміло, адже дослідник був фізиком.

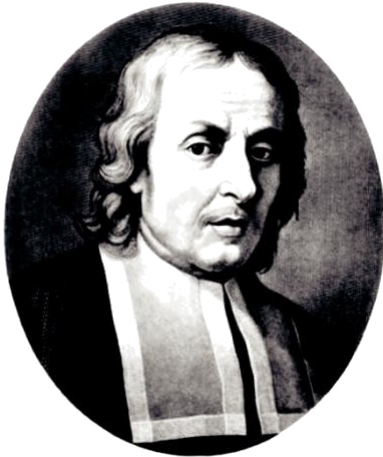
Антоніо Левенгук і Марчелло Мальпігі – ще два видатні прізвища, які варто поставити поряд з прізвищем Р. Гука. Вони були натуралісти, які свідомо планували свої дослідження. За допомогою недосконалого в ті часи мікроскопа і вони відкрили багато нового про світ живого. Так, М. Мальпігі практично одночасно з Р. Гуком вперше роздивився в мікроскопом різноманітні органи тварин. Учений також побачив трахеї в комах, лімфатичні тільця селезінки, а Мальпігі тіль-



*Антоній Левенгук (1632-1723)*

ця), клубочки артеріальних капілярів (мальпігієві тільця нирок), органи виділення павуко-





*Марчелло Мальпігі*  
(1628-1694)

подібних, багатоніжок і комах (мальпігієві судини), шар шкіри ссавців, за рахунок якої вона росте (мальпігієві шари). Окрім того, М. Мальпігі, як і Р. Гук, бачив “осередки”, “пухирці” і “мішечки” в мікропрепаратах рослин за допомогою мікроскопа, що збільшував у 180 разів.

Учений А. Левенгук (1632–1723) найпопулярніший мікроскопіст серед трьох зазначених вчених. Його велика заслуга в тому, що він першим побачив у мікроскоп “світ тваринок” – світ одноклітинних.

А. Левенгук – нідерландський натураліст, один із засновників мікроскопії та мікробіології. Він шліфував скельця і виготовляв мікроскопи, зібрав велику колекцію оптики: у нього було 419 лінз (деякі з гірського кришталю), 247 мікроскопів і 172 лупи. Об’єкти Левенгук освітлював за допомогою увігнутого дзеркала.

Про Левенгука пишуть, що він був касиром, бухгалтером, вартувим судової палати, торговцем сукном. Членом Лондонського Королівського товариства він став за таких обставин. У 1673 р. доктор Де Грааф – член Лондонського Королівського товариства – послав секретарю цього товариства лист, у якому повідомив про Левенгука і його мікроскоп. Королівське товариство зв’язалося з Левенгуком, почалося листування.

У 1675 р. Левенгук побачив одноклітинних найпростіших – “анімалькул”, мікроорганізмів, що рухалися, у краплі озерної води. У 1677 р. разом зі студентом Я. Гаммом він відкрив сперматозоїди (“тваринки сперми”) і зробив їх малюнки.

Члени Королівського товариства не вірили даним Левенгука. 15 листопада 1677 р. Роберт Гук заявив, що йому нарешті вдалося за допомогою найновішого мікроскопа роздивитися в перцевому настої безліч найдрібніших істот. У Королівського товариства існував девіз “Не вір словам”. Тому його члени уважно розглянули препарати Гука, а після цього був складений особливий протокол, який підписали фізик Р. Гук і ботанік Н. Грю.

У 1678 р. Левенгук опублікував листи про “animalcula viva” – “живих тваринок”, яких він бачив за допомогою свого мікроскопа в настоях і в зубному нальоті. У 1680 р. Левенгука обрали членом Королівського товариства. У 1683 р. він уперше розглянув еритроцити і замалював їх.

Досліди трьох видатних мікроскопістів на рубежі Середньовіччя й епохи Відродження в науці залишилися непоміченими. Більш того, історія біології першої чверті ХІХ століття свідчить,



що навіть учені, особливо анатоми, які досліджували організацію тканин тварин, “дуже рідко зверталися до потужнішого мікроскопа, та і то без значного успіху” (вислів Карла Бера, першовідкривача клітинної будови яйця – яйцеклітини – ссавців з праці “Історія розвитку тварин”). Більш того, парадокс того часу полягав у тому, що в природознавстві, яке практично не користувалося мікроскопом, існувала гістологія тварин (у примітивній формі). Так, уже в 1801 р. один із французьких анатомів (Марі Франсуа Ксав’є Біша) виділив і описав 21 різновид тваринних тканин. Він припустив, що органи тварин утворюються шляхом комбінації різноманітних тканин, яким він надавав статус елементарних структур. У цьому випадку в основу класифікації були покладені їх фізіологічні функції, а не особливості мікроскопічної будови. Разом з тим, ці дослідження розглядають як передумови виникнення клітинної теорії.

Історія біології першої третини ХІХ ст. містить низку оригінальних ідей та мікроскопічних досліджень організмів, які довели їх клітинну будову

Серед них можна назвати такі:

- ідея про те, що всі рослини утворені з тканин, а останні – з клітин (Брісо – Мірбе, початок ХІХ ст);
- ідея про те, що клітинну будову мають разом з рослинами і тварини (Ж.-Б. Ламарк, 1809);
- відкриття ядра в яйцеклітині птахів (Я. Пуркін’є, 1825);
- узагальнення про те, що ядро мають усі рослинні і тваринні клітини (Я. Пуркін’є, 1837);
- відкриття яйцеклітини у ссавців (К. Бер, 1827);
- узагальнення “всі рослини складаються з великої кількості осередків” (Горянов, 1827);
- опис ядра в клітині рослин (орхідеї), застосування щодо нього терміна "nucleus" (Р. Броун, 1831);
- систематичні й широкомасштабні дослідження клітинної організації тварин (лабораторія І. Мюллера);
- опис клітин епітелію кишкових ворсинок та інших різновидів епітелію (Я. Генлі, 1837);
- узагальнення “всі рослини складаються з клітин, клітина – основна структурна одиниця життя” (М. Шлейден, 1838).

Отже, мікроскопічна анатомія рослин і тварин мала в 30-х роках ХІХ ст. значний фактичний матеріал, який стосувався опису окремих клітин і будови різноманітних тканин. Немало тому сприяв і успішний розвиток мікроскопічної техніки. Щодо визначення поняття “клітина”, то вже до початку ХІХ ст., завдяки появі вдосконалених мікроскопів і розробки методів фіксації й фар-

бування клітин, уявлення про клітинну будову організмів одержали загальне визнання. Однак у визначенні клітин, значенні їхнього вмісту та їхніх стінок, походження клітин та їхньої ролі в організації організму залишалося ще багато незрозумілого.

### **2.3. КОНЦЕПЦІЯ КЛІТИННОЇ ДИСКРЕТНОСТІ БУДОВИ ОРГАНІЗМІВ, АБО “КЛІТИННА ТЕОРІЯ” Т. ШВАННА**



Фінальний етап створення “клітинної теорії”, точніше концепція клітинної дискретності будови організмів (якщо виходити із сучасних визначень цих понять), тісно пов’язані з двома прізвищами – Матіаса Шлейдана (1804-1881) і Теодора Шванна (1810-1882).

Розглянемо детальніше події цього історичного часу і внесок цих учених у формування клітинної теорії.

У 1838 р. була опублікована стаття М. Матіаса Шлейдана “Матеріали до фітогенезу”, де (1804-1881) висвітлено загальноприйняті на той час уявлення про клітину як основну структурну одиницю будови рослин. У ній дослідник порушує дуже важливе питання про те, як утворюються нові клітини. При цьому він висуває **неправильну “теорію”** вільного утворення клітин з безструктурної речовини (теорія цитобластоми).

Згідно цієї теорії, з найдрібнішої зернистості спочатку конденсуються ядрця, а навколо них утворюються ядра; ядро є “цитобластоною” – тим, що утворює клітини, при цьому в процесі розвитку клітини ядро може зникати.



*Теодор Шванн  
(1810–1882)*

Т. Шванн, який у 30-х роках ХІХ ст. почав плідно працювати в лабораторії Югана Петера Мюллера (видатного німецького фізіолога того часу, що заснував цілу школу мікроскопічних досліджень), познайомився з результатами дослідження М. Шлейдена в 1837 р. ще до їх опублікування. Перед тим І. Мюллер доручив своєму учню виконати роботу для енциклопедичного словника – обробити статті з анатомії (про будову судин, гематоци, виділення сечі й шкірну секрецію). Парале-

льно Т. Шванн вів самостійні мікроскопічні дослідження спинної струни амфібії, хрящових клітин, які часто бувають вакуолізованими, набряклими, нагадуючи ззовні клітини рослин. Імовірно, що саме вивчення хряща привело Т. Шванна до думки про аналогії в будові тваринних і рослинних клітин. Зіставлення хрящових клітин із клітинами рослин зробив уже сам І. Мюллер у своїй монографії про круглоротих. Але від простої констатації зовнішньої подібності до ідеї про структурну ідентичність рослин і тварин було дуже далеко.



Після знайомства з ідеями М. Шлейдена про роль ядра в процесі утворення рослинних клітин, Т. Шванн, поєднавши їх зі своїми дослідженнями, зміг побачити не тільки аналогію в будові, але й гомологію, яка полягала в єдності походження, а саме в єдиному принципі утворення клітин. Так формувалися головні ідеї майбутньої клітинної концепції, що були покладені у основу книги Т. Шванна “Мікроскопічні дослідження”. У ній Т. Шванн констатує, що, по-перше, загальною елементарною структурою тварин і рослин є клітина, по-друге, клітини тварин і рослин цілком гомологічні за своїм розвитком й аналогічні за функціональним призначенням. Тому саме вихід друком книги Т. Шванна необхідно розглядати як момент створення клітинної теорії, а Т. Шванна варто визнати її творцем.

Інше апріорне припущення про загальну відповідність клітин тварин клітинам рослин було обґрунтоване Т. Шванном шляхом доказу ідентичності процесу утворення клітин в тканинах хорди і хряща та в тканинах рослин. Цитата з першої частини книги дає уявлення про логіку міркувань Т. Шванна. Так, у висновку до цієї частини він писав таке: “Детальне вивчення *Chorda dorsalis* і хрящів привело нас до висновку, що основні особливості їх будови і розвитку подібні до самих процесів у рослин... саме стосовно одної і тої самої тканини вдалося показати, що вона не тільки виникає з клітин, але й те, що в цих клітинах під час їх розвитку

спостерігаються такі ж явища, як і в рослинних клітинах. Отже, зникла основна відмінність між тваринним і рослинним царствами – різниця в будові”.

Але, щоб обґрунтувати свою тезу про єдність двох царств живих організмів, Т. Шванн повинен був довести, що більшість або всі тваринні тканини розвиваються з клітин. Друга частина книги присвячена обґрунтуванню клітинної природи цих тканин.

Внесок М. Шлейдена у створення клітинної концепції був таким. З одного боку, він вплинув на формування Т. Шванном загальної ідеї клітинної будови організмів, спрямував його думку на осмислення значення ядра як основної ознаки життя. З іншого – вплив М. Шлейдена мав негативний характер: Т. Шванн не критично сприйняв його неправильне уявлення про вільне новоутворення клітин (теорію цитобластоми). Спробу відновити ідеї утворення клітин за Шлейденом і Шванном були покладені в основу “ нової клітинної теорії ” О. Б. Лепешинською, яку можна розглядати як відображення часів “ лисенківщини ” в історії цитології. Ці історичні події в історії вітчизняної генетики будуть висвітлені далі.

Отже, аналіз літературних джерел довів провідну роль Т. Шванна як творця першого загальнобіологічного узагальнення. Саме цьому вченому біологія повинна завдячити тому, що ще в ХІХ столітті узагальнення фактичного матеріалу про будову тварин і рослин дало змогу сформулювати найважливіше загальнобіологічне положення про єдність двох царств живого – тварин і рослин.

Концепція клітинної дискретності будови організмів була визначним біологічним узагальненням. Ф. Енгельс відніс її до трьох найважливіших наукових відкриттів, які забезпечили суттєвий прогрес природознавства в ХІХ ст. У листі до Карла Маркса (видатний німецький філософ ХІХ ст.) в 1858 році Ф. Енгельс писав: “ Головний факт, що призводить до революції у всій фізіології і робить можливим порівняльну фізіологію – це відкриття клітини... ”

Дійсно, зі створенням цієї концепції стали можливими не тільки структурно-морфологічні, але і порівняльно-морфологічні дослідження. Більше того, у біології вся проблема гомології з відкриттям клітинної будови набула зовсім нового, генетичного і онтогенетичного звучання, що базувалося на загальності походження й відповідності морфологічних структур.

**Концепція клітинної дискретності будови організму, або “клітинна теорія”, яка вперше чітко була сформульована Т. Шванном, не тільки відобразила морфологічну єдність органічної природи, вона стала тією основою, на якій був закладений фундамент сучасної біології як самостійної природничої дисципліни.**

ліни. Разом з тим, її головні ідеї мали багато недоліків, які, виходячи з позицій сучасної біології, чітко помітні:

- усі організми складаються з однакових за суттю частин, саме із клітин;

- клітини ці утворюються й ростуть за однаковими, за суттю, законами;

- загальний принцип розвитку елементарних частин організму – клітиноутворення. Спочатку є безструктурна субстанція, що лежить або усередині вже існуючих клітин, або між ними. У цій субстанції за певними законами утворюються клітини;

- кожна клітина в певних межах є індивідум, якимось самостійним цілим... Але ці індивідуми діють спільно так, що виникає гармонійне ціле. Усі тканини складаються із клітин або різним чином утворюються із клітин;

- процеси, що відбуваються в клітинах.., можуть бути узагальнені так: 1) виникнення нових клітин; 2) збільшення в розмірах наявних клітин; 3) перетворення клітинного вмісту; 4) виведення з клітин продуктів виділення й ресорбція;

- для пояснення клітиноутворення важливі явища, що стосуються угруповань молекул у клітину, їх можна назвати пластичними явищами... По-друге, явища, що стосуються хімічних змін.., їх можна назвати метаболічними.

Безумовною заслугою Т. Шванна, незважаючи на певні суттєві недоліки положень його “теорії”, є те, що йому вдалося чітко висловити ідею про клітину як основну структуру живих істот, а саме:

- усі тканини рослин і тварин складаються з клітин;

- усі клітини цих організмів мають загальний принцип розвитку, тобто виникають тим самим шляхом;

- кожна клітина має самостійну життєдіяльність; організми рослин і тварин – це підсумкова життєдіяльність клітин.

Отже, саме ці положення можна розглядати як **положення концепції клітинної дискретності будови організмів Т. Шванна**. Звертаємо увагу, що в існуючій науковій літературі з історії біології узагальнення, що було зроблено цим вченим, певно, у зв'язку з його величезним значенням для розвитку біології, не називають концепцією. Ми називаємо його так, щоб чітко визначити його статус, по-перше, у категоріях сучасного теоретичного знання (див. Передмову), по-друге, для окреслення його місця в теоретичних узагальненнях цитології, які мають кілька складових. **Концепція Т. Шванна** – перша з них.

## 2.4. ВІД “КЛІТИННОЇ ТЕОРІЇ” Т. ШВАННА ДО СУЧАСНОЇ КЛІТИННОЇ ТЕОРІЇ

*Вірхов Рудольф  
(1821–1902)*

“Клітинна теорія”, або концепція Т. Шванна сприяла бурхливому розвитку мікроскопічних досліджень у біології, становленню цитології як певної галузі біологічного знання. Наступний розвиток історично першого узагальнення біології відбувався за кількома напрямками досліджень. На рис. 3 ми наводимо ці напрямки і окреслюємо деякі з основних переваг кожного з них.



В історичний період перетворення “клітинної теорії” Т. Шванна на сучасну клітинну теорію особливу увагу слід звернути на роль в цьому процесі Рудольфа Вірхова (1821-1902) – видатного німецького природознавця, медика, анатома й патолога.

Він своїм крилатим висловом "Omnis cellula e cellula" (“Клітина від клітини”) в 1855 році підвів ризик під вже оформленим розумінням того, що у тварин і у рослин нові клітини завжди виникають з попередніх шляхом клітинного поділу. Але заслуга Р. Вірхова не тільки в цьому. Цей дослідник намагався проаналізувати пи-

тання про специфіку життя саме з позицій клітинної його організації, тобто позначити загальнобіологічний статус клітини і, відповідно, концепції клітинної дискретності будови організмів, або “клітинної теорії”, як історично першого основного узагальнення біології. Так, за Вірховим, усе життя пов’язане з клітиною, яка є структурною складовою і функціональним носієм життя.

Сутність наукових позицій Р. Вірхова:

„ більша частина тварин розмножується яйцями, а кожне яйце – це одна клітина;

„ будь-яка істота, що розвинулася, є “внутрішня безліч” – результат діяльності окремих частин, які повинні містити в собі щось як загальне, так і особливе (подібне діалектичне уявлення про загальне і особливе призвело Р. Вірхова до важливішого висновку: тайна індивідуальності в різниці утворення і первинних властивостях окремих клітин або їх груп, із сучасних позицій – набору генів у статевих клітинах);

„ принципи єдності життя можна провести систематично крізь всю область рослинних і тваринних організмів, якщо об’єднати по-



няття про структурну й функціональну неподільність одиниці живого з клітиною.

У своїй “Целюлярній патології” Р. Вірхов (1855 р.) мав на меті довести, що все життя як у здоровому, так і в хворому організмі, як у тварин, так і в рослин складається з життя клітин. У 1858 році вчений оприлюднив своє вчення, відповідно до якого кожен патологічний процес є наслідком порушень у клітині: “Вся патологія є патологією клітин. Організм – сукупність живих клітин, що організовані подібно державі”.

Логіка розвитку біології, що проявилась поширенням клітинного принципу організації на фізіологію, призвела до двох наслідків. По-перше, клітинна теорія остаточно поширилася в біології ХІХ ст., фізіологія була її останнім завоюванням; по-друге, перенесення акцентів з вивчення цілого на його частини, яке проявилось в 50-і рр. ХІХ ст. у працях Р. Вірхова і М. Ферворна, започаткувало целюлярно-аналітичний напрямок біологічних досліджень (наукові дослідження, у яких проблема розглядається з позицій клітинної будови організмів). Цей напрямок мав успіх як в аналізі морфогенезу і пов’язаних з ним важливіших проблем біології, так і у вивченні фізіологічних процесів на рівні організму

Завершуючи розгляд ролі Р. Вірхова в становленні клітинної теорії, необхідно звернути увагу на те, що саме завдяки цьому науковцю вона одержала завершену форму і перетворилася на справжню теорію. Її постулати стали відображати закономірність організації (не тільки будови) будь-якого організму. Отже, сучасна клітинна теорія, що є другою складовою сучасних теоретичних цитологічних узагальнень, має такі основні положення:

- клітина – елементарна одиниця живого, поза клітиною не-має життя;
- клітини різних організмів гомологічні за своєю будовою;
- розмноження клітин відбувається шляхом поділу вихідної клітини – *omnis cellula e cellula*;
- багатоклітинні організми є ансамблями клітин, поєднаних у цілісні інтегровані системи тканин і органів, підпорядковані й пов’язані між собою міжклітинними, гуморальними механізмами регуляції [див. Ченцов, 1995].

З робіт Р. Вірхова починається новий етап в історії вивчення клітини. Вивчають структуру клітини, її склад. Виходячи із сучасних уявлень, основна одиниця живого – клітина – являє собою якусь фізичну сутність: такі властивості живого, як здатність розмножуватися, видозмінюватися й реагувати на подразнення у



*Рис. 3. Перетворення клітинної теорії Т. Шванна на сучасну клітинну теорію*

дрібніших одиницях матерії не виявляються. (Ми можемо шляхом центрифугування розбити клітину на частини і вивчати її окремі функції, подібно до того, як фізики розщеплюють атом.) При цьому виявляється, що органели клітини здатні протягом деякого часу виконувати багато її функцій: поглинати кисень, зброджувати цукор й навіть створювати нові молекули.

Але ці процеси самі по собі не є життям, як і поведінка субатомних часток не еквівалентна оцінці цілого атома. Зруйнована клітина вже не здатна існувати безмежно довго. Віруси мають дрібніші розміри й простішу будову, ніж клітини, проте вони не можуть жити незалежно, тобто поза клітинами, у яких вони паразитують.

Порівняно з атомом і молекулою, клітина – одиниця, що має набагато більші розміри й складнішу організацію. Вона – окремий мікрокосм, що має чіткі межі, усередині яких відбуваються безперервні хімічні процеси і безперервний потік енергії. За звичайних температур хімічно інертна клітина мертва. Тому цитологи намагаються ідентифікувати існуючі типи клітин, зрозуміти їхню організацію й структуру виходячи з їхньої активності та їхніх функцій і розглядають клітину не тільки як щось цілісне (як, наприклад, одноклітинна бактерія), але і як складову частину найскладніших органів і систем органів багатоклітинних організмів.

Вивчення системної організації клітини як окремий напрямок теж має місце в сучасній цитології (клітинній біології). Провідні вчені – цитологи сучасності порівнюють організацію клітини з організацією цілого організму, маючи на увазі її системність. “Тваринний організм може бути поділений на низку систем та підсистем, які забезпечують виконання цілого ряду основних життєвих функцій... У даному випадку ці системи в основному монофункціональні й незамінні. В організмі всі вони відіграють вагомую роль – його життя стає неможливим при зупинці будь-якої із цих систем. Подібна картина характерна і для клітин як елементарних живих систем... Том у, розглядаючи клітину як цілісну, неподільну систему, ми можемо заради класифікації внутрішньоклітинних процесів і структур, які пов’язані з ними, все ж відокремити підсистеми (або системи другого порядку, розглядаючи саму клітину як систему першого порядку), кожна з яких відповідає за специфічні клітинні функції” [див. Ченцов, 1995].

Враховуючи досягнення клітинної біології, різні автори неоднаково формують положення сучасної клітинної теорії.

Так, науковці, що розглядають статус цього теоретичного узагальнення цитології в шкільному курсі біології, наводять такі:

✎ *визначення поняття “клітина”*. Клітина – елементарна жива система, основа будови, життєдіяльності, розмноження й індивідуального розвитку прокариот і еукариот;

✎ *утворення клітин у процесі індивідуального розвитку*. Нові клітини виникають тільки шляхом поділу існуючих клітин;

✎ *клітина і організм*. Клітини можуть бути самостійними організмами, у яких відбуваються усі процеси життєдіяльності (прокариоти і протисти). Усі багатоклітинні організми складаються з клітин і міжклітинної речовини. Ріст і розвиток багатоклітинного організму – наслідок розмноження однієї або декількох вихідних клітин;

✎ *функції клітини*. У клітинах здійснюються: 1) зворотні процеси, що повторюються: а) обмін речовин – хімічні реакції; б) надходження і виділення речовин, подразливість, рух; 2) незворотній процес розвитку і пов'язаний з ним процес диференціювання;

✎ *еволюція клітини*. Клітинна організація виникла на зорі життя і пройшла довгий шлях еволюції від без'ядерних форм (прокариот) до ядерних (еукариот) – одноклітинних, колоніальних і багатоклітинних [див. Комісаров, 1991].

Аналіз наведених положень свідчить про те, що сформульовані вони не зовсім коректно: деякі з них виступають як поодинокі випадки, деякі можна розглядати як не зовсім доказові, а деякі не узагальнюють явище, про яке йдеться. Загалом наведена сучасна клітинна теорія у такому вигляді має менш чітку побудову, ніж у попередньому варіанті.

К. Свенсон і П. Уебстер у своєму посібнику з цитології “Клітина” стверджують, що сучасні знання про організацію клітини ґрунтуються на таких положеннях:

✎ *життя існує тільки у формі клітин; організми складаються з клітин; активність даного організму залежить від активності його клітин (кожної зокрема і всіх разом); клітина являє собою ту основну одиницю, через яку відбувається поглинання, перетворення, запасання, використання речовин і енергії та в якій зберігається, переробляється і реалізується біологічна інформація;*

✎ *в основі безперервності життя лежить клітина. Положення про генетичну безперервність стосується не так клітини, як деяких її дрібних компонентів – генів і хромосом, а також генетичного механізму, який забезпечує передачу речовин спадковості наступному поколінню. Природа вірусів підтверджує концепцію про те, що клітина загалом являє собою основну одиницю спадковості. Вірусна частинка має гени і хромосоми, але вона не спроможна до самовідтворення без допомоги клітини, в якій “існує”;*

✎ *існує залежність між структурою і функцією. Це останнє положення іноді називають принципом компліментарності; воно означає, що упорядкована поведінка й упорядковані структури глибоко і щільно пов'язані, й що всі біологічні функції клітин від-*

буваються в організованих певним чином клітинних структурах і за сутністю детермінуються цими структурами [див. Свенсон, Уебстер, 1980].

Запропоновані в такому розширеному варіанті положення клітинної теорії не співпадають з визначенням поняття “теорія”. Вони містять повторення, наприклад, якщо констатується, що життя існує лише у формі клітини, то зрозумілим є той факт, що організм складається з клітин і його активність пов’язана з клітиною. Автори, на нашу думку, забувають, що положення описових теорій – це насамперед теоретичні словесні узагальнення, тобто речення, яке містять думку в стислому вигляді.

Той самий посібник із цитології наводить ще одне тлумачення положення клітинної теорії: “Розглядаючи живий світ на клітинному рівні, ми виявляємо його єдність: єдність будови – кожна клітина містить ядро, яке занурене в протоплазму; єдність функції – обмін речовин загалом подібний у всіх клітинах; єдність складу – головні макромолекули у всіх живих істот складаються з одних і тих самих малих молекул. Для створення різноманіття живих систем природа використовує дуже обмежену кількість будівельних блоків. Проблема різноманіття структури і функцій, проблема спадковості і проблема виникнення різноманіття видів вирішується дуже економним шляхом – використанням невеликої кількості будівельних блоків, які організовані у специфічні макромолекули... Кожній макромолекулі притаманна особлива функція... Улаштування машини точно відповідає тій функції, яку вона виконує. Ми можемо захоплюватися нею, але не повинні втрачати голову. Якщо жива система не виконувала б свого завдання, вона перестала б існувати. Нам необхідно просто дізнатись, як вона це робить” [див. Свенсон, Уебстер, 1980].

У такому вигляді складно говорити про структуру теорії відносно сучасної теорії організації організмів. Наведений текст можна, на нашу думку, розглядати лише як певне тлумачення її положень або виклад її сутності.

Проаналізувавши зазначений підхід у розкритті положень сучасної клітинної теорії, ми дійшли висновку: незважаючи на певні некоректності та нечіткість у формулюваннях, загалом тлумачення одного з основних теоретичних біологічних узагальнень містить одну дуже важливу думку, яка нечітко прописана в попередніх працях. Вона полягає в тому, що сучасна клітинна теорія констатує сталі моменти організації живого, тобто виступає як елемент теоретичного знання.

У другій половині ХХ і на початку ХХІ століть сучасна клітинна теорія обумовила виникнення наукового напрямку, який набув особливої потужності й дав можливість дізнатися про найінтимніші механізми життя.

Так, стало відомо, що події клітинно-молекулярного рівня організації матерії лежать в основі розвитку живого організму. Процес ембріогенезу, наприклад, у тварин є ніщо інше, як перетворення клітини в багатоклітинну структуру, у якій вагоме значення для успішної життєдіяльності мають міжклітинні взаємодії. В основі регуляції різноманітних функцій організму тварин і людини, яка здійснюється нервовою і ендокринною системами, також лежать клітинно-молекулярні події. Так, природа процесу збудження і закономірності його розповсюдження по нервовій системі значною мірою пов'язані з плазматичною мембраною нервових клітин. Тонкі механізми роботи ендокринної системи зумовлені клітинно-молекулярними процесами, які відбуваються між гормонами й різними клітинами (клітинами-мішенями) багатоклітинного організму.

Адаптація живого організму до несприятливих екологічних умов також починається з клітинного рівня. Більш того, у клітині розташовуються два захисні механізми організму від згубного впливу чинників навколишнього середовища – **репаративна система ДНК і апатозна система** (детальніше див. далі). Особливості спадковості та мінливості ознак всього організму зумовлені непростими, до кінця нез'ясованими генними процесами. (Нагадаємо, що гени – це фрагменти клітинних структур – хромосом).

Матеріальною основою еволюції є мутації та рекомбінації генетичної інформації. Загальновідомо, що вони – події клітинно-молекулярного рівня.

Перелік досягнень молекулярно-біологічного напрямку дослідження живого наведений у чисельних літературних джерелах (деякі з них наведені в списку літератури до посібника). Ці дослідження зумовили в зазначений історичний період виокремлення із цитології окремої науки – молекулярної біології клітини, яку можна розглядати і як гілку сучасної цитології (клітинної біології), і як складову сучасної генетики, що містить молекулярну генетику (див. далі розділ 2). Молекулярна біологія та молекулярна генетика, взаємодіючи, суттєво поглибили наші знання про послідовність і взаємоузгодженість різноманітних метаболітичних процесів, пов'язаних з компонентами клітини, які були вкрай необхідними людству для розуміння сутності життя. Доказом тому є ціла низка Нобелівських премій у сфері медицини й фізіології, що їх одержали вчені, які досліджували різноманітні питання молекулярної біології та генетики:

✎ Х'ю Фредерік, Френсіс Крік, Джеймс Уотсон (1962) за відкриття молекулярної структури ДНК і її ролі у передачі спадко-вих ознак організмів;

✎ Жак Люс'єн Моно, Франсуа Жакоб, Анре Львов (1965) за дослідження регуляції генної активності (модель оперону);

✎ Хар Корана, Роберт Холлі, Маршал Ніренберг (1968) за розшифровку генетичного коду і його функцій у синтезі білка;

✎ Ерл Сазерленд (1971) за відкриття клітинного медіатора цАМФ і його ролі в механізмі дії гормону;

• Джордж Паладе, Крістіан де Дюв,

Альберт Клод (1974) за праці у сфері струк-

тури й функціональної діяльності клітини;

✎ Балтимор Д., Дульбекко Р., Темін Х. М. (1975) за дослідження взаємодії онкогенних вірусів з генетичним матеріалом клітини, відкриття фермента (зворотної транскриптази);

✎ Арбер В., Натане Д., Сміт Х. (1978) за відкриття рестриктаз та їх застосування в молекулярній генетиці;

✎ Фредерік Сенгер (1980) за дослідження властивостей нуклеїнових кислот і створення ефективного методу розшифрування первинної структури ДНК;

✎ Барбара Мак-Клінток (1983) за відкриття мобільних генетичних елементів;

✎ Бішоп Дж. М., Вармус Х. (1989) за дослідження клітинних механізмів онтогенезу;

✎ Дієго Аспунзі, Роберт Гелландер, Роберт Ледерман, Роберт Лейвенсон, Роберт Меллорі, Роберт Річардсон, Роберт Селвін, Роберт Сміт, Роберт Уайт, Роберт Якобі (1990) за відкриття мембрани;

• Роберте Р., Шарп Ф. (1993) за відкриття первинної структури гену;

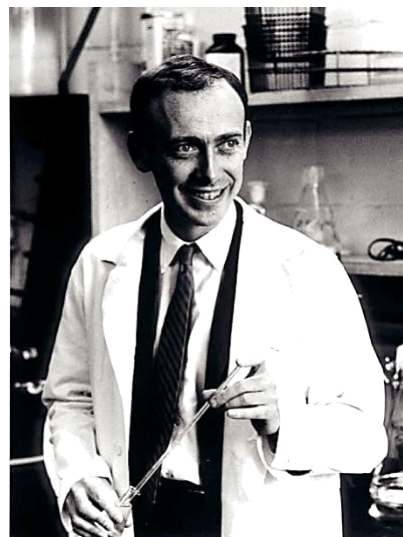
✎ Вишаус Е. Ф., Льюїс Е. Б., Нюслайн-Фольхард Х. (1995) за дослідження генетичної регуляції раннього ембріогенезу;

✎ Дохерті П., Цинкернагель Р. (1996) за дослідження механізму розпізнавання імунною системою чужорідних клітин;

✎ Прузінер С. (1997) за відкриття пріонів;

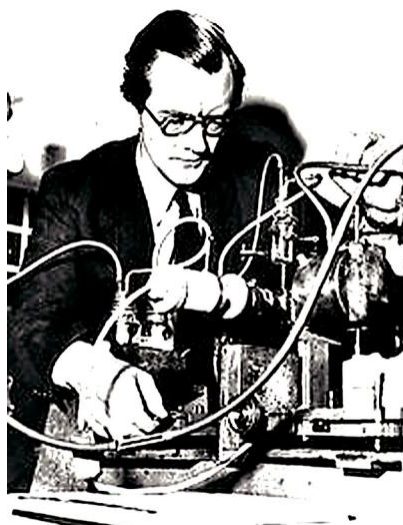
✎ Феркголт Р., Ігнарро Л., М'юрад Ф. (1998) за відкриття ролі оксиду азоту як сигнальної молекули в серцево-судинній системі.

Разом з тим, спрямованість окреслених досліджень сприяла усуненню з уваги вчених клітини як елементарного цілісного системного утворення живого і призвело до того, що метаболічні механізми і процеси, пов'язані з ними, стали розглядатися окре-



*Джеймс Уотсон*

*(н. 1928)*



*Морис Уїлкінс*

*(1916–2004)*



мо, а не в контексті та в межах клітинної організації, унікальних властивостей живого, що повністю виявляються лише на рівні цілісної клітини.

## **2.5. УЯВЛЕННЯ ПРО СИСТЕМНУ ОРГАНІЗАЦІЮ КЛІТИНИ ЯК СКЛАДОВУ ТЕОРЕТИЧНИХ УЗАГАЛЬНЕНЬ ЦИТОЛОГІЇ**

Атрибут життя – системність та ієрархічність його організації, про який йтиметься в розділі 5 нашого посібника, де міститься концепція структурних рівнів життя, повинен бути притаманний і клітині. Певно, тому сучасний розвиток біології (друга половина ХХ ст. – початок ХХІ ст.) дозволяє разом з концепцією Т. Шванна та сучасною клітинною теорією до історично першого узагальнення науки про життя включити і уявлення про організацію клітини як біосистеми. Дослідження в цьому напрямку не є широкомасштабними на сучасному етапі розвитку клітинної біології. Виходячи з зазначеного, наші роздуми із цього приводу, які будуть викладені далі, не розглядаються нами як безпомилкові. Цілком вірною, певно, є тільки постановка самого питання про системну організацію клітини, яке впливає із загальної закономірності системної та ієрархічної організації будь-якої форми життя і бажання виділити певні взаємозв'язки, що лежать в основі уявлень про наступність, яка існує між цитологічними теоретичними узагальненнями і концепцією структурних рівнів живого. А підкреслення такої наступності для різних основних теоретичних узагальнень біології в процесі їх генезису є основною метою нашого посібника.

Розгляд клітини як біосистеми переносить певні положення концепції структурних рівнів живого на найдрібніший рівень життя – клітинний, тобто певним чином поглиблює його положення, відображає взаємозв'язок теоретичних узагальнень біології і, відповідно, світу живого загалом.

Перехід учених від вузьких досліджень окремих складових клітини і окремих метаболітичних процесів, що забезпечують певні механізми життя, до розгляду цих складових і процесів у взаємозв'язку логічно приводить до формування (дослідження) системних принципів організації клітини. Виділення таких принципів дозволяє побачити перспективу вирішення безлічі питань стосовно інтимних боків життя (його механізмів), які становлять у ХХІ столітті один з основних напрямків розвитку сучасної біологічної науки про життя, а також практичне застосування цих



знань у сільському господарстві та медицині. Саме цей напрямок досліджень, на думку філософів біології, – шлях до відтворення і вивчення цілісності такого складного явища матеріального світу, яким є життя.

Незважаючи на те, що системна організація клітини є явищем не просто зрозумілим, а й закономірним, треба звернути особливу увагу на наступне. Клітина є унікальною живою системою, на рівні якої життя колись почалося і яка забезпечує його неперервність на Землі протягом досить довгого часу.

Особливість системної організації клітини, порівняно з іншими системами (вищих ієрархічних рівнів живого), у тому, що вона забезпечує упорядкування хаотичних молекулярних процесів, які є основою життя, представляють її механізми. Розгляд цих аспектів організації клітини чи системоутворювальних моментів її організації – дуже важлива проблема клітинної біології. Її розв'язання дозволить розкрити певні механізми перетворення “хаосу на порядок” в живих системах, що розглядаються **синергетикою як основа існування Всесвіту**.

Синергетика виникла в 70-х роках ХХ століття як новий міждисциплінарний напрямок наукових досліджень, який мав на меті виокремити єдину основу існування матеріального світу (і живого, і неживого). Один з її засновників Г. Хакен зазначає, що синергетика вивчає процеси “від морфогенезу у біології, деяких аспектів функціонування мозку до флатера крила літака, від молекулярної фізики до космічних масштабів еволюції зірок, від м'язового скорочення до “вздуття” конструкцій” [див. Хакен, 1980]. **Синергетика значною мірою спирається на ідеї, методи і принципи некласичної фізики** (нелінійної термодинаміки нерівноважених процесів, на досягнення, що одержані під час розв'язання задач нелінійної теорії коливань у радіотехнічних системах), **намагається знайти загальні методи для дослідження процесу самоорганізації** (процесів виникнення і розвитку упорядкованих структур у відкритих, нерівноважених системах).

Під **самоорганізацією** взагалі розуміється процес, у ході якого створюється, відтворюється або вдосконалюється організація складних динамічних систем. Самоорганізація відбувається за рахунок перебудови (розбудови) існуючих та утворення нових зв'язків між елементами. Її відмінною особливістю є спрямований, але разом з тим і природний, спонтанний характер. Процеси самоорганізації відбуваються під час взаємодії системи з навколишнім середовищем, але водночас відносно незалежні від неї [Прігожин, 1991].

З позицій ідей синергетики, на наш погляд, клітина як системне утворення є ідеальним об'єктом для дослідження механізмів перетворення хаосу (хаотичного існування молекул у клітині) на порядок (її системну організацію в складі живої матерії), тобто механізмів біологічної самоорганізації.

Виокремлюють три типи процесів самоорганізації. Перший – **самозародження організації**, тобто виникнення із сукупності цілісних об'єктів нової цілісної системи зі своїми специфічними закономірностями (наприклад, у біології генезис багатоклітинних організмів з однієї клітини (зиготи) або виникнення двох нових клітин з однієї під час клітинного поділу). Другий тип – **процеси, завдяки яким система підтримує певний рівень організації під час зміни зовнішніх і внутрішніх умов її функціонування** (так, відносно живої природи – це сукупність різноманітних метаболітичних процесів, кількість та якість яких суттєво змінюються при взаємодії живої системи з довкіллям). Третій тип самоорганізації пов'язаний **з удосконаленням та саморозвитком таких систем, які спроможні накопичуватися і використовувати минулий досвід**. Приклад такого типу організації, стосовно живого, може бути процес диференціювання клітин, у якому має місце зміна часової організації клітини в процесі виникнення в неї спеціалізованих функцій, притаманних певному різновиду тканин.

Синергетика пояснює самоорганізацію систем як сукупний результат взаємодії в них протилежних тенденцій, таких як нестійкість та стабільність, безлад і порядок, дезорганізація та організація, випадковість та необхідність. При цьому синергетика принципово відрізняється від класичної фізики, яка своїм другим законом (принципом) підкреслює незворотний хід подій в ізольованих системах в напрямку розсіяння, розосередження речовини та енергії, спрощення систем, встановлення статистичного безладу, який призводить до тупикового, безвихідного стану вихідної системи.

У класичній фізиці навіть там, де спеціально не вводиться поняття ізольованої системи, у дійсності воно інтуїтивно використовується та імпліцитивно присутнє під час виведення тих рівнянь, які відображають відповідні закони. У термодинаміці врівноважених процесів закони формулюються саме для таких ізольованих систем. Тільки тут діє закон збереження енергії і закон зростання ентропії. Але всі реальні фізичні системи є до певної міри відкритими, вони обмінюються із середовищем речовинами, енергією та інформацією. Тому завжди виникає проблема, у якій мірі закони, сформульовані для ізольованих систем, можуть бути застосовані для вивчення відкритих систем.

Не тільки фізичні системи є відкритими, такими по суті є всі ті системи, які існують у навколишньому середовищі і мають будь-яку природу. Особливого значення в цьому контексті набувають дослідження функціонування біологічних систем з точки зору фізичних законів. Але для біологічних систем їх відкритість має

принципове значення. Якщо, вивчаючи фізичні системи, дослідники часто з високим ступенем узагальнення можуть використати ідеалізацію ізольованої системи, то для біологічних систем це неможливо. Будь-яка жива система, як і сукупність таких систем, функціонують у взаємодії із середовищем.

Будь-яка, у тому числі й біологічна система, ізольована від доступу енергії ззовні, прямує до стану рівноваги – найбільш ймовірного стану, який досягається, коли ентропія дорівнює нулю. Прикладом врівноваженої системи є кристал. Протилежні за типом системи називаються відкритими. Вони (неврівноважені системи) принципово відрізняються від врівноважених, або закритих, систем такими рисами:

1. Система реагує на зовнішні умови.
2. Поведінка системи випадкова і не залежить від початкових умов, але залежить від передісторії розвитку.
3. Приплив енергії створює в системі порядок, і відповідно, зменшує ентропію.
4. Система спроможна до біфуркацій – зламу в розвитку системи.
5. Системі властива когерентність, тобто система веде себе як єдине ціле і в тому випадку, коли вона є вмістилищем сильнодіючих сил.

Попри те, що сили молекулярної взаємодії діють на короткі відстані (порядку  $10^4$  см), система структурується таким чином, що кожна молекула “інформована” про стан системи в цілому.

Разом з тим, будь-яка система може знаходитися у врівноваженому й неуврівноваженому станах, які суттєво відрізняються один від одного. Порівняльна характеристика цих станів наведена у таблиці 1.

Синергетика з кібернетикою і неklasичною фізикою (термодинамікою неуврівноваженою) особливу увагу приділяють відкритим (неврівноваженим) системам. (Такими є усі живі системи.) Вони виходять з того, що у Всесвіті відбувається еволюція в напрямку виникнення більш складних форм. Окрім опису функціонування відкритих систем, синергетика намагається показати, як з хаосу виникає різноманіття форм складно організованої дійсності. Вона перекидає місток між фізикою і біологією, бо проблема розвитку складноорганізованих систем – це центральна проблема біології, зокрема теорії біологічної еволюції. Саме в цій теорії і показано, як із простих форм виникають складніші, яким чином виникає необхідність спрямованості змін від простих до все більш і більш складних, від одноклітинних до багатоклітинних, і нарешті, до вищих представників флори і фауни.

**Порівняльна характеристика станів системи.**

Неврівноважений стан	Урівноважений стан
Система “адаптується” до зовнішніх умов, змінюючи свою структуру	Для переходу з однієї структури до іншої необхідні сильні збурення або зміни гравітаційних умов
Безліч стаціонарних станів	Один стаціонарний стан
Чутливість до флуктуацій або коливань (невеликі впливи призводять до суттєвих наслідків, внутрішні флуктуації стають значними)	Нечутливість до флуктуацій
Неврівноваженість – джерело порядку (усі частини діють узгоджено) і складності	Молекули функціонують незалежно одна від одної
Фундаментальна невизначеність поведінки системи	Поведінку системи визначають лінійні залежності

Синергетика для фізичних процесів ставить і вирішує аналогічну задачу Увесь хаос – це найпростіший стан фізичної системи, і з’ясувати, яким чином хаос народжує порядок, – це і означає дослідити питання про виникнення складного з простого, виявити закони неорганічної еволюції, які б допомогли об’єднати її з біо-логічною. Так, академіком Н. Моїсеєвим запропонована концепція універсального еволюціонізму матеріального світу (живого й неживого), в основі якої лежать три емпіричні узагальнення або “дарвінівська тріада”: мінливість (хаотичність або невизначеність), спадковість (залежність теперішнього і майбутнього від минулого), добір (конкуренція усіх можливих форм структури, котрі закладені у системі) [див. Моїсеев, 1989].

Існування системної організації клітини, в основі якої лежать неуврівноважені системи (молекулярні процеси), теж демонструє еволюцію простих форм (систем S-субстрат + E- фермент → P- продукт біохімічної реакції) у більш складні (клітину). Вона дозволяє підтвердити, а можливо, і показати специфічні механізми самоорганізації такої складно організованої системи, як клітина, яка є елементарною одиницею життя й унікальною біосистемою, з котрої починається життя.

Виходячи із синергетичного підходу і визначаючи клітину як елементарну біосистему, ще раз звернемося до загального визна-

чення поняття “система” і окреслимо її властивості, які містить системологія (наука, що вивчає загальні закономірності існування систем у Всесвіті). З’ясуємо, наскільки організація клітини відпо-відає визначенню і властивостям систем взагалі.

З позицій системології **під системою** розуміють сукупність взаємодіючих між собою елементів, об’єднаних виконанням певної загальної функції (тобто формують єдине ціле), яка не зводиться до функції її компонентів. Клітина повністю відповідає визначенню системи, бо є цілісним елементарним утворенням, якому притаманні властивості живого, разом з тим, сукупність функцій її елементів менша, ніж функції цілісної клітини. Вона характеризується не тільки складом елементів (органел, включень та інших компонентів), але і наявністю між ними постійних зв’язків певної структури. Її елементи – це компоненти системи, які мають певну структуру, пов’язану з виконанням ними певних функцій як складових цілісності – клітини. Так, наприклад, ком-плекс Гольджі у зв’язку зі своїм призначенням у клітині (своєрідний колектор речовин, що синтезуються) має відповідну будову, що відрізняє його від інших анаболітичних органел. Він має цис-полюс (“початок”) і транс-полюс (“кінець”), які мають відмінну будову: перший складається з дрібних пухирців, другий – з ваку-оль. Між цими полюсами розташовані ущільнені цистерни. Фун-кціонує апарат Гольджі у напрямку від цис- до транс-полюсу.

Системологія виокремлює такі характеристики систем:

- (1) **наявність інтегральних якостей** (системність), тобто таких якостей, які не властиві жодному з окремо взятих елементів, що утворюють систему;
- (2) **наявність основних елементів**, компонентів, частин, з яких утворюється система (алфавіт системи);
- (3) **наявність функціональних характеристик системи** загалом і її окремих компонентів;
- (4) **наявність комунікативних властивостей системи**, що виявляється у двох формах: у формі взаємодії з середовищем і у формі взаємодії даної системи із суб- і суперсистемами, тобто системами нижчого або вищого порядку, відносно яких вона виступає як частина (підсистема) або як ціле;
- (5) **історичність**, спадкоємність або зв’язок минулого, теперішнього і майбутнього в системі та в її компонентах.

Аналіз наукової літератури дозволяє зробити висновок про те, що кожна із зазначених характеристик системи притаманна клітині.

1. Клітині характерні всі властивості живого, у той час як окремі її компоненти всіх їх не мають.

2.Клітина має свій алфавіт, тобто основні складові, характерні всім клітинам.

3.Клітині властиві функціональні характеристики загалом і компонентів зокрема.

4.Комунікативні властивості клітини добре проявляються в тому, що вона одночасно сама безпосередньо і як рівень цілісного організму взаємодіє з навколишнім середовищем.

5.Одиниці живого притаманна історичність, бо з клітинної теорії відомо, що клітина може виникнути тільки від клітини.

Керуючись існуючою в сучасній системологічній науці класифікацією системних об'єктів, автор розглядає клітину як реальну, ультраскладну, динамічну, мобільну, відкриту, імовірнісну, самовідтворювальну, самокеровану (саморегулюючу) систему.

Разом з тим, у системній організації клітини повинні знайти своє відображення конкретні ознаки живої системи і положення концепції структурних рівнів живого (див. розділ 5). Виходячи із цього і спираючись на інформацію з літературних джерел, нам необхідно довести наявність наступних особливостей організації **клітини як біосистеми:**

1.Клітина – це єдине ціле, що має системну та ієрархічну організацію.

2.Така організація забезпечує клітині цілісність під час взаємодії з довкіллям.

3.Ця організація обумовлена наявністю різноманітних взаємозв'язків між компонентами клітини, які забезпечують перетворення “хаосу” молекулярних процесів на “порядок” системної організації структурно-функціональної одиниці живого.

Розглянемо, як доводяться перші два положення в науковій літературі. Так, за Афанасьєвим, **клітина є цілісною біосистемою**, по-перше, тому що вона має три підсистеми: ядро, цитоплазму й оболонку, які взаємопов'язані між собою. По-друге, її окремі компоненти взаємодіють в процесі свого функціонування, і, по-третє, клітина спроможна як цілісне утворення реагувати на зовнішній вплив. При цьому звертається увага на провідну роль ядра, яке здійснює суттєвий вплив на хід обміну речовин та енергії в клітині загалом і в цитоплазмі зокрема. Від змін у ядрі значною мірою залежать зміни різних ланок обміну амінокислот, азотистих основ, органічних кислот, вітамінів тощо. Ядро впливає і на ферментні властивості компонентів цитоплазми, наприклад, мітохондрій. Уплив ядра на обмін у цитоплазмі, на білковий син-

тез здійснюється безпосередньо нуклеїновими кислотами та коферментами нуклеотидного типу.

В ядрах зародкових клітин міститься ДНК, яка є основним “відповідальним” за спадкову інформацію – програму життя клітини та організму загалом. Клітина є полем для дії молекул ДНК та зв’язку між ДНК і синтезом білка, їх органічної взаємодії. Особливо великий вплив має ядро на білковий синтез в цитоплазмі на етапі транскрипції спадкової інформації, в той час як наступний етап декодування генетичної інформації здійснюється в цитоплазмі відносно самостійно. Разом з тим, цитоплазма розглядається як доволі самостійна підсистема в цілісній клітині: вона спроможна хоча б деякий час без участі ядра виконувати певні життєві функції. Дві підсистеми, як і всі компоненти клітини, щільно взаємодіють у процесі своєї життєдіяльності. Так, безперервно йде обмін речовин і енергії між ядром та цитоплазмою, при цьому зміна швидкості обміну у цитоплазмі викликає зміну обміну ядерних компонентів. Цей обмін не результат простої дифузії, а складний процес. У клітині відбувається рух матеріалу з ядра в цитоплазму – і навпаки. За допомогою цього руху здійснюється контроль ядерної активності з боку цитоплазми. Наприклад, фотосинтетична активність в цитоплазмі листя, що пов’язана з необхідністю інтенсифікації білкового синтезу, викликає збільшення кількості або розмірів ядерця.

За Афанасьєвим, окрім підсистем клітини, взаємодіють між собою і окремі компоненти клітини. “Взаємодія різноманітних компонентів клітини чітко виявляється у функціонуванні мітохондрій і протоплазми, які, виконуючи головну енергетичну роль, утворюють і активують амінокислоти, що сприяє підготовці їх до синтезу білків, який має місце в інших органелах” [див. Афанасьєв, 1986].

Системна організація клітини ще раз доводить, що зв’язки, взаємодії компонентів, які визначають біологічну специфічність клітини, не можна розглядати тільки як хімічні або будь-які інші, окремо взяті. Це складний синтез різноманітних зв’язків, який володіє якісною специфікою щодо простіших зв’язків фізико-хімічного характеру.

На сучасному етапі розвитку клітинної біології механізми взаємозв’язків різноманітних компонентів вивчені недостатньо, між іншим, цілком імовірно, що сукупність процесів життєдіяльності клітини може повністю здійснюватися тільки в результаті взаємодії всіх її частин, що життєдіяльність є функцією всієї клітини як єдиного цілого.

Подальший розвиток уявлень про існування певних підсистем в клітині мав місце під час розгляду організації клітини з по-

зицій головних метаболітичних процесів в ній. У зв'язку із цим в клітині виокремлюють “функціональні системи (апарати) клітини” [див. деДюв, 1987; Ченцов, 1995; Быков, 2000]. Під *функціональною клітинною системою* розуміють групу структурних компонентів клітини, які функціонують в клітині разом. Таких систем в клітині можна виокремити п'ять: мембранна чи вакуолярна, білоксинтезуюча, опорно-рухова, енергоутворювальна система і спадковий апарат (рис. 4) .

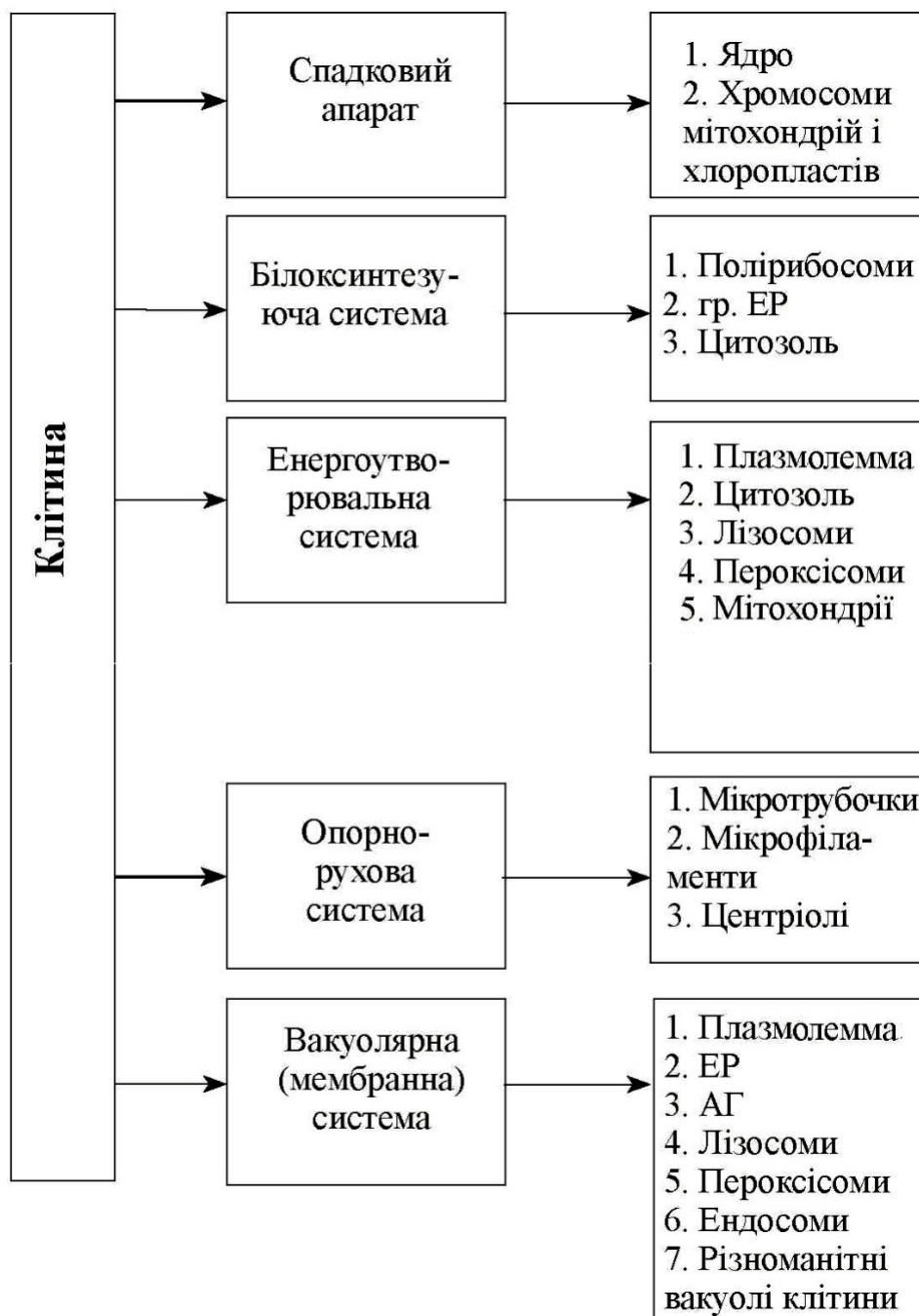


Рис. 4. Функціональні клітинні системи та їх складові



За рис. 4, функціональні клітинні системи безпосередньо пов'язані з певними функціями в клітині: складною сукупністю анаболітичних і катаболітичних реакцій, у тому числі й білковим синтезом, енергоутворенням, опорно-руховими процесами, що відображають складне функціонування генетичної інформації (геному) в клітині. Отже, здійснюється принцип взаємозв'язку структури з функцією, опис організації клітини реалізується крізь компліментарність. Особливу увагу слід звернути на те, що в даному випадку цілісна клітина представлена як утворення, яке більше, ніж сума його складових (їй притаманна більша кількість властивостей, ніж сумі її компонентів).

Переносячи уявлення про ієрархічний принцип побудови природи (див. розділ 5) на організацію клітини, ми пропонуємо розглядати її теж як ієрархічне утворення, що не суперечить синергетичним положенням і висновку про те, що клітина – одиниця життя. Дійсно, у структурному й функціональному відношеннях з клітинних компонентів можна збудувати своєрідну піраміду, яка має п'ять відповідних підсистем (рис. 5).



*Рис. 5. Схематичне зображення "ієрархічної" організації клітини*

Кожна з підсистем має свої складові. (1) – (4) підсистеми відображають морфологічну ієрархію клітини, (1) і (5) – функціональну (див. рис. 4).

(1) Добре відома підсистема. Вона представляє поділ клітини на три великі частини, котрі, однак, працюють разом і забезпечують цілісність клітини.

(2) Охоплює морфологічно меншу, ніж попередня підсистема, частину клітини, тому що розглядає організацію тільки цитоплазми.

(3) Охоплює меншу, ніж друга підсистема, частину клітини. Органели загального призначення є у всіх клітинах, органели спеціального призначення – тільки в спеціалізованих, тобто таких, які виконують особливі функції, наприклад, нейрон, м'язова клітина тощо.

(4) Охоплює меншу, ніж третя підсистема, частину клітини: тільки органели загального призначення. Катаболізм – сукупність реакцій розщеплення з наступним вивільненням енергії, тому до органел катаболізму і синтезу АТФ можна віднести лізосоми, пероксисоми, мітохондрії. Анаболізм – сукупність реакцій біосинтезу речовин з поглинанням енергії, і тому до цих органел відносяться ендоплазматичний ретикулум, апарат Гольджі, рибосоми. Хлоропласти є одночасно органелами й анаболітними, і синтезу АТФ.

(5) Підсистема складається з функціональних клітинних систем, перелічених раніш. Особливістю складу функціональних клітинних систем є їх структурно-функціональні зв'язки. Прикладом морфологічних зв'язків може бути гранулярний ендоплазматичний ретикулум, який входить до двох систем: білоксинтезуючої та мембранної. Плазмалема – трьох систем: мембранної, енергоутворюючої (бере участь у I етапі вивільнення енергії) і опорно-рухової (як складова війок і джгутиків) (рис. 4). Функціональні зв'язки мають між собою практично всі функціональні системи. Так, АТР, яка синтезується в енергетичній системі, йде на функціонування всіх інших систем. Білок, який утворюється в білоксинтезуючій системі, використовується всіма іншими системами для побудови і роботи (ферменти, які працюють у них, – білки чи їх комплекси з іншими органічними сполуками). Спадковий апарат містить інформацію і утворює субодиниці (частини) рибосом для функціонування білоксинтезуючої системи. Більш того, дві означені системи працюють як єдине ціле під час декодування генетичної інформації: два етапи цього процесу пов'язані відповідно зі спадковим апаратом (транскрипція) і білоксинтезуючою системою (трансляція).

Запропонована вище піраміда підсистем клітин еукаріот свідчить, можливо, про своєрідну структурну й функціональну підпорядкованість її складових.

Отже, доведення того, що і в клітині має місце певний ієрархічний зв'язок компонентів, суттєво розширює наші уявлення про цілісність клітинно – організменного рівня життя й організацію живих систем загалом.

Ще одним доказом системної та ієрархічної організації клітини є її **спроможність реагувати на будь-який, навіть невеликий, зовнішній вплив як єдине ціле – комплексом однотипних реакцій**. При цьому помічено, що первинні зміни, які відбу-

ваються в клітині, слабо пов'язані з природою зовнішнього чинника. Така певна сукупність однакових реакцій у відповідь на дію невеликих доз зовнішніх чинників одержала назву “неспецифічний адаптаційний клітинний синдром” [див. Браун, Моженок, 1987].

Цікавим є той факт, що однією з особливостей клітини як цілісної системи є зворотність деяких процесів, що відбуваються в ній. Після того, наприклад, як клітина відреагувала на зовнішній вплив, вона повертається до початкового стану. Але в клітині є і незворотні процеси, які реєструються за інших різновидів зовнішніх впливів. Отже, зазначену зворотність не можна розглядати як абсолютну.

Прикладом того, як клітина, яка складається з багатьох компонентів, відповідає на зовнішній вплив як єдина цілісна система, може виступати процес синтезу білка, що регулюється, наприклад, у прокаріот на рівні транскрипції за схемою Нобелівських лауреатів Ф. Жакоба і Дж. Моно (модель оперону).

За цією схемою сигнал про початок білкового синтезу клітина одержує із зовні у вигляді зміни субстрату травлення. У результаті цього в цитоплазмі посилюється синтез сАМР (цАМР), яка утворюється з АТР. сАМР бере участь у багатьох клітинних процесах у відповідь на різноманітні зовні- та внутрішньоклітинні події. Ця сполука розглядається як внутрішньоклітинний медіатор. Далі запускається цілий ланцюг процесів, які йдуть один за одним. Утворюється складний комплекс між сАМР і білком – активатором катаболізму (сАМР+САР) → цей комплекс приєднується до ділянки про-мотора поблизу місця прикріплення РНК-полімерази → сприяє утриманню останньої на промоторі → починається транскрипція на структурних генах оперону, які відповідають за синтез ферментів на рибосомах, що розщеплює певний травний субстрат. Таким чином зміна навколишнього середовища активізує спочатку процеси в цитоплазмі (синтез сАМР, утворення комплексу сАМР+САР), далі розгортає процеси, пов'язані зі зміною активності генетичної інформації, а після цього активізує процеси, які йшли на рибосомах (синтез первинного білка). Завершується процес участю цитозолу, у якому первинний білок дозріває, тобто утворює більш складні рівні структурної організації своєї молекули. Якщо взяти до уваги, що в прокаріотичній клітині транскрипція і трансляція на одному і тому ж самому опероні йдуть разом, тобто на різні ділянки на полім-РНК, яка утворюється на структурних генах, одразу “сідають” рибосоми, котрі здійснюють процес трансляції і практично одразу утворюється первинний білок, який під впливом полярних молекул води “згортається” в цитоплазмі, то відповідь клітини як цілісного утворення на зовнішній вплив стає ще більш зрозумілою.

Якщо певний субстрат зникає з навколишнього середовища, описані вище процеси припиняються завдяки тому, що в клітині існує відповідна система регуляції, забезпечена узгодженою роботою цитоплазми й бактеріальної хромосоми.

Найбільш складним у висвітленні проблеми організації клітини як біосистеми є **доведення існування в ній різноманітних зв'язків її елементів (компонентів системи), які обумовлюють перетворення “хаосу на порядок”**, тобто упорядкованої певним чином організації живого об'єкта. Як свідчить аналіз літератури, дослідження в цьому напрямку мають фрагментарний характер і недостатньо спираються на позиції системології. Між іншим, виходячи з останніх, між елементами системи можуть бути відокремлені: зв'язки взаємодії; генетичні зв'язки, коли один елемент системи виступає як основа для появи іншого; зв'язки перетворення, тобто перехід компонента з одного стану в інший; зв'язки побудови, або структурні; зв'язки функціональні, що забезпечують життєдіяльність; зв'язки розвитку, що забезпечують якісну зміну станів об'єкта; *зв'язки управління, які є різновидом функціональних зв'язків чи зв'язків розвитку.*

Фахівці розглядають останні як системоутворювальні зв'язки. Разом з тим, усі окреслені різновиди зв'язків теж беруть участь у формуванні системи. Хоч у клітині і спостерігаються всі зазначені різновиди зв'язків, ми особливо увагу звернули на останній різновид. Нас особливо цікавило, які особливості організації клітини обумовлюють саме зв'язки керування або провідні системоутворювальні зв'язки. Такі зв'язки пов'язані з певними особливостями організації клітини.

Зазначені особливості чи системоутворювальні фактори, котрі обумовлюють, забезпечують перехід “хаосу у порядок” в клітині і, відповідно, забезпечують зв'язки керування між елементами системи (клітини), є найбільш цікавими в організації клітини – першої живої системи, на рівні якої реєструються всі властивості життя. У її межах, на нашу думку, такі системоутворювальні фактори обумовлені наявністю в ній певних компонентів або їх функцій

Аналіз філософської літератури і наукових джерел із проблем клітинної біології дозволив виокремити в організації клітини наступні системоутворювальні фактори (особливості організації), які обумовлюють зв'язки управління в біосистемі “клітина”. До них ми відносимо:

- функціональну взаємодію морфологічних частин і функціональних систем клітини;

- об'єднувальну роль цитозолу в цитоплазмі;
- наявність в цитозолі трабекулярної сітки, що виконує певні функції;
- непостійність будови певних структур клітини;
- особливу кореляційну функцію мембран у клітинних процесах;
- молекулярні механізми кореляції суттєвих біохімічних процесів у клітині.

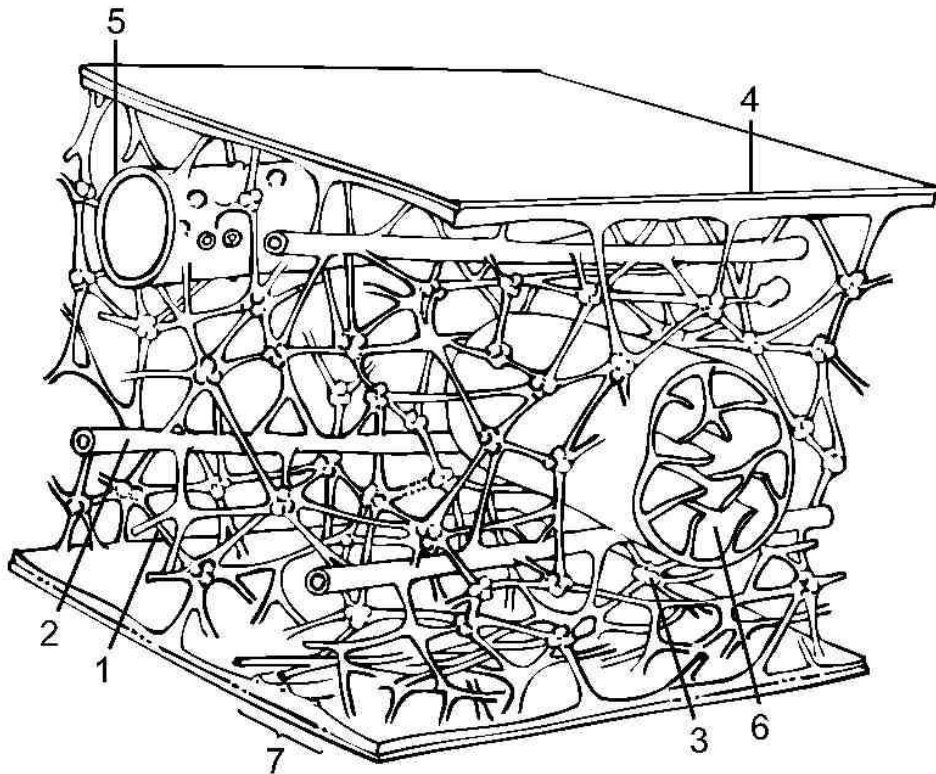
Розглянемо детальніше кожну з окреслених особливостей організації клітин, починаючи з другої (перша вже розглянута раніше).

У клітині *об'єднувальна роль цитозолу* є найменш дослідженим аспектом клітинної життєдіяльності, певно, у зв'язку з тим, що реалізується вона суто крізь молекулярно-транспортні шляхи цитоплазми, взаємодію продуктів метаболізму окремих органел і загалом функціональних систем тощо. Виходячи із цього, у літературі з цитології лише констатують цей аспект життєдіяльності клітини, як такий, що обумовлює існування клітини як біосистеми, але механізми його реалізації все ще залишаються повністю не розкритими.

Наступний механізм упорядкування біохімічних процесів (який забезпечує перехід “від хаосу до порядку”) пов'язаний з особливим утвором клітини еукаріот – *трабекулярною сіткою цитозолу* (рис. 6). Ця система дуже динамічна: вона може порушуватися за зміни зовнішніх умов, чутлива до зниження температури, може зникати під час поділу тощо. Отже, легко реагувати на різноманітні чинники середовища зміною або повним знищенням своєї структури.

У структурно-функціональному плані цей компонент клітини досліджений недостатньо. На електронно-мікроскопічних знімках в клітині еукаріот вона має вигляд гомогенної або тонкозернистої речовини з низькою електронною густиною. Вона була знайдена за допомогою мегавольтного мікроскопа в цитозолі еукаріотичних клітин. Її погано видно на ультратонких зрізах, але вона добре виявляється як трьохмірна структура під час дослідження цілих клітин. Трабекулярна система – це сітка з тонких фібрил (2-3 см товщиною), які перетинають цитоплазму в різних напрямках і пов'язують між собою всі внутрішньоклітинні компоненти: мікротрубочки, різноманітні фібрилярні структури, мембранні органели і плазматичну мембрану. У місцях перетину або поєднання кінців трабекул (перетинок) сітки розташовуються групи рибосом (полісоми). У такий спосіб цитозоль клітини еукаріот поділяється на окремі зони або комірки. Загалом система тонких ниток розділяє цитозоль на дві фази: полімерну, збагачену білками, і рідку – у проміжках між трабекулами. Трабекулярна система складається з різних білків, які утворюють один з одним складні комплекси. Біль-

шість трабекул пов'язані з мікротрубочками та мікрофіламентами і, ймовірно, утворюють разом з ними клітинний скелет.



*Рис. 6. Трабекулярна сітка цитозолу. 1 – трабекулярні нитки, 2 – мікротрубочка, 3 – полісоми (групи рибосом), 4 – клітинна мембрана, 5 – ендоплазматична сітка, 6 – мітохондрії, 7 – мікрофіламенти (за Ченцовим, 1995)*

Функціональна роль трабекулярної системи полягає не тільки у створенні і підтримці внутрішньоклітинного каркасу, але і в правильній організації ферментів у об'ємі цитоплазми. Можливо, вони включені в цю сітку і закономірно орієнтовані таким чином, що один з ферментів може “передавати” субстрат наступному в ланцюгу метаболізму [див. Ченцов, 1995]. У такий спосіб здійснюється часова кореляція біохімічних процесів. Зазначений різновид кореляції може здійснюватися трабекулярною сіткою ще й тому, що її “комірки” можуть сприяти підвищенню ймовірності зустрічі двох молекул (S і E), які, рухаючись у цитоплазмі клітини хаотично, на якийсь час випадково опиняються в одній “комірці”.

Отже, особливості організації клітини забезпечують певну кореляцію молекулярних процесів. Енциклопедичний словник **під кореляцією** розуміє взаємозв'язок, взаємозалежність, співвідношення предметів або понять. Кореляція виникає за умови,

*коли залежність однієї ознаки від іншої ускладнюється наявністю послідовності (черги) випадкових факторів.* [Советский энциклопедический словарь, 1985].

Піднімаючись угору сходинками ієрархії функціонального порядку в біосистемах, неминуче приходять до клітини, тканини, органів, систем органів, організму тощо. Кореляція в цій черзі набуває більш сталого і жорсткого характеру настільки, що її місце займає, на думку Дж. Карері, причинний зв'язок [див. Карері, 1985]. Науковець звертає увагу на те, що на рівні клітини, яка теж є сукупністю, на перший погляд, неорганізованих складових, останній різновид зв'язку ще відсутній.

Клітина, як будь-яка біосистема, постійно знаходиться під впливом зовнішніх факторів, які постійно підвищують ступень хаосу в упорядкованій клітинній системі. Том у вона повинна мати пристосування, призначені повертати її до впорядкованого стану, кореляції у функціонуванні розрізнених складових. До найважливіших з них, на наш погляд, належить трабекулярна сітка, спроможна фіксувати окремі компоненти клітини в певних її місцях. Вона не дозволяє їм неорганізовано пересуватися по цитозолю. Маючи здатність до локального руйнування, сітка за необхідності сприяє невеликим пересуванням органел під час інтерфази. Отже, і об'єднувальна роль цитозолю, і функції трабекулярної сітки (у клітинах еукаріот, наприклад) – це особливості організації клітини, що забезпечують зв'язки управління, тобто обумовлюють існування системоутворювальних зв'язків у даній біосистемі.

Інший кореляційний механізм у клітині, що сприяє упорядкованому функціонуванню її складових, є наявність в ній компонентів з непостійною будовою та складових, які збираються і розбираються, тобто спроможні зникнути з клітини та за певних умов знову виникнути. Наявність таких структур у клітині теж можна розглядати як певну особливість її організації, яка забезпечує здійснення в ній зв'язків управління, кореляцій клітинних подій.

До компонентів з непостійною будовою належать мембрани, які у своєму складі мають білки різного ступеня рухливості, що обумовлює її “текучість”.

Окрім того, рухливість мають і ліпідні молекули у складі мембран. Більша частина білків мембран взаємодіють з ліпідами на основі гідрофобних зв'язків. Ці білки в ліпідній основі мембрани розташовуються таким чином, що їхні неполярні ділянки немов занурені в “ліпідну” частину мембрани, де знаходяться гідрофобні ді-

лянки ліпідів. Полярна (гідрофільна) частина цих білків взаємодіє з головками ліпідів, що звернуті у водну фазу. Том у ці білки, пов'язані з ліпідами шляхом гідрофобних взаємодій, практично не екстрагуються у водних фазах. Їх можна виділити, лише руйнуючи мембрану, при цьому необхідно видалити з неї ліпіди за допомогою органічних розчинів, або детергентів. Вказані білки мембран називають інтегральними. Частина білків мембран, спроможних пов'язуватися з лектінами (білки рослинного походження, які специфічно зв'язуються з олігосахаридами складних білків, глікопротеїдів, що входять до складу багатьох мембран), мають рухливість у площині мембрани і називаються *напівінтегральними*. Ці білки мають латеральну, або поздовжню, рухливість. Вивчають ці білки, як правило, у складі плазматичної мембрани.

Ліпіди в складі різноманітних мембран мають швидкість руху набагато більшу, ніж *напівінтегральні* білки. Їхні молекули можуть пересуватися вдовж ліпідного шару, можуть обертатися навколо своєї осі, а також переходити від одного ліпідного шару до другого. Зазначені особливості мембрани суттєво пов'язані з її призначенням в клітині як корелятора молекулярних процесів, про що було вже вказано вище. Окрім того, все зазначене свідчить про її пластичність, яка дозволяє мембрані швидко реагувати на зміни навколишнього середовища і в цих умовах сприяти відновленню системної організації клітини [див. Ченцов, 1995].

Суттєве значення для упорядкування процесів функціонування клітинних складових має зв'язок клітинних мембран із цитоплазматичними білками. Відомо, що з боку цитоплазми мембрани пов'язані через примембранні, або власномембранні, інтегральні білки з різноманітними білковими структурами цитоплазми. До них насамперед належать компоненти цитоплазми. Це дозволяє зробити мембранні білки жорсткими, але і забезпечує їх рухливість, необхідну для виконання транспортних функцій.

Наприклад, жорсткість плазматичної мембрани без'ядерних еритроцитів створюється за рахунок зв'язку сітки цитоплазматичних білків з інтегральними білками плазмалеми. До її складу входить так званий "білок смуги III", який забезпечує транспорт йонів крізь біслої ліпідів. Одночасно він крізь низку інших білків пов'язаний із сіткою білків-спектринів, що створюють жорстку підмембранну сітку. У багатьох епітеліальних клітинах спеціальні білки плазматичної мембрани зв'язані з елементами цитоскелету і беруть участь в утворенні міжклітинних з'єднань, таких, як десмосоми, адгезивний контакт тощо.

З елементами цитоскелету пов'язана також ядерна оболонка: зовнішня ядерна мембрана щільно асоційована з проміжними філіментами, які фіксують ядро в об'ємі цитоплазми. Внутрішньоклітинні вакуолі можуть пересуватися в клітині тільки у взаємодії з фібрилярними компонентами (мікротрубочками і мікрофіламента-



ми). Мітохондрії та первинні лізосоми пересуваються в клітині також за рахунок асоціації з елементами цитоскелету.

Існує група клітинних органел, які можуть змінювати свою будову в умовах зміни функціонального стану клітини або впливу факторів довкілля. До неї належать, наприклад, комплекс Гольджі та ендоплазматичний ретикулум.

Так, наприклад, ендоплазматичний ретикулум і апарат Гольджі перетворюються на дрібні мембранні пухирці під час непрямого поділу клітини та в умовах жорсткого зовнішнього впливу. Зміна функціонального стану або адаптація клітини до умов довкілля супроводжується відновленням нативної ультраструктури зазначених органел.

Окрім утворень з непостійною будовою, клітина має компоненти, що існують в ній за принципом “самозбирання-саморозбирання”, наприклад, мікротрубочки.

У цьому разі залежно від функціонального стану клітини розбирається один різновид мікротрубочок і виникає інший. Таким чином, у профазі мітозу розщеплюються цитоплазматичні мікротрубочки і виникають мікротрубочки мітотичного веретена. Обидва різновиди, хоч і схожі за будовою, але є різними клітинними компонентами. Мікротрубочки є динамічними структурами, які можуть достатньо швидко формуватися і розщеплюватися. Ця висока швидкість обумовлена тим, що за достатньої концентрації складових (білка тубуліну) полімеризація мікротрубочок відбувається спонтанно, при цьому АТР не потрібний, гідролізується лише одна молекула ГТР, пов'язана з тубуліном. Під час збільшення довжини мікротрубочок зв'язування тубулінів відбувається з великою швидкістю на тому кінці, що росте. За недостатнього вмісту тубуліну мікротрубочки швидко розбираються з обох кінців. Суттєво збільшує швидкість цього процесу наявність йонів кальцію та зниження температури навколишнього середовища.

Дослідження, у яких спостерігалися процеси збирання та розбирання мікротрубочок у живих клітинах за допомогою антитіл, що з'єднуються з тубуліном та електронних систем посилення контрасту у світловому мікроскопі, довели, що мікротрубочки цитоплазми постійно знаходяться в динамічній нечільності. Середній час напівжиття таких мікротрубочок складає лише 5 хв. Таким чином, за 15 хв приблизно 80 % всієї популяції мікротрубочок оновлюється. У складі мітотичного веретена час життя мікротрубочок ще менший – 15–20 с.

Отже, наявність структур з нестійкою будовою і структур, які існують на основі принципу “самозбирання-саморозбирання”, забезпечує клітині можливість підтримувати динамічну організацію, спроможну не тільки швидко реагувати на зміни довкілля,

але й корелювати цілісну організацію клітини з дрібних розрізних складових.

У науковій літературі значна увага під час розгляду системотворювальних факторів клітинної організації відводиться *молекулярним механізмам координації провідних біохімічних процесів*. Один з перших таких механізмів знов пов'язаний з клітинною мембраною. Зумовлений він не стільки структурним, про що вже йшлося, скільки функціональним статусом мембранних компонентів, який певним чином пов'язаний з “текучістю” мембран, але повністю до неї не зводиться.

За Дж. Карері, функції мембран забезпечують кореляцію між низкою первинних подій шляхом відбору цих подій. Класичний посібник з молекулярної біології клітини розглядає мембрани як утворення, які здійснюють процес “компартменталізації” в клітині. Це визначається науковцями як поділ клітини на певні зони, що рятує її від низки взаємодій і від загрозливих та непотрібних кореляцій [див. Альбертс та інші, 1993].

У науковій літературі існує таке тлумачення терміну “компартмент”. Відомо, що бактеріальна клітина не має внутрішніх перегородок, тобто складається з одного відсіку, відокремленого плазматичною мембраною від навколишнього середовища. В еукаріотичної клітини таких відсіків кілька, ці клітини розділені на функціонально відмінні області, відокремлені мембранами, або компартментами. Слід зазначити, що таке уявлення про компартмент дає змогу визначити його як складову клітини або органелу, що виокремлена мембраною. Разом з тим до компартментів відносять і цитозоль, який мембранами не відокремлений. Отже, автори виділяють п'ять груп компартментів: *ядро та цитозоль*, які пов'язані між собою ядерними порами і тому є топологічно нерозривними (хоч функціонально мають відмінності); *мітохондрії*; *хлоропласти* (зустрічаються лише в рослин); *пероксисоми*; *інші мембранні органели* (ендоплазматичний ретикулум, апарат Гольджі, ендосоми і лізосоми).

Внутрішній простір органел, які входять в останню групу, пов'язаний один з одним і з позаклітинним простором за допомогою транспортних пухирців, які відокремлюються від однієї органели і зливаються з іншою. Варто зазначити, що внутрішні простори цих органел топологічно еквівалентні та є частками, що функціонально пов'язані в єдиний комплекс.

Як вже зазначалося, мембрани відіграють провідну роль у життєдіяльності клітини. Вони виконують у всіх клітинах три основні функції: відокремлення, фіксації важливих метаболітичних ферментів та транспорту. Тому мембрани, по-перше, відокремлюють внутрішньоклітинне середовище від довкілля або частини

першого одну від одної. Наприклад, зовнішня мембрана, яка є прикордонною складовою клітини, має здатність часткового проникання для різних речовин, регулює транспорт цих речовин між двома областями. По-друге, на мембрані можуть відбуватися складні біохімічні процеси, бо в неї вбудовані метаболітичні ферменти, наприклад, синтезу білка (мембрани гранулярного ендоплазматичного ретикулуму) і клітинного дихання (мембрани мітохондрій). По-третє, мембрани, транспортуючи йони й молекули активним шляхом, забезпечують пороговий характер деяких процесів, для яких існує критичне значення цих складових. Такі процеси, наприклад, забезпечують в хребетних тварин передачу збудження з нервових клітин на м'язові. Жодна інша хімічна структура в природі не спроможна самотійно виконувати всі зазначені функції. Обумовлено це особливостями будови мембрани. Вона займає проміжне положення між статичною й однорідною структурою, бо з одного боку, є сумішшю ліпідів та глобулярних білків, з іншого – динамічною та неоднорідною структурою того ж самого складу. Зазначені вище функції мембрани спроможні забезпечувати кореляцію між певними молекулярними змінами в клітині.

Так, уже було зазначено, що однією з головних функцій мембрани є забезпечення проходження спрямованих і селективних потоків крізь кордон, що утворюють мембрани між компартментами. За умовами термодинамічної рівноваги, при пасивному транспорті речовин крізь мембрану шляхом молекулярної дифузії встановлюється рівність концентрацій речовин, які транспортуються. У цьому випадку знищуються будь-які градієнти концентрацій. Але більшість речовин крізь мембрану йдуть активним шляхом, який потребує витрат енергії та спроможний відновити первинне співвідношення концентрацій. Завдяки активному переносу усередині області, яка відокремлена мембраною, підтримується вища концентрація молекул і, відповідно, у ній проходять хімічні реакції, які за інших обставин мали б дуже невеликі швидкості. Отже, мембрана в цьому разі здійснює активне транспортування, що має вигляд сукупності подій, які корелюються в просторі.

Мембрани також є місцем фіксації головних ферментів метаболізму, що сприяє кореляції біохімічних процесів, бо створює сприятливі умови для успішного здійснення кінетичних процесів на своїй поверхні.

Якщо молекули субстрату і ферменту будуть хаотично рухатися в просторі клітини, то ймовірність їх зустрічі за низьких концентрацій речовин, що взаємодіють, буде низькою. Природа намагається скоротити просторові відстані для збільшення швидкості

хімічних реакцій. Для цього найважливіші ферменти виявилися зафіксованими в структурі мембран. Для фермента, який приєднаний до мембрани, суттєво збільшується ймовірність зустрічі з рідкісною молекулою, що рухається по поверхні мембрани у вільному просторі. Якщо ж для реакції загалом необхідно кілька ферментів, які діють один за одним, то оптимальне їх розташування на мембрані спроможне значно підвищити продуктивність реакції. Прикладом такого розташування ферментів є послідовність ферментів синтезу ліпідів, які вмонтовані у мембрану ендоплазматичного ретикулу (ЕР) таким чином, що забезпечується синтез та збирання цих молекул у певному напрямку на поверхні гладенького ЕР. Узагальнюючи вище зазначене, Дж. Карері вказує на те, що “висока ймовірність рідкісної події досягається завдяки кореляції спеціального типу між вихідними подіями. У процесі еволюції та відбору утворилася добре пристосована для виконання цієї функції мікроструктура мембрани”.

Інші молекулярні механізми координації провідних біохімічних процесів, на наш погляд, найменш досліджені й базуються, здебільшого, на певних припущеннях. Але незаперечним фактом залишається наявність у клітині безлічі різноманітних біохімічних реакцій, які одночасно здійснюються клітиною і щільно скоординовані між собою.

Б. Альбертс зі співавторами, називаючи різноманітні механізми контролю, що регулюють активність клітинних ферментів під час зміни умов в клітині, вказують на найбільш загальну форму регуляції процесів. Це легке інгібування за принципом зворотного зв'язку, коли перший фермент метаболічного шляху інгібується кінцевим продуктом цього шляху. Триваліша форма регуляції, на думку дослідників, відповідає хімічній модифікації одного фермента під дією іншого, що часто має місце в результаті фосфорилування [див. Альберт та ін., 1993].

Дж. Карері розглядає складніші механізми, що забезпечують кореляцію важливих біохімічних процесів, завдяки фізико-хімічним подіям, які, в свою чергу, обумовлюють функціональний порядок. Серед молекулярних механізмів він виокремлює “конформаційну рухливість глобулярного білка у стані термодинамічної рівноваги”, особливу оптимізацію просторової структури фермента в часі залежно від рівня теплового безладу, наявність невірноважених дисипативних біохімічних циклів, робота яких регулюється вмістом головного продукту їх реакції, наприклад, АТФ і АДФ [див. Карері, 1985].

Завершуючи розгляд системної організації клітини, констатуємо таке:

1. Жива природа представляє собою складну ієрархічно побудовану систему живих об'єктів різних рівнів організації. При цьому кожен з рівнів живої матерії є складною цілісною системою. Клітина не є винятком із цього правила. Необхідність розгляду об'єктів як систем на різних рівнях організації потребує системного підходу в дослідженні цих об'єктів. Такий підхід стає можливим, якщо представити всі матеріальні об'єкти як певним чином організовані системи, елементи яких об'єднані в єдине ціле специфічними зв'язками.

2. Застосовуючи принцип системності для характеристики клітини, необхідно пам'ятати про особливе положення клітини як біосистеми у світі живого. Клітина одночасно є внутрішньо розчленованою системою й органічною частиною цілісного організму. Це дозволяє досліджувати, з одного боку, як взаємопов'язані елементи клітини, з другого – взаємодію самої клітини з іншими клітинами та з навколишнім середовищем.

3. Клітина – це складна високоорганізована система, яка складається з великої кількості елементів, пов'язаних між собою різноманітними зв'язками (домінуючими з яких є управління). При цьому кожна клітина є підсистемою в більш широкій системі – тканині, тканина – елемент системи органів, орган – організму. Для збереження організму як стабільної системи необхідно нормальне функціонування всіх його підсистем, і насамперед на клітинному рівні, тому що клітинний метаболізм – основа життєдіяльності організму.

\*\*\*

Розгляд історичного процесу становлення основних теоретичних узагальнень цитології (клітинної біології) дає можливість виокремити їхні складові, що поступово формувалися в цьому генезисі. До них слід віднести:

- концепцію дискретної будови організмів (“клітинну теорію”) Т. Шванна;
- сучасну клітинну теорію;
- уявлення про системну організацію клітини.

У зв'язку з їх тісним взаємозв'язком і розвитком в історії біології на основі методології природознавства, ми вважаємо можливим об'єднати її в одне теоретичне узагальнення – **загальну теорію клітинної організації організмів, або загальну клітинну теорію.**

Оскільки концепція структурних рівнів живого відображає його системність та ієрархічність як атрибут життя, вона повинна

мати певний зв'язок із зазначеним узагальненням. З'ясуємо, у чому виявляється цей зв'язок. Насамперед загальна клітинна теорія пов'язана з концепцією структурних рівнів життя завдяки тому, що одна з її складових (уявлення про системну організацію клітини) поширює положення останньої на організацію структурно-функціональної одиниці живого. По-друге, цю концепцію можна розглядати як теоретичний фундамент, що висвітлює певні закономірності організації одно з рівнів живого – клітинно-організмального. Отже, історично перше теоретичне узагальнення біології сприяє розвитку розуміння атрибута живого, а саме його системності та ієрархічності.

Наявність окреслених зв'язків між основними теоретичними узагальненнями біології – одна з ознак розвитку науки про життя в напрямку закладання теоретичного фундаменту, яка відображає виконання загальнонаукових принципів пізнання дійсності, або методологічних принципів. Наступне відстеження генезису інших основних концепцій і теорій біології, що відображає розвиток біології як системи насамперед крізь взаємопов'язане становлення її основних теоретичних узагальнень, засвідчить могутність цього напрямку перетворення науки про життя на галузь теоретичного наукового знання. Ще одним доказом на користь цього є постійне розширення спектру прикладних аспектів клітинної біології, що свідчить про реалізацію практичної функції теоретичного знання. Прикладом цієї функції є широке втілення досягнень клітинної біології в ХХІ столітті у наше повсякденне життя.

## ***2.6. КЛІТИННА БІОЛОГІЯ В ХХІ СТОЛІТТІ ЯК ВІДОБРАЖЕННЯ ПРИКЛАДНИХ АСПЕКТІВ ТЕОРЕТИЧНИХ УЗАГАЛЬНЕНЬ ЦИТОЛОГІЇ***

**Клітинна біологія і проблеми боротьби з важкими захворюваннями людини.** Відкриття механізмів спадковості докорінно змінило погляди вчених на живу природу. Стало зрозуміло, що в основі багатьох проявів життя лежать хімічні процеси, що відбуваються в клітинах на молекулярному рівні. Проте ці відкриття мають і величезне практичне значення. Уже зараз вони здійснюють помітний вплив на розвиток медицини й сільського господарства. Можна з упевненістю сказати, що в ХХІ столітті практична роль клітинної біології зростатиме.

Сьогодні з'явилася можливість штучно викликати злиття клітин різних осіб, різних тканин і навіть різних (іноді доволі дале-

ких) видів. Клітини зливаються при дії на них хімічних речовин, електричних розрядів або деяких вірусів. Вивчення гібридних клітин має для науки вагомe значення.

Якщо зливаються клітини еукаріот (наприклад, різних видів), то гетерокаріони, що утворюються, спочатку містять два ядра. Проте часто обидва вони одночасно вступають в мітоз, хромосоми їх змішуються і в дочірніх клітинах кожне ядро містить набір хромосом обох батьків. Надалі більшість хромосом одного з видів зазвичай втрачається. З'являються клітини, які містять повний батьківський хромосомний набір одного і одну з хромосому з набору іншого, причому різні клітини можуть відрізнятися за цією однією хромосоною. Використання різноманітних біохімічних методів дозволяє визначити, які гени знаходяться в кожній із хромосом (адже білки різних видів клітин відрізняються і їх можна виявити). У такий спосіб вдалося з'ясувати, з яких генів складаються різні хромосоми каріотипу людини. Описаний підхід відображає розробки клітинної інженерії.

Методи клітинної інженерії (сукупність складних методів конструювання генетичної інформації) загалом мають велике практичне значення. З їх допомогою можна, наприклад, об'єднати ракові клітки людини, які швидко і необмежено довго розмножуються на штучному живильному середовищі, і клітини імунної системи (В-лімфоцити), які виробляють захисні білки організму (антитіла). Клітини, що утворюються, зберігають властивості необмеженого поділу і властивості утворювати захисні білки. Важливо, що в такий спосіб можна отримати особливу групу клітин, яка утворилася в результаті поділу однієї клітини (клон). Ця група клітин буде виробляти антитіла одного типу – проти певного збудника хвороби або чужорідного білка. Такі антитіла можуть використовуватися як лікувальні препарати (сироватки).

Проте сьогодні набагато важливіша їх роль в діагностиці хвороб, адже при інфікуванні організму вірусом або бактерією в ньому з'являються чужорідні білки й антитіла проти них – власні білки, що були раніше відсутні. Вказані вище препарати дозволяють знайти наявність чужорідного білка в організмі, тобто визначити, чи присутній в організмі збудник. Саме за їх допомогою діагностується СНІД і більшість інших інфекційних захворювань. Виробництво таких препаратів – розвинута сфера промисловості, що приносить багатомільярдні прибутки.

Методом генної інженерії можна одержувати різноманітні лікарські препарати. Так, відомо, що деякі білки організму людини, які використовують в медицині як лікарські препарати, найвигід-

ніше одержувати з бактерій, у ДНК яких “вставлені” гени цих білків. У такий спосіб одержують гормон інсулін і гормон росту, захисні білки (інтерферони) тощо.

Ще одним аспектом практичного використання досягнень клітинної біології є діагностика й лікування генетичних хвороб людини. Сьогодні в США, європейських країнах, Росії та Україні здійснюється міжнародна програма “Геном людини” (геном у людини – це кількість ДНК, яка міститься в його гаплоїдному наборі хромосом). Цю програму ми розглянемо детальніше далі у зв’язку з прикладними системами генетичних узагальнень. Тому зараз тільки окреслимо її загальне призначення. Одна із цілей цієї програми – повне з’ясування (прочитання) послідовностей нуклеотидів всіх ДНК людини, тобто розшифрування програми його життя. Інші цілі полягають у визначенні положення окремих генів в хромосомах і їх функцій. Обсяг роботи, який належить виконати ученим, можна уявити таким чином. Якщо надрукувати на папері всю послідовність ДНК людини (близько 3 млрд пар нуклеотидів), то вона займе 200 томів по 1000 сторінок. Уявляєте, яку гігантську роботу необхідно виконати ученим!?

У чому сенс цього проекту? Зараз очевидно, що в основі багатьох хвороб лежать або мутації, або схильність до захворювання, отримана людиною у спадок. Виявивши гени, які спричинили захворювання або збільшили ризик захворіти, можна вчасно діагностувати хворобу і почати лікування або понизити ризик виникнення недуги.

**Клітинна біологія та отримання нових рослинних організмів.** Внесок клітинної біології в створення нових живих систем пов’язаний із ще одним методом дослідження клітин – методом культивування клітин і тканин. Цей метод заснований на підтримці життєдіяльності і збільшенні кількості клітин на штучному живильному середовищі. Культури тканин тварин і рослин отримали широке розповсюдження, оскільки вони дозволяють проводити в пробірці дослідження, які раніше вимагали використання цілих організмів. Це в багатьох випадках дозволяє прискорити і здешевити дослідження, а також відмовитися від вбивства тварин у наукових цілях.

Особливо широко цей метод використовується для отримання гібридних, рідкісних і цінних сортів рослин. Рослинний організм можна отримати в умовах культивування клітин і тканин практично з однієї клітини, яка дає групу однорідних нащадків, або клон. З культурою тканин набагато зручніше працювати і при зміні спадкових властивостей рослин експериментальним шля-



хом. У деяких випадках цей метод застосовується для того, щоб отримати “рослини без вірусів” й інших збудників, що знижують урожайність. Наприклад, так можна отримати безвірусні рослини картоплі, що дуже важливо для зниження втрат урожаю. Нарешті, у ряді випадків безпосередньо з культури тканини можна отримати цінні речовини – ліки, вітаміни тощо. Це особливо важливо, коли культура тканин дозволяє замінити вирощування певних видів лікарських рослин (як, наприклад, женьшень), що повільно ростуть і дають перший урожай на грядці через багато років.

Промисловим шляхом в деяких країнах, наприклад, у Нідерландах, отримують гібриди рослин на основі методу культивування клітин і тканин. У такий спосіб одержують рослинні організми із заданими властивостями, наприклад, сорти картоплі, недоступні колорадському жуку, огірки й помідори, здатні давати разові високі врожаї.

**Клітинна біологія і клонування тварин.** Ще однією перспективною сферою практичного застосування теоретичних знань про клітину і методів її дослідження є клонування тварин і людини – область, у якій останнім часом мало місце багато спекуляцій і афер.

Уж є досить давно вчені навчилися розділяти зародки тварин, що дробляться за допомогою перших поділів, на окремі клітини. Виявилося, що до стадії 8–16 клітин (бластомерів) всі клітини рівноцінні й можуть дати невелику кількість повноцінних тварин, якщо підсадити їх в матку. Цей метод, хоча й має низький ККД, уже зараз використовується в тваринництві для прискореного розмноження потомства від особливо цінних виробників.

У 70-х роках ХХ століття німецький вчений Джон Гердон став засновником наукових досліджень із створення гібридних тварин. Його класичні дослідження з яйцеклітинами і зародками земноводних дозволили довести принципову можливість отримання таких тварин (рис. 7).

У 1984 р. з’явилось повідомлення про те, що можна отримати ссавця, якщо в яйцеклітину вівці пересадити ядро однієї з клітин раннього зародка. Дещо пізніше після проведення більш ніж 500 експериментів англійським вченим Яном Вільмутом була отримана одна вівця (овечка Доллі). За твердженням вченого, вона була отримана з гібридної клітини: цитоплазма в ній була від яйцеклітини, ядро – від спеціалізованої клітини дорослої тварини (клітина молочної залози вагітної вівці). Дана ситуація стала пусковим механізмом для початку галасливої компанії з обіцянками швидкого розв’язання проблеми клонування не тільки ссавців,

але і людини. Проте ця компанія виявилася повною науковою фікцією. Досліди Я. Вільмута не змогли повторити в інших наукових лабораторіях. При детальному аналізі методики постановки експерименту по отриманню овечки Долі виявилось, що її схема надзвичайно недосконала, більш того, взагалі незрозуміло, з якої гібридної клітини утворився даний організм. У журналі “Химия и жизнь” за 1998 рік у статті “А король то голий...” наведена повна схема досліду Я. Вільмута. Клонування людини в такий спосіб на сьогодні учені визнали принципово неможливим.

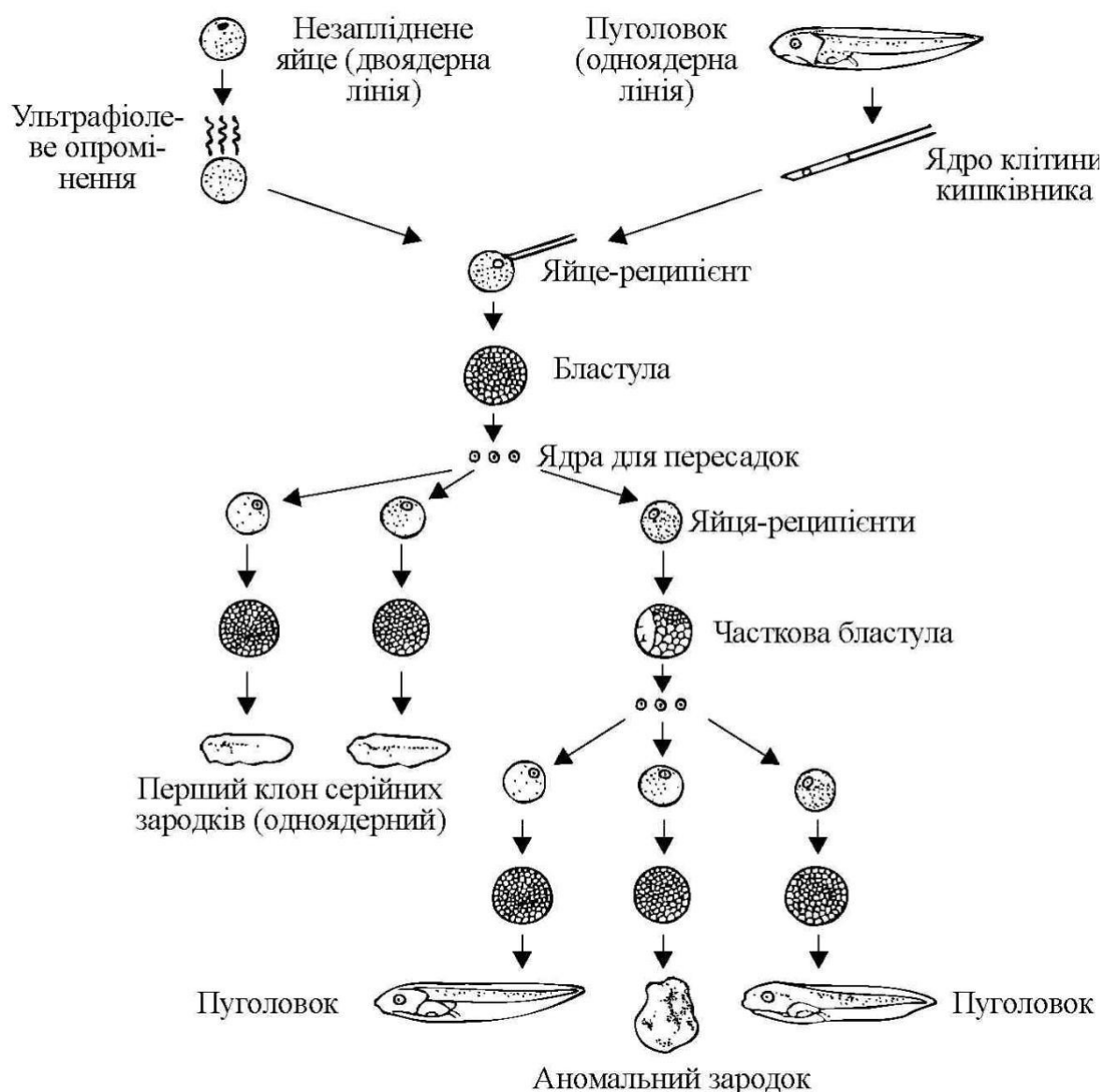


Рис. 7. Схема експерименту одержання гібридних організмів у тварин (за Гердоном, 1977)

Разом з тим, в медицині успішно одержують “дітей з пробірки”. Вони не є результатом описаного вище способу клонування. Суть цього методу дітородіння полягає в наступному: запліднені

в пробірках яйцеклітини людини підсаджуються в материнський організм, у якому вони виношуються до народження. У такий спосіб розв'язується проблема деяких видів безплідності.

**Мембранологія (наука про клітинні мембрани) на службі в людини.** Вивчення структури клітини дозволило сформулювати новий напрям фізико-хімічної біології – мембранологію. Вибіркова проникність мембран живої клітини імітована в синтетичних полімерних мембранах, що відкрило широкі перспективи їх застосування у багатьох галузях техніки, в медицині, для очищення речовин, в багатьох галузях народного господарства. Мембранні методи розділення рідких і газових сумішей широко застосовуються в хімічній і нафтохімічній промисловості для розділення сумішей високо- і низькомолекулярних з'єднань, емульсій, виділення гелію і водню з природних газів, кисню – з повітря.

Новий мембранний метод електроосмофільтрації дозволяє ефективно відділяти одну від одної розчинені у воді солі, що відкриває перспективи використання мінеральної сировини з *вод Світового океану*.

В електронній промисловості мембрани використовують для особливо глибокого очищення води, у харчовий – для отримання високоякісного цукру, концентратів фруктових і овочевих соків, зберігання різних видів сільськогосподарської продукції. Датчики мембран і пристрої для перетворення та зберігання інформації дозволяють удосконалити обчислювальну техніку.

У мікробіологічній і медичній промисловості мембрани добре зарекомендували себе при очищенні й виділенні біологічно активних речовин з лікарських середовищ, очищенні крові. Розроблені за допомогою математичного моделювання і синтезовані хіміками молекули-переносники можуть бути використані для виробництва ліків типу “магічної кулі”, які доставляються в організм людини системою мембранного перенесення точно до ураженого органу.

Методи мембран використовуються і для захисту навколишнього середовища. Вони дозволяють створювати безвідходні виробництва шляхом організації замкнутого водообігу й утилізації цінних та шкідливих речовин; створювати середовище, збагачене киснем, для двигунів, яке дозволяє зменшити витрату пального і забезпечує його повніше згоряння; дозволяють для технічних потреб отримати чисту прісну воду з морської води. Технологія мембрани вимагає незначних витрат енергії і не забруднює середовище новими реагентами.

Сьогодні штучні мембрани для мікрофільтрації виробляють на основі ацетатів целюлози, для електродіалізу використовують йонообмінні мембрани, для розділення газових сумішей – асиметричні мембрани, у медичній промисловості використовують ядерні фільтри на основі лавсанової плівки, що отримані опромінюванням полімеру за допомогою прискорених важких йонів.

Подальший розвиток мембранології вимагає сумісних зусиль фізиків, хіміків, біологів і математиків. Мабуть, незабаром інженери-технологи і конструктори різних спеціальностей будуть вивчати у ВНЗ курс технології мембрани.

**Клітинні механізми захисту організму людини від дії факторів довкілля.** Недотримання людством однієї з головних закономірностей існування живої природи, сутність якої охоплює концепція структурних рівнів організації життя, як вже вказувалося, не тільки стало причиною виникнення загрози глобальної екологічної кризи на Землі. Така поведінка людини змушує інтенсивно працювати в її організмі всі захисні механізми, що виникли в процесі еволюції для протидії факторам зовнішнього середовища.

Досягнення клітинної біології ХХ-ХХІ століть, зумовлені становленням найсучасніших частин загальної клітинної теорії, дозволили виокремити їх і з'ясувати локалізацію цих механізмів в організмі. З позицій прикладних аспектів вказаного узагальнення біології, можна назвати чотири такі механізми:

- репараційна система ДНК;
- апоптозна система клітини;
- система неспецифічного імунітету організму;
- система специфічного імунітету організму

*Неспецифічний імунітет* – захисний механізм організму людини, який спрацьовує незалежно від якості дії зовнішнього фактору. Він створюється бар'єрною функцією епітелію шкіри і слизових оболонок, бактерицидною дією молочної кислоти й жирних кислот у виділеннях потових та сальних залоз, бактерицидними властивостями шлункового і кишкового соку, лізоцимом, який міститься у слізній рідині, бактерицидними властивостями інших міжтканинних і тканинних рідин. *Специфічний імунітет* створюється в організмі в результаті роботи імунної системи, до основних компонентів якої входять червоний кістковий мозок, селезінка, лімфовузли, тимус, скупчення лімфоїдної тканини, що розташовані по ходу травного каналу і дихальних шляхів.

Лише два перші – суто клітинні механізми, інші захищають організм на рівні окремих тканин чи органів або цілісної імунної

системи. Разом з тим, саме повні уявлення про життєдіяльність клітини, які охоплює загальна клітинна теорія, є тим теоретичним фундаментом, що дає можливість не тільки з'ясувати, як працюють останні два механізми, але і зробити спроби практично допомогти, суттєво посилити їх роботу в умовах негативного тиску довкілля на організм людини. Спрямованість посібника не дозволяє повністю розкрити всі чотири механізми, тому наша увага буде приділена лише першим двом.

**Репараційна система ДНК** “працює” з ушкодженою спадковою інформацією, що може виникнути в результаті дії на організм людини різноманітних видів випромінювання, локальних змін температури, вільних радикалів, різноманітних хімічних мутагенів. Розглянемо, у чому ефективність роботи цього клітинного захисного механізму.

Розрізняють два типи пошкоджень: пошкодження азотистих основ і пошкодження ланцюгів ДНК.

**Пошкодження азотистих основ:**

а) *Вищеплення основ у одного з ланцюгів ДНК*. Відомо, що в середньому за добу в диплоїдній клітині ДНК може втрати в результаті дії зовнішнього чинника  $5 \times 10^4$  пуринових основ (А і Т). Якщо б втрати не відновлювалися репараційною системою, то за 70 років життя організму кожна його клітина втратила б приблизно 25 % своїх пуринових основ. Зрозуміло, що клітина і організм загалом перестали б існувати задовго до цього терміну.

б) *Дезамінування основ*, тобто процес, що призводить до перетворення Ц на У, 5-метилцитозину на Т, А на гіпоксантин (остання речовина не входить до складу нуклеїнових кислот). Такі переходи змінюють генетичний зміст тієї ділянки ДНК, де вони відбуваються. Особливо чітко описаний ефект проявляється під час реплікації і транскрипції.

в) *Утворення димерів тиміну* ініціюється найчастіше ультрафіолетовим випромінюванням у тих місцях одного з ланцюгів ДНК, де два тиміна знаходяться поряд. При цьому між ними утворюється два ковалентні зв'язки. Це сприяє порушенню нормальної структури подвійної спіралі ДНК і, як результат, ускладнює її участь у синтезі ДНК і РНК.

**Пошкодження ланцюгів ДНК:**

а) *Розриви в одному ланцюзі* мають місце між сусідніми нуклеотидами. Зв'язок розривається між неорганічним фосфатом і дезоксирибозою. Особливо часто це відбувається під впливом певних типів випромінювання, наприклад, рентген-променів. Той самий ефект має і процес відщеплення азотистої основи. Накопичення таких розривів призводить до виникнення хромосомних порушень, які можуть бути помітними в світловий мікроскоп (хромосомні аберації).

б) *Поперечні зшивання* виникають як результат утворення ковалентних зв'язків між основами двох ланцюгів ДНК, що розташовані в них напроти один одного (-ДНК-ДНК-), і між одним з ланцюгів ДНК і білком хроматину, що взаємодіє з ним. Такі зшивання суттєво ускладнюють роботу ділянки ДНК, де вони мають місце, у зв'язку з тим, що уповільнюють процес вивільнення цієї ділянки для реплікації або транскрипції.

До складу репараційної системи ДНК входять три основні групи ферментів:

1. Нуклеази – ферменти, що вирізають пошкоджені фрагменти з ДНК, наприклад, димери чи місце зшивання ланцюгів.
2. ДНК-полімерази – ферменти, що “закривають дірки”, які утворилися в результаті роботи першої групи. Вони добудовують фрагменти ДНК “за зразком” (за іншим ланцюгом ДНК).
3. Метилази – ферменти, які захищають ДНК від зовнішнього впливу тим, що приєднують до деяких основ метилену групу (СН<sub>3</sub>-).

Працюючи разом, ці групи ферментів запобігають появі в організмі великої кількості “дефектних клітин”, чи трансформованих клітин, що можуть стати чинником виникнення злоякісної пухлини.

Дослідження кінця ХХ – початку ХХІ століть довели, що репараційна система ДНК працює на межі своїх можливостей, що, певно, обумовлено несприятливою екологічною ситуацією на Землі. До того ж, літературні джерела свідчать, що в кожен момент часу в організмі людини з'являється приблизно  $10^9$  трансформованих клітин, тобто репараційна система робить помилки, дозволяє процесу утворення “дефектних клітин” робити свою справу. Але еволюція передбачила інші захисні механізми в організмі людини, серед яких апоптозна система ДНК, – одна з таких, що починає безпосередню боротьбу із цими клітинами.

### **Апоптозна система клітини**

Як встановлено, усі клітини багатоклітинного організму (і деякі одноклітинні) несуть в собі генетично детерміновану програму самогубства, при активації якої настає смерть клітини характерної форми, що названа апоптозом. Термін “апоптоз” запропонував Дж. Ф. Керр (1972) на визначення “запрограмованої клітинної смерті” (грец. *apo* – повне, *ptosis* – падіння, втрата). Цей термін він запозичив у Гіппократа, що називав так “осінній листопад”. Необхідно зазначити, що вчений не зробив жодної помилки. Як було показано пізніше, апоптоз – процес, що має безо-

середній стосунок до листопаду Спочатку вчені не зрозуміли, навіщо організму утворювати клітини, витрачаючи при цьому поживні речовини й енергію, які потім будуть ним знищені. Але пізніші дослідження довели величезну значущість для нормальної життєдіяльності організму цього клітинного явища. Розглянемо, у чому ж це значення полягає.

Апоптоз – широко розповсюджений процес клітинного “самогубства”. Він зумовлений різноманітними зовнішніми стимулами або нерозв’язними внутрішніми конфліктами (наприклад, неможливістю репарації пошкодженої ДНК). Особливістю апоптозу є те, що він настає в окремих клітинах або в їх групах, що розділені великими угрупованнями життєздатних клітин. Апоптоз спостерігається в різних клітинах людини й тварин в нормі і при патології у дорослих особин, і під час ембріонального розвитку. На рис. 8 відображені морфологічні зміни в клітині при апоптозі.

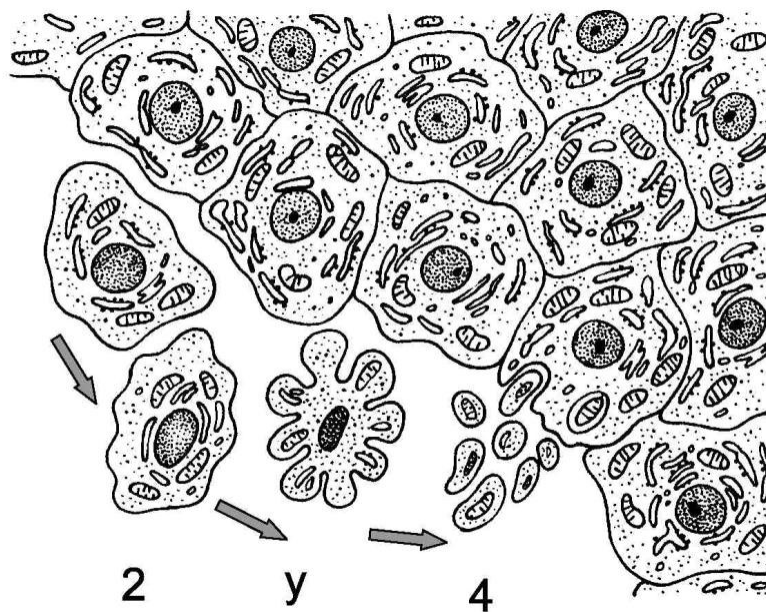


Рис. 8. Морфологічні зміни клітин при апоптозі: 1 – початок апоптозу – втрата з’єднань між клітинами, 2 – деформація клітини і маргінізація хроматину з його мікрофрагментацією, 3 – наростання стиснення клітини, утворення випинів на її поверхні; каріонікноз, 4 – розпад клітини на фрагменти (апоптозні тіла) (за Биковим, 2000).

Із загибеллю клітини пов’язане поняття “некроз”. Варто наголосити, що некроз і апоптоз не є аналогічними подіями в клітині, хоч це і два різновиди клітинної загибелі.

**Некроз** (від грец. *nekrosis* – змертвіння, вмирання) – загибель внаслідок незворотного пошкодження клітин або ділянки тканини, органу. Загибель клітин настає внаслідок дії різко виражених шкідливих факторів: перегрівання, переохолодження, нестачі кисню (гіпоксії), порушення кровопостачання (ішемії), дії отрут, хімічних препаратів, механічної травми тощо. При некрозі найчастіше помітні руйнування ядра: пікнози, каріолізиси і каріорексиси.

На початкових етапах розвитку некрозу відбувається набряк цитоплазми та окремих органел (особливо мітохондрій), дисперсія рибосом і розширення цистерн ЕР. При цьому збільшується кількість лізосом, нагромаджуються жирові й пігментні включення, наростає проникність клітинних мембран, вакуолізація цитоплазми та ядра. У гіалоплазмі зростає концентрація  $Ca^{+}$ , що призводить до активації фосфорилаз і руйнування мембранних фосфоліпідів та пошкодження мембран. На пізніх стадіях некрозу з лізосом виділяються ферменти, які руйнують структури клітини. При цьому під впливом лізосомних ферментів фрагментується ДНК і гетерохроматин конденсується під ядерною оболонкою у вигляді великих грудок. Відтак ядро зменшується, ущільнюється і зазнає каріопікнозу (від грец. *karuo* – ядро і *rhexis* – ущільнення), потім гетерохроматин розпадається на частини, і таке явище називається каріорексисом (від грец. *karuo* – ядро і *rhexis* – розрив). Завершуються зміни в ядрі каріолізисом (від грец. *k aruo* – ядро і *lysis* – розчинення) – остаточним його руйнуванням, ніби розчиненням. У подальшому розриваються мембрани клітини, і вона розпадається на шматки. Продукти розпаду клітини опиняються у міжклітинному просторі та фагоцитуються у тваринному організмі лейкоцитами і макрофагами. Остаточне руйнування клітини супроводжується запальним процесом, викликаним продуктами її розпаду.

На рис. 9. наведені дві форми загибелі клітини: апоптоз і некроз.

Необхідно звернути увагу на те, що при апоптозі практично не відбувається руйнування цитоплазми: клітина просто розламується на частини, які містять практично не пошкоджені складові клітини. При некрозі, перед тим як клітина втрачає цілісність, її вміст практично повністю руйнується. Некроз супроводжується розвитком запалення, у той час як при апоптозі цього не відбувається: шматки клітини знищуються макрофагами або іншими клітинами у процесі їх нормальної життєдіяльності.

Окрім морфологічних відмін, ці два різновиди клітинної загибелі мають ще біохімічні й фізіологічні, основні з яких наведені в табл. 2.



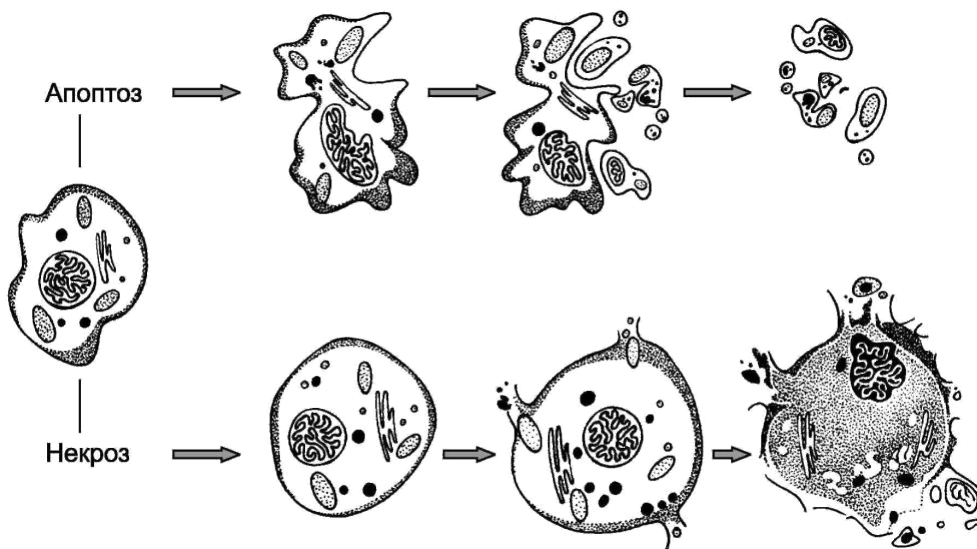


Рис. 9. Схематичне представлення двох форм загибелі клітини (за Фільченком, Стойко, 1999).

Таблиця 2

**Порівняльна фізіолого-біохімічна характеристика апоптозу і некрозу клітин (за Філіпченком, Стойко, 1999)**

<i>Апоптоз</i>	<i>Некроз</i>
<b>Біохімічні властивості</b>	
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Регульований процес, що включає активацію ферментативних реакцій</li> <li>• Енерго(АТФ) – залежний процес (активний, вимагає фізіологічної температури)</li> <li>• Специфічне розщеплювання ДНК до моно- і олигонуклеотидів (наявність “сходів” ДНК при електрофорезі в агарному гелі)</li> <li>• Прелітична фрагментація ДНК (ранній процес відмирання)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Втрата регуляції йонного гомеостазу</li> <li>• Не вимагає енергії (пасивний процес, може відбуватися за температури 4 °С)</li> <li>• Велика розмита пляма ДНК при електрофорезі в агарному гелі</li> <li>• Постлітична фрагментація ДНК (пізній процес відмирання)</li> </ul>
<b>Фізіологічне значення</b>	
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Відмирання поодиноких клітин</li> <li>• Ініціюється як фізіологічними, так і нефізіологічними агентами</li> <li>• Фагоцитоз сусідніми клітинами або макрофагами</li> <li>• Не викликає запального процесу</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Відмирання груп клітин</li> <li>• Ініціюється нефізіологічними агентами</li> <li>• Фагоцитоз макрофагами: лейкоцитами</li> <li>• Викликає сильний запальний процес</li> </ul>

Учені ідентифікували гени, що беруть участь в апоптозі або, навпаки, стримують його. Останні належать до родини bcl-2 (умовне позначення генів у хромосомі). Вони запобігають загибелі клітин. Могутній апоптотичний ефект мають ростові чинники. Дія більшості ростових чинників відбувається через специфічні рецептори зовнішньої мембрани і реалізується через родину генів bcl-2. Разом з тим, до цієї ж родини генів bcl-2 входять гени, що посилюють апоптоз: bax, bak і bad. Посилюють апоптоз також білки, синтез яких кодується генами p-53, c-tus, APO-I/Fas.

Отже, в клітині існує дві групи генів, які керують цим складним процесом клітинної загибелі, всі вони входять до родини генів bcl-2. Одні з них гальмують апоптоз, інші (гени bax, bak і bad, головним з яких є p-53) – його розпочинають. Останні запускають цілий каскад клітинних реакцій, про які йшлося вище, результатом яких і стає апоптоз. Саме взаємодія цих двох груп генів і вирішує: жити чи вмирати клітині шляхом апоптозу Зрозуміло, що зумовлюють і припиняють роботу цих генів чинники довкілля.

*Значення апоптозу як клітинного захисного механізму полягає в самознищенні:*

- трансформованих клітин, у яких пошкоджена регуляція поділу і як результат, переривається розвиток злоякісного процесу в організмі людини;
- вірусінфікованих клітин, і як результат, переривання розвитку інфекційного процесу в організмі;
- “залишкових, або запасних, клітин”, що утворилися в ембіогенезі організму, але в процесі його життєдіяльності не стали йому в нагоді, і як результат, збереження трофічних і енергетичних ресурсів організму

Зазначені функції апоптозу та порушення генів, які його забезпечують, що виявлені у клітинах злоякісних пухлин, дають змогу висвітлити прикладні аспекти цих знань. Їх основна сутність у такому лікуванні злоякісних захворювань може мати успіх, якщо виправити помилки у роботі апоптозної системи, зокрема у гені p-53, що має, як правило, мутує в клітинах злоякісних пухлин. Учені розглядають можливість винаходу лікувального засобу від СНІДу на основі виправлення порушень у нормальній роботі апоптозної системи в певній групі клітин імунологічної системи, що вражаються ВІЧ- інфекцією.

Окрім захисної, інтенсивні дослідження апоптозної системи виявили інші її функції.

Апоптозна система знищує клітини особливих ембріональних органів (зародкових чи тимчасових) під час суттєвих морфологічних перетворень організму в пренатальний період онтогенезу. У дорослому організмі в фізіологічних умовах старіння клітин завершується програмованою смертю. У процесі імунної відповіді шляхом апоптозу гинуть клітини-кілери (складові імунологічної системи). Клітини підгрудинної залози, які синтезували гормони в дитячому віці, при настанні статевої зрілості також гинуть. Апоптоз клітин настає при інволюції гормонально залежних органів після припинення гормональної стимуляції (постлактаційна інволюція молочної залози). У клітинах імунної системи апоптоз забезпечує розвиток імунних реакцій, у такий спосіб гинуть різноманітні різновиди імунокомпетентних клітин, що вже виконали свою функцію під час імунологічної відповіді в організмі людини (докладно див. Імунологія, 2005). При дії на організм шкідливих факторів, при інфаркті, інсульті та при інфекційних захворюваннях також настає апоптоз (докладно див. Биков, 2000).

***Повторити прочитане і виконати такі завдання:***

1. Перечитайте ще раз положення “помилкових клітинних теорій” XVIII-XIX ст. і відокремте з них ідеї, які стали підґрунтям для формулювання Т. Шванном концепції клітинної дискретності будови організмів.

2. Порівняйте положення “клітинної теорії” Т. Шванна і сучасної клітинної теорії (які наведені в декількох варіантах). Зробіть висновок про помилки Т. Шванна, які пояснюють, чому в посібнику це узагальнення має статус «концепції». Використайте для висновку сучасні визначення складових теоретичного знання, наведені в “Передмові”.

3. У посібнику наведені особливості організації клітини як біосистему що обумовлюють наявність зв’язків управління для забезпечення кореляції молекулярних процесів в ній. Пригадайте все, що ви знаєте про біологію клітини, і наведіть приклади інших різновидів зв’язків та рис організації клітини, які їх забезпечують.

4. Виходячи зі складових загальної клітинної теорії, побудуйте шлях щодо використання її складових як теоретичного фундаменту для будь-якого відомого наукового відкриття або одержання наукового результату, що має практичне значення. (У такий спосіб ви висвітлите для цього узагальнення реалізацію прогностичної передбачувальної функції теоретичного знання.)

## Р ОЗДІЛ 3

# І ДЕЇ ТА ОСНОВНІ ТЕОРЕТИЧНІ У ЗАГАЛЬНЕННЯ ГЕНЕТИКИ

Генетика – це розділ фундаментальної біології, що вивчає закономірності реалізації двох властивостей живого – спадковості й мінливості. Розглянемо, який історичний шлях пройшов процес становлення загальних теорій спадковості та мінливості і які саме теоретичні узагальнення входять до їх складу, яким чином ці теоретичні узагальнення пов'язані з іншими, зокрема із загальною клітинною теорією.

### **3.1. ЗАГАЛЬНА ТЕОРІЯ СПАДКОВОСТІ**

#### **3.1.1. Уявлення давніх греків і вчених СЕРЕДНЬОВІЧЧЯ ПРО СПАДКОВІСТЬ ТА МІНЛИВІСТЬ**

Історія біології свідчить, що в **античні часи** існували певні уявлення про відмінності між людьми, які передаються спадково. Отже, історія генетики починається з давньогрецьких вчених (Демокріта, Гіппократа, Платона, Аристотеля тощо), які вперше висловили ідеї розуміння явища спадковості.

Анаксагор (давньогрецький філософ V-IV ст. до н. е.) свої погляди висловив наступним чином: "...Одне і те ж саме сім'я несуть у собі нігті, волосся, вени, артерії, зв'язки, кістки, хоча і невидимі, оскільки їх частинки надзвичайно малі. Під час росту вони поступово відділяються один від одного, бо ...як може волосся походити не від волосся, а плоть не від плоті. На його погляд, чоловіки дають сім'я, а жінки – вмістилище для плоду. Цей вчений вважав, що жодна річ не виникає, не знищується, вона або поєднується з тим, що є, або виділяється з того, що є.

Демокріт (давньогрецький філософ V-IV ст. до н. е., один із засновників вчення про дискретну будову тіл або предметів) зробив з поглядів Анаксагора логічний висновок: у насінні, що породжує живі істоти, містяться в мініатюрі насінини, що представляють всі частини й органи майбутнього організму. Такий висновок узгоджувався з його вченням: все на світі складається з атомів, тобто частинок, що не діляться далі. Роз'яснюючи погляди Демокріта про зародження тварин, один з його послідовників, зокрема, зазначає: "Демокріт стверджував, що від всіх частин тіла і самця, і самки відокремлюються всілякі частки... від самця ціла голова і від самки ціла голова, так само від самця ціле серце і від самки ціле серце і так само з іншими частками тіла". Стать майбутнього зародка Демокріт визначав наступним чином. Плід "виявляється самцем або

самкою ... тільки завдяки перемозі (тої або іншої частки)... Перш за все починається війна між тими частками, за якими відрізняються самець і самка”.

Гіппократ (давньогрецький філософ V-IV ст. до н. е., лікар, реформатор античної медицини, матеріаліст) висловлюється з приводу розуміння проблеми спадковості наступним чином: “Відносно насіння, однак, я стверджую, що воно виділяється усім організмом, його частинами, м’якими та твердими, і всіма тканинами, що виділяють вологу... Сім’я виробляє усе тепло, здорове сім’я виробляє здорові частини тіла, хворе – хворі. Як правило, у лисого народжується лисий, у блакитноокого – блакитноокий, у косоного – косий”. Пізніше ці погляди стали основою для створення Ч. Дарвіном теорії пангенезису.

З попередніми давньогрецькими вченими погоджувався їх співвітчизник Аристотель (видатний давньогрецький філософ і вчений IV ст. до н. е., засновник багатьох галузей знань свого часу). Погляди останнього склали основу розвитку різноманітних питань з філософії та природознавства, були популярними протягом всього Середньовіччя у Європі. [див. Аносов та інш., 2003].

Період Середньовіччя (до середини XVI ст.), як вже наголошувалося, загалом характеризується згасанням інтересу до науки, експериментування і дослідження явищ живої природи. За образним висловом В. Лункевича, одного з авторів нарисів з історії біології, з падінням Римської імперії закінчується яскрава, героїчна епопея боротьби Елади і Риму за культуру (IV ст. н. е.). Наступає етап феодалного землекористування, тривалий період якого пов’язаний з пануванням християнської церкви в Східній Європі (V–XVI ст.). Тому економічні та соціальні передумови, а саме руйнування господарських і культурних зв’язків, панування теологічного тлумачення явищ природи, за якими “найвище спрямування духу” стало визначатися як гріх, обумовили суттєве сповільнення розвитку природознавства і відхід від спостережень за явищами живої природи з позицій матеріалізму. Тому в історії природознавства досягнення того часу займають невелике місце.

Ознакою цієї епохи є таке: незважаючи на те, що праці античних мислителів все ще визнавались авторитетними, настрої всього періоду був пов’язаний з пануванням теологічної думки, яка всі явища життя пояснювала божественним началом. Зрозуміло, що при цьому наука повністю відкидалася.

Треба звернути увагу на роль арабських вчених у середньовічній науці, які намагалися попри все відродити або зберегти матеріалістичні ідеї давньогрецьких вчених про явища живої природи. Але й вони не були в своїх думках одноставними. Так, наприклад, у цей час поряд з ідеями Аристотеля арабські вчені з

одного боку відстоюють ідеї генезису в розумінні спадковості, а з іншого – дають описи тварин, які часто супроводжувалися фантазіями про комбінування різних рідин з органів; перетворення волосся на волосатика, виникнення коняки, яка може жити у воді, з дивовижними частинами тіла, взятих від слона, бика і саламандри. Отже, епоха Середньовіччя характеризується практично повним згасанням інтересу до природознавства і тому гальмуванням становлення генетики як науки.

Після спаду інтересу до експериментального дослідження явищ природи починається новий виток посилення розвитку природничих наук. Обумовлено це економічними і політичними передумовами, що склалися від епохи Відродження (середина XV ст.) до середини XIX ст., і передусім – зародженням капіталізму

Епоха капіталізму, який бурхливо розвивається із середини XV ст., сприяє розпаду феодального суспільства, занепаду пануючих теологічних ідей і зміні ставлення суспільства до розвитку науки загалом. Розвиток капіталістичних виробничих відносин обумовлює необхідність пошуку ефективніших технологій у виробництві й сільському господарстві для одержання більших прибутків. Тому в XV–XVII ст. серед робіт з природознавства є ті, які належать до спостережень, і такі, що розглядають ідеї спадковості. Так, у цей період вчені відкривають статеві органи в рослин (Р. Камераріус), тварин і людини (Р. Грааф). У роботі “спадкові захворювання” іспанського лікаря Меркало (1605) помітний значний вплив поглядів Аристотеля стосовно розуміння процесу спадковості. Разом з тим, автор наголошує на тому, що і батько, і матір, а не тільки батько, визначають те, якою буде майбутня дитина.

Як вже зазначалося в попередньому розділі посібника, XVI–XVII ст. – це період виникнення мікроскопу, що буде мати вирішальне значення для формування основних теоретичних узагальнень генетики. А. Левенгук, один із ініціаторів використання мікроскопа для природничих досліджень, про що вже йшлося, зробив своє ім'я безсмертним передусім тому, що описав сперматозоїди і започаткував цим довгу дискусію про роль яйця і сперматозоїдів у відтворенні нащадків. На цьому етапі вирішення даної проблеми базувалося на *теорії преформації* (засновник М. Мальпігі): у яйці є повністю сформований маленький організм, який під час розвитку тільки збільшує розміри. У той час з нею конкурувала *теорія самозародження, або епігенезу* (засновники П. Мопертюн, К. Вольф, Ж. Бюффон), за якою організм виникає з

яйця сам по собі в результаті впливу зовнішніх чинників. Ці дві теорії в історії генетики розглядаються як догенетичні теорії спадковості. Остання має велике значення, як буде показано далі, для становлення еволюційних узагальнень.

Саме на цьому етапі історії біології починається процес взаємодії та взаємовпливу генетичних і цитологічних досліджень, що розглядається як доказ спільного становлення узагальнень цитології та генетики. Як свідчить аналіз літератури з історії біології, який буде здійснено далі, цей процес виявляється в тому, що ці дві біологічні дисципліни мають подібні дослідження, тобто такі, що історики відносять до обох наук. Історія біології висвітлює досягнення цитології як підґрунтя для проведення експериментів з генетики або пояснення певних генетичних явищ.

Період історії генетики до 1865 року – до праць Григора Менделя, які є загально визнаним фундаментом класичної генетики і відокремлення генетики як науки, можна охарактеризувати як час, у який досліджується природа каліцтв у тварин і на їх основі висловлюється думка про існування явища спадковості та її характер. Досліджується спадковий характер окремих хвороб.

Так, Ч. Нассе (1820 р.) робить обґрунтований висновок про спадкову передачу гемофілії від діда до онука завдяки “здоровій” матері. Дж. Адамс у 1816 р. видає перший довідник з генетичного консультування, у якому були сформульовані деякі принципи медичної генетики, наприклад, “Одруження між родичами підвищує частоту родинних хвороб”; “ Не всі вроджені хвороби є спадковими, частина з них пов’язана з внутрішньоутробним ураженням плоду” (наприклад, за рахунок сифілісу).

З’являються несистематичні дослідження, у результаті яких одержуються гібриди рослин і робляться спроби кількісного аналізу результатів ознак батьків у нащадків (Дж. Гост, О. Сетон, О. Сажре, К.-Ф. Гертнер, Г. Спенсер). Як їх результат, у науці з’явилися помилкові уявлення про зливу спадковість ознак (ознаки під час успадкування можуть зникати, змішуватися, розчинятися), які будуть детальніше розглянуті далі. Разом із тим, зазначені дослідження можна розглядати як передумови відкриттів Г. Менделя, який і став засновником загальної теорії спадковості.

Найважливішою подією наукової думки другої половини XIX ст. є формування Т. Шванном положень концепції клітинної дискретності будови організму, чи “клітинної теорії”, та її подальше перетворення на теоретичне цитологічне узагальнення (див. розділ 1). Саме уявлення про складові клітини, про особливі клітини – статеві, з якими пов’язане розмноження багатоклітин-

них організмів, мало велике значення для тлумачення результатів генетичних досліджень (див. рис. 3). Основні передумови виникнення концепції дискретної спадковості й виведення на її основі Г. Менделем своїх законів зображена на рис. 10.



*Рис. 10. Джерела генетичних закономірностей, встановлені Григором Менделем*

Отже, генетичні узагальнення з самого початку зазнали впливу загальної клітинної теорії.

### 3.1.2. КОНЦЕПЦІЯ ДИСКРЕТНОСТІ СПАДКОВОСТІ Й ЗАКОНИ Г. МЕНДЕЛЯ



*Мендель Грегор  
(1822 -1884)*

Друга половина XIX ст. була часом виникнення генетики як окремої біологічної науки, засновником якої, що вже зазначалося раніше, був Григор Мендель. У зв'язку з особливою роллю цього вченого в історії генетики, розглянемо детальніше його особистість. Він народився в Моравії в 1822 році. У 1843 році вступив до монастиря Августинів у Брюнні (зараз м. Брно), де прийняв духовний сан. Пізніше він поїхав до Вени, де провів два роки, вивчаючи в університеті природничу історію та математику Після цього в 1853

році повернувся до монастиря. Такий вибір предметів вивчення,



безумовно, суттєво вплинув на його майбутні праці з успадкування ознак у гороху.

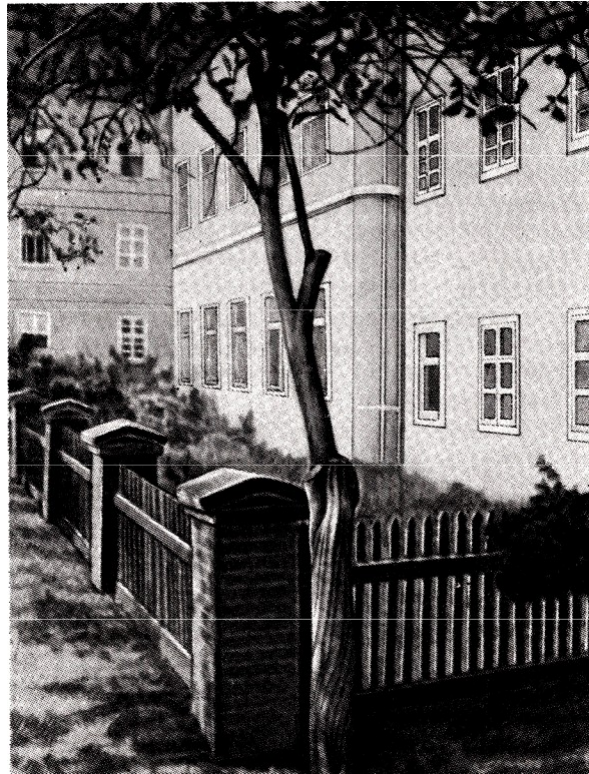
Загалом усі майбутні дослідження Г. Менделя були не випадковими. Він не був професійним вченим, але дуже цікавився основними проблемами біології свого часу, головною з яких, безумовно, були закономірності, що визначають різноманіття культурних форм. Ще в дитинстві Г. Мендель набув досвіду в розведенні і схрещуванні бджіл. Існують історичні факти, що він вдома розводив і схрещував сірих кажанів і, відповідно, спостерігав в них і явища домінування, і явища розщеплення ознак. Але дослідження з тваринами він відкрито проводити не міг,

тому що це було аморально для священика. І тому, певно, перебуваючи ще в Вені, Г. Мендель зацікавився дослідженнями з гібридизації рослин, у результаті яких вже були одержані різноманітні гібридні нащадки, ознаки яких перебували в певних статистичних співвідношеннях. Саме ці об'єкти і стали предметом його наукових досліджень, які він розпочав улітку 1856 року в монастирі у Брно. Результатом цих дослідів стало формулювання **концепції дискретної спадковості** (гіпотези чистоти гамет) і законів Менделя. Вони і складають зараз першу частину *загальної теорії спадковості*.

У зв'язку з особливим місцем, яке посідають в історії генетики праці Г. Менделя, розглянемо їх докладніше.

Успіхи цього дослідника частково обумовлені вдалим вибором об'єкта дослідження – гороху городнього. Учений упевнився в тому, що, порівняно з іншими, цей вид має такі переваги:

1. Має багато сортів, що чітко розрізняються за рядом ознак.
2. Рослина легко вирощується.



*Дослідний садок Г. Менделя у дворі монастирю у Брно (за Гайсимович, 1988)*



*Пам'ятник Г. Менделю на дворі  
монастирю у Брно  
(за Гайсимович, 1988)*

3. Репродуктивні органи повністю прикриті пелюстками, тому рослина зазвичай самоопилюється; через це його сорти “розмножуються в чистоті”, тобто її ознаки з одного покоління до іншого практично не змінюються.

4. Можливе штучне схрещування сортів, і воно дає “цілком плідні гібриди”.

Із 34 сортів гороху, які досліджував Г. Мендель, він відібрав 22, що чітко відрізнялися за рядом ознак, і використав їх у своїх дослідках. Ученого цікавили сім головних ознак: **висота стебла, форма насіння, забарвлення насіння, форма і забарвлення плодів, розташування і забарвлення квітів.**

Необхідно зазначити, що під час відбору об'єкта дослідження

Г. Менделю ще й пощастило: в успішному відборі ознак, що були ним відібрані, не було більш складних особливостей, які відкрили пізніше (наприклад, неповне домінування, залежність вияву ознаки від взаємодії більш ніж однієї пари генів, зчеплення генів тощо).

Разом із цим, Г. Мендель, на відміну від багатьох вчених (див. вище), які проводили подібні експерименти, зміг не тільки одержати гібридні рослини, але й оцінити статистично результати дослідів і пояснити їх з точки зору розуміння механізму спадковості.

Для своїх перших експериментів Г. Мендель відібрав рослини двох сортів, які чітко розрізнялися за якоюсь ознакою, наприклад, за розташуванням квітів, за кольором насіння (жовті та зелені). Між іншим, перед схрещуванням вчений ретельно перевіряв гомозиготність батьків за даною ознакою, тобто факт існування батьківських форм як чистих ліній. Для цього він три роки збирав насіння з окремих рослин (14 сортів) і висаджував їх теж окремо, щоб впевнитися, що сорти відрізняються лише за однією ознакою, тобто цілеспрямовано використовував методи селекції.

Ці експериментальні дослідження він проводив 8 років, однією з головних їх особливостей був **точний підрахунок резуль-**

**татів кожного дослідю**, який і дозволив встановити істинний кількісний характер розщеплення та сформулювати **закони спадковості**. Для одержання достовірних даних Г. Мендель вивчав великі сукупності гібридів (близько 20 тисяч особин гороху) всіх чотирьох поколінь.

Визначною заслугою Грегора Менделя було формулювання законів спадковості, незважаючи на те, що ще не були відкриті ані хромосоми, ані гени, ані мітоз з мейозом. Ці закони дієздатні навіть сьогодні, в епоху молекулярної генетики. Але мають, правда, межі свого застосування. У результаті дослідницької роботи Г. Менделя було відкрито:

1. Існування в організмі *дискретних “спадкових факторів” або “спадкових елементів”*, які зараз називають генами. Тобто не ідеальні, а суто матеріальні компоненти організму були пов’язані з певними його ознаками.

2. *I закон Менделя* (I правило Менделя, правило домінування, або правило однаковості I покоління): під час моногібридного схрещування батьківських форм, які є чистими лініями, гібриди першого покоління однакові за генотипом і фенотипом та мають домінуючу (контрастуючу) ознаку (AA x aa – Aa).

3. *II закон Менделя* (закон розщеплення ознак у гібридів другого покоління): під час моногібридного схрещування серед гібридів другого покоління з’являються рослини як з домінуючими, так і з рецесивними ознаками у співвідношенні 3:1.

4. *III закон Менделя* (незалежного успадкування ознак): дві (або більше) пари альтернативних ознак розподіляються (успадкоковуються) в другому поколінні гібридів між собою незалежно, при цьому кожна пара дає розщеплення за генотипом 3:1, за фенотипом 9:3:3:1.

5. *Правило, або гіпотеза, чистоти гамет* (назва з’явилася пізніше): – розвиток кожної ознаки контролюється двома факторами спадковості, які одержані від батьківської й материнської форм;

– під час утворення гамет в кожному з них потрапляє тільки один фактор з даної пари;

– під час злиття гамет домінуючий і рецесивний фактори опиняються в одній клітині й співіснують, не змішуються і не збавляються.

Положення гіпотези можна розглядати як концепцію дискретної спадковості. Свої висновки Г. Мендель сформулював у праці “Досліди з рослинними гібридами”, яка була опублікована в 1865 році в “Працях товариства природодослідників” міста Брюнн.

Г. Мендель не відкрив гени, але йому вдалося виділити найважливішу їхню властивість, а саме – дискретність. На цій основі були сформульовані принципи незалежності комбінування генів (ознак) при схрещуваннях, альтернативність стану генів (ознак) – домінантність і рецесивність. Не маючи можливості проникнути в матеріальну сутність гена, його функції і поведінку при дозріванні статевих клітин, Мендель використав метод створення абстрактної моделі спадкового фактора (гена).

Ця модель була гіпотетичною і, разом з тим, її теоретико-пізнавальне значення визначило розвиток генетики. Успіхи генетики ХХ ст. – це перетворення логічної (гіпотетичної) моделі гена у фізичну (пов'язану з конкретними клітинними структурами) модель з розкриттям сутності його функцій і ролі при детермінації цілісного життя клітини і розвитку індивідуума.

Головним в логічній моделі гена, яка була створена Г. Менделем, стало прагнення до пізнання матеріальності гена. Аналізуючи логічно розходження алелів в гетерозиготах, він створив модель, за якою алельні гени (ознаки) А, а при утворенні статевих клітин розходяться в різні гамети, що призводить до утворення 50 % гамет А й 50 % гамет а.

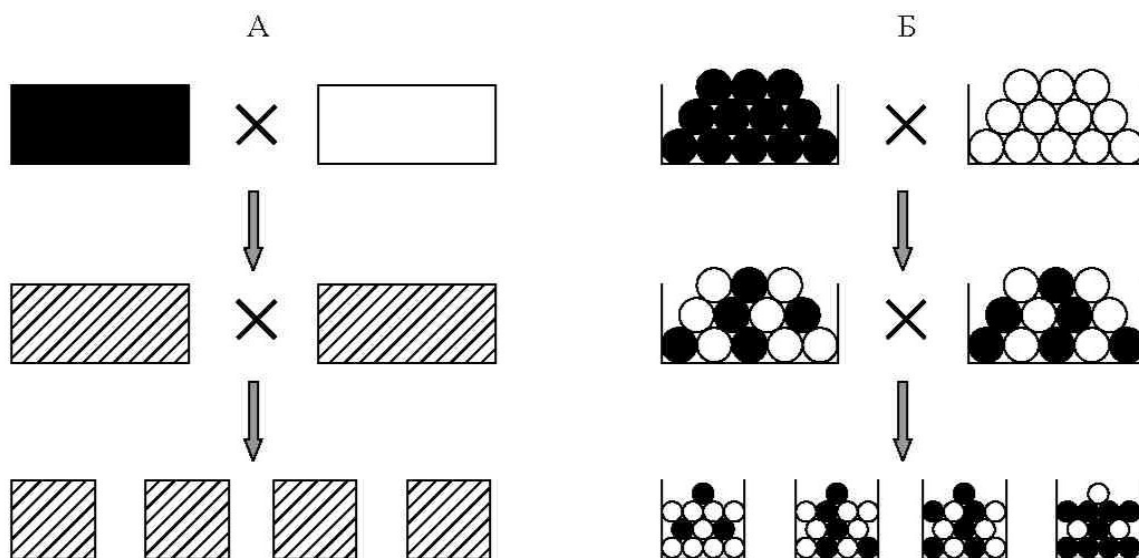
Логічна модель гена виникла завдяки новим підходам Менделя до вивчення життєвих явищ. Він розробив методи генетичного аналізу шляхом використання принципів теорії ймовірності при аналізі відмінностей ознак (генів) між особинами.

У результаті виник ідеалізований об'єкт – логічна модель спадкового фактора (гена). Аналіз Менделя торкався спадкових ознак. Природно, що при такому стані справ у пізнанні спадковості виник великий розрив між формою і змістом. Можна сказати, що весь розвиток генетики ХХ ст. був присвячений усуненню цього розриву насиченню логічної моделі гена науковим змістом, що врешті-решт дало науці молекулярну модель гена, функціонування якої описує сучасне історичне узагальнення генетики – теорія гену

Не зважаючи на важливі висновки про природу спадковості, які були зроблені Г. Менделем, вони залишилися непоміченими і незрозумілими його видатними сучасниками. Його дослідження залишилися похованими в “Працях” провінційного аматорського товариства. Пануючими в ці часи залишалися уявлення про “злиту” спадковість, про яку вже йшлося вище. Нам здається корисним розглянути детальніше принципів відмінності, що існували між концепціями “зливої” та дискретної спадковостей у зв'язку з тим, що перша, як буде показано далі, суттєво ускладнила стано-

влення теорії Ч. Дарвіна, а концепція Менделя дала їй життя і можливість подальшого переможного розвитку в природознавстві.

На рис. 11 наведена порівняльна характеристика цих двох концепцій.



*Рис. 11. Порівняльна характеристика уявлень про “зливу” (А) і дискретну спадковості (Б) (за Комісаровим, 1991).*

Як свідчить схема (А), за уявленнями про “зливу” спадковості, при схрещуванні батьків спадкові ознаки в їхніх нащадків змішуються або зливаються, “забруднюються”. У той час як за іншою концепцією (схема Б), що була надійно доведена і виразилась у відповідних законах Г. Менделя, схрещування батьків призводить до збереження індивідуальності ознаки, яка зберігається в ряді поколінь, хоч може фенотипно і не виявлятися. Дослідження Г. Менделя довели, що нові ознаки не зникають, не змішуються, не розчиняються. Навіть якщо вони не виявляються в окремих поколіннях, рано чи пізно вони з’являться в нащадків і підхопляться або відкинуться добром.

Зазначене, певно, й зумовило той факт, що протягом другої половини ХІХ ст. у наукових працях робота Менделя цитується всього лише кілька разів і тільки як різновид праць з питань гібридизації. Навіть Чарльз Дарвін, майбутній автор еволюційного вчення, який у 1868 році публікує книжку “Зміни тварин і рослин під впливом одомашнювання”, не зміг повністю оцінити висновків Г. Менделя і використати їх для пояснення еволюції виду Разом з тим, Ч. Дарвін не заперечує думки, що існують спадкові елементи, які зберігають свою незмінність і в захованому вигляді містяться у статевих клітинах. Цей вчений пропонує власну гіпо-



тезу спадковості – гіпотезу пангенезису, відповідно до якої матеріальним носієм спадковості є “геммули”, що постійно формуються в клітинах. Про взаємодію теорії Ч. Дарвіна з генетичними узагальненнями йтиметься далі (див. розділ 3).

*Едвард Страсбургер*  
(1844–1912)

### **3.1.3. ХРОМОСОМНА ТЕОРІЯ Т.-Х. МОРГАНА**

Наступним етапом формування загальної теорії спадковості була розробка хромосомної теорії. В історії генетики між відкриттям законів Менделя та нею сталося кілька важливіших відкриттів, які можна віднести і до досягнень цитології, і до досягнень науки про спадковість та мінливість, про що свідчать історії обох наук. Вони з одного боку суттєво поглиблювали розуміння положень клітинної теорії (див. рис. 3), з іншого – ставали підґрунтям для створення хромосомної теорії.

Серед таких досягнень необхідно назвати:

- відкриття мейозу і явища редукції хромосом у ньому (Страсбургер, 1987);
- відкриття хроматину і хромосом як складових клітини (Гофмейс-



тер, 1873, Вальдейер, 1888);

- визначення ролі ядра в процесі поділу (Чістяков, 1872);
- відкриття мітозу і опис його фаз (Страсбургер, Чістяков, 1872);
- відкриття постійності кількості і форми хромосом у кожного виду рослин і тварин;
- сутність процесу запліднення у тварин і рослин (Гертвиг, 1875, Навашин, 1898);

- локалізація спадкових факторів у хромосомі (Боварі, Сеттон, 1902), які пізніше назвали генами (Йоганнсен, 1909).

Але найважливішим досягненням генетики того часу, що мало вагоме значення для виникнення хромосомної теорії спадковості, були узагальнення Августа Вейсмана (німецький зоолог і теоретик еволюціонізму), який у 1887 році видав книгу “Зародкова плазма”, де виклав свою гіпотезу (вчення) про зародкову плазму та її безперервність.

За нею спадковість – це властивість спеціалізованих статевих клітин. Носієм спадковості є матеріальні частки, скупчені в хромосомах. Речовина спадковості – “зародкова плазма” потенційно безсмертна і незалежна від впливу умов існування. Тому передача на-

щадкам набутих ознак неможлива. Зародкова плазма може змінюватися сама по собі. А. Вейсман вважав, що сома (тіло) організму походить від статевих клітин, захищає їх від впливу середовища і забезпечує їх харчуванням. Соматичні клітини – смертні. Кожна ознака організму має власні зачатки. Як бачимо, далеко не всі положення цієї гіпотези повністю є правильними. На рис. 14 наведена оригінальна схема вченого, яка ілюструє його уявлення про змішування зародкової плазми.

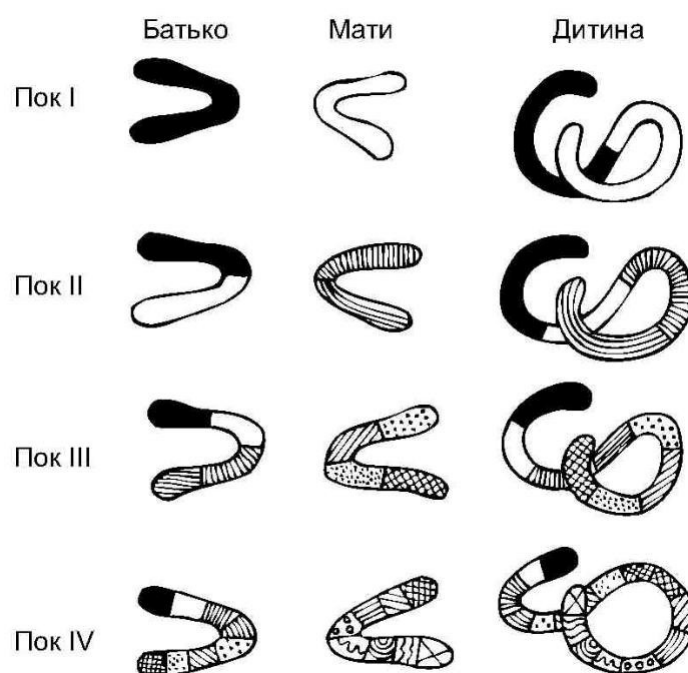


Рис. 14. Процес змішування зародкової плазми під час схрещування (за Гайсиновичем, 1988).

На основі положень сучасної клітинної теорії, цих та інших досягнень наукової думки, наприкінці ХІХ ст. були сформульовані наступні важливі узагальнення:

- усі клітини організму будь-якого виду містять однакову певну кількість хромосом. Хромосоми соматичних клітин представлені парами морфологічно різних типів;

- під час поділу соматичних клітин шляхом мітозу хромосоми розподіляються навпіл між дочірніми клітинами, унаслідок чого їхні ядра містять по дві хромосоми кожного типу;

- у процесі утворення статевих клітин відбувається редукційний поділ



Август Вейсман  
(1834–1914)



(мейоз), який призводить до зменшення кількості хромосом удвічі; гамети несуть тільки по одній хромосомі кожного типу;

- завдяки заплідненню в зиготі відновлюється подвійний набір хромосом.



Гуго де Фріз  
(1848–1935)

Кінець XIX ст. – початок XX ст. – це період перевідкриття законів Г. Менделя, що мало не менш важливе значення, ніж вище наведені узагальнення. Честь повторного виявлення і підтвердження цих закономірностей належить трьом видатним генетикам того часу: Гуго де Фрізу, Карлу Корренсу і Ериху Чермаку. Саме ці вчені змогли довести вагомий внесок Г. Менделя в розуміння спадковості як біологічного явища, підтвердити його правильність з позицій вже існуючих цитологічних відкриттів. Ініціатива цієї групи вчених знайшла різні відгуки у вченому середовищі у зв'язку з тим, що наукова думка була вже

готова до сприйняття менделівських закономірностей успадкування.

Першим, хто відгукнувся і високо оцінив працю Г. Менделя, був англійський морфолог і генетик Віл'ямс Бетсон, який в 1900 році повідомив вчений світ Англії про видатну працю Менделя і організував її видання англійською мовою. Разом з Волте Сеттоном (1903-1904) він дає цитологічну інтерпретацію законам Менделя. Так, останній в одній зі своїх статей свідчить: “Має місце певний зв'язок між хромосомами та алелями, або одиничними ознаками. Я хочу звернути увагу на ймовірність того, що об'єднання в пари батьківських і материнських хромосом та їх наступний розподіл під час редукційного поділу може представляти фізичну основу закону спадковості Менделя”.

Отже, увесь розвиток цитолого-генетичних досліджень, які в цей час розглядалися як єдине ціле, підготував появу наступного теоретичного узагальнення генетики – *хромосомної теорії спадковості*.

Розробка цього узагальнення була пов'язана зі зміною об'єкта дослідження. Вагому роль у них відіграли досліди на дрозофілах. Авторами їх (у 1911 р.) стали Томас Хант Морган та його співробітники (А. Стервант, Г. Меллер, К. Бриджем). Цьому визначному узагальненню генетики пізніше (1933 р.) було присуджена Нобелівська премія.

Учені з'ясували, що всі вивчені ознаки дрозофіли можна поділити на 4 групи. Але в дрозофіли є 4 пари хромосом. Результатом цього дослідження стало встановлення зв'язку конкретних генів з певними хромосомами і з'ясування цитологічних механізмів успадкування генів.

*Томас Хант Морган  
(1866–1945)*

Хромосомна теорія спадковості – це найважливіше досягнення не тільки генетики, але і всієї біології першої половини ХХ ст. Основні її положення сформулював Т.-Х. Морган:

- спадкові особливості організму визначаються генами, які розташовані у хромосомі лінійно у вигляді груп зчеплення;

- кожний ген представлений в клітині двічі – у двох гомологічних хромосомах;

- у процесі мейозу гомологічні хромосоми потрапляють у різні статеві клітини, значить, і парні (аллельні) гени опиняються в різних гаметах (пояснення II закону Менделя);

- різні пари алельних генів знаходяться в різних парах гомологічних хромосом, тому пари ознак успадковуються незалежно одна від одної (пояснення III закону Менделя);

- гени, розташовані в одній хромосомі, успадковуються разом, зчеплено;

- зчеплення генів, які знаходяться в одній хромосомі, може порушуватися внаслідок кон'югації і перехрещення гомологічних



хромосом у профазі мейозу; у результаті цього виникають якісно нові хромосоми [Морган, 1936].

Хромосомна теорія висвітила межі застосування законів Г. Менделя: вони пояснюють тільки випадки успадкування ознак, за які відповідають алельні гени, тобто ті, що розташовані в гомологічних хромосомах. На інші явища спадковості ці закони не поширюються. Ця теорія забезпечила підйом матеріалізму в генетиці на новий рівень. Було виявлено, що ген представляє собою матеріальну структуру в хромосомі ядра клітини.

Згідно з положеннями Т.- Х. Моргана та його послідовників про лінійне розміщення генів у хромосомах, гени в процесах рекомбінації, мутації та виконання функцій поводяться як неподільні далі структури. Однак уже в 20-ті роки ХХ ст. стали на-

громаджуватись дані про існування “нестабільних”, або “лабільних”, генів, здатних до мутацій протягом усього онтогенезу, спричиняючи при цьому різні явища мозаїчності ознак, які визначаються цими генами (Емерсон, 1914-1929; Дж. М. Андерсон, 1920; Г. Меллер, 1927-1928). Наприкінці 20-х – на початку 30-х років ХХ ст. О. Серебровський (1928, 1930) та його співробітники (М. Дубинін, 1929–1931; А. Гайсинович, 1930; С. Левіт, 1930) сформулювали теорію ступінчастого алеломорфізму, згідно з якою алелі одного й того ж гена, що різняться фенотипно, визначаються різними матеріальними ділянками, або “центрами”, цього гена. Теорія претендувала на доведення складної структури генів і безперервності в генетичному складі хромосом.

Усе це призвело до того, що у вчення про спадковість на основі нових фактів про матеріальні носії спадковості було введено поняття про зміст і структуру. Ці поняття отримали в той час своє розкриття в первинній формі, але початок був покладений. Гени виявились розміщеними по хромосомам (група зчеплення). Це було початком аналізу внутрішніх зв'язків, вказуванням на роль структури, об'єднанням в генетиці формального (логічного) і змістовного (фізичного) в явищі спадковості. Саме такий підхід призвів в майбутньому до нової революційної ситуації у вченнях про спадковість, покликаної до життя народженням сучасної молекулярної генетики.

Хромосомна теорія утвердилася в боротьбі з ідеалістичними підходами в проблемі гена. Вільгельм Йоганнсен (видатний датський генетик, що сформулював поняття “генотип”, “фенотип”, “чиста лінія”, “ген”) і В. Бетсон вступили на шлях боротьби з хромосомною теорією спадковості, яка ставала сходинкою до наступного узагальнення генетики – теорії гена. Але вони змушені були відступити перед могутністю фактів і нових узагальнень з проблеми структури і функції гена.

Отже, при всіх наукових досягненнях і при провідній ролі матеріалізму в генетиці хромосомна теорія була тільки кроком від незнання до знання. Вона відобразила явище спадковості далеко не повністю, а лише в певних межах, які були допустимі завдяки теоретичному мисленню і можливостями того часу.

Розуміння того, як утворюється революційна ситуація в науці, за якою йдуть її великі успіхи, і разом з тим, розуміння сутності принципу співпадання, за яким будь-яка існуюча теорія ввійде в наступну як відносна істина, є важливим елементом наукового пізнання. Так, хромосомна теорія не змогла розкрити всі властивості гена тому, що, відповідно до неї, *генетична будова хромо-*

соми була тільки механічною моделлю у вигляді нитки намиста, де ген зображували окремою намистинкою. Ген представляли в якості неподільної кінцевої одиниці в будові хромосоми. Подвоєння генів під час розмноження клітини розглядалося без урахування даних про обмін речовин та принципів відтворення живого.

Механічність, притаманна першому етапу розвитку хромосомної теорії, найбільш яскраво виявлялась у вченні про ген як про неподільну корпускулу. Т.-Х. Морган писав, що “...найважливішим з усіх даних про природу генів є, можливо, спостереження над багатьма алеломорфами”. Проводячи ці спостереження, він прийшов до висновку, що гени змінюються в цілому, не виявляючи ніяких елементів подільності.

Отже, хромосомна теорія відносно сутності гена привела тільки до розуміння його як ділянки хромосоми, але не пояснила його молекулярну структуру. Тому більшість дослідників схилилися до розуміння гена як неподільних “білітів”, що працюють ізольовано. Разом з тим, наукова думка вимагала рухатися далі, і тому експериментальні дослідження спрямувалися на вирішення проблеми молекулярної структури гена, що завершилося створенням *генної теорії*, яке розпочалося з першої половини ХХ ст. і продовжується до наших часів.

### 3.1.4. ІСТОРІЯ СТАНОВЛЕННЯ ГЕННОЇ ТЕОРІЇ

Історія становлення генної теорії співпадає зі зміною об’єкта дослідження генетики: дрозофілу замінили мікроорганізми. Серед узагальнень, на яких базується сучасна генна теорія, треба назвати такі:

1. Микола Костянтинович Кольцов, видатний учений, засновник вітчизняної генетики, ще в 1928 році вперше у світі запропонував *гіпотезу молекулярної будови і матричної репродукції хромосом*, що стала основою його ідеї **про взаємозв’язок гена з певною хімічною речовиною клітини**. Але він мав на увазі не ДНК, про яку писав: “Складно визнати, що така простенька молекула, як ДНК, має настільки складні функції”.



Микола Кольцов  
(1872–1940)

Перша модель будови хромосоми, за М. Кольцовим, мала такий вигляд: в основі кожної хромосоми лежить тонка нитка, яка являє собою спіральний ряд величезних органічних молекул – генів. Можливо, ця спіраль є однією гігантською молекулою. Разом з

тим, учений висловив ідею про існування молекул, які зберігають і передають спадкову інформацію, можуть самовідтворюватися.

2. Формулювання гіпотези “один ген – один фермент” на основі деяких явищ спадковості, які пов’язані з кількісними змінами певних ферментів і тим, що один ген детермінує синтез певного фермента (30–40-і роки ХХ ст.).



Джеймс Уотсон  
(р. 1928)

3. З’ясування того факту, що ДНК бактерій (пневмококів) є речовиною спадковості (1944 р.). Цей факт, між іншим, не заперечував думки про спадкові властивості білків.

4. Проведення досліджень хімічного складу ДНК (Чаргафф, 1950-1953), створення гіпотетичної моделі ДНК (Уотсон, Крік, 1953).

5. Розшифрування послідовності генетичного коду (Коран, 1955), нуклеотидних ділянок, що кодують і не кодують білок, та механізму синтезу ДНК (Корнберг, 1956), механізмів регуляції роботи генетичного коду (Моно, Жакоб, 1958).

6. Вирішальним доказом того, що ген є подільною одиницею рекомбінацій, мутацій та виконуваних функцій, стало дослідження бактерій і фагів.

Здатність мікроорганізмів до інтенсивного розмноження дала змогу виявити в них не лише численні спонтанні та індуковані мутації, а й внутрішньогенні рекомбінації. Основна заслуга у вивченні цих процесів належить американському молекулярному генетику Сеймуру Бензеру (1957), якому вдалося переконливо обґрунтувати на бактеріо-



Френсіс Гаррі Комптон Крік фагах кишкової палички (*Escherichia*

(1916-2004)

*coli*) уявлення про тонку структуру гена. Він запропонував для одиниці функції, яка визначає структуру одного поліпептидного ланцюга, назву цитрон, одиницею мутагенезу – мутон, для одиниці рекомбінації – рекон. У межах цитрону, вважав С. Бензер, міститься багато мутонів і реконів.



Багато з наведених досліджень були удостоєні Нобелівської премії в галузі медицини й фізіології (див. розділ 2). Сумним є той факт, що молекулярна генетика, яка починалася з досліджень М. Кольцова і у 20-30-х роках ХХ століття і формувала передній край світової генетичної науки, була практично повністю знищена в епоху “лисенківщини” (детальніше див. далі). Доказом того є не тільки відсутність наших співвітчизників серед нобелівських лауреатів-генетиків, але і той факт, що рівень розвитку вітчизняної і російської генетики суттєво нижчий, ніж у країнах далекого зарубіжжя.

Ще одним дуже важливим аспектом цього етапу становлення загальної теорії спадковості є особлива увага вчених до хімічної структури генетичного коду. В цій групі досліджень, у яких вивчався хімічний склад окремих нуклеотидів, результати рентгеноструктурного аналізу (метод, під час якого складну молекулу обробляють рентгенівським промінням і одержують знімок, або рентгенограму, цієї молекули). Рентгенограма нагадує знімок під час проходження людиною флюорографії. Аналіз цього знімку дає можливість виявити розташування в ній певних атомів) і багато інших наукових фактів та окремих емпіричних узагальнень. Привертає увагу той факт, що загальна модель ДНК збиралася на основі рентгенограми на зразок дитячого конструктора – за окремими елементами. У результаті цієї роботи було з’ясовано, що вже в самій структурі ДНК закладена можливість її точного самовідтворення. Закінченням цього етапу розвитку науки про спадковість і мінливість було виникнення молекулярної генетики, **на рівні якої цитологія (клітинна біологія) знов опинялася безпосередньо поряд з генетикою, як це вже було в історії біології.**

Одним з головних узагальнень молекулярної біології та генетики є *генна теорія*, яка продовжує розроблятися та доповнюватися і на сьогодні характеризується такими положеннями:

- ген – ділянка молекули ДНК, локалізована в чітко визначеному місці хромосоми відносно інших генів, яка спроможна до реплікації і кодування одного ланцюга білка;

- закодована в генах спадкова інформація реалізується на основі матричного принципу (компліментарної взаємодії нуклеотидів у генетичному коді) крізь процеси редуплікації, транскрипції і трансляції;

- перетворення спадкової інформації здійснюється тільки в напрямку ДНК – РНК – білок. Білок не може бути матрицею для

ДНК і РНК; гени розділені знаками пунктуації – термінаторами. Більшість генів еукаріот має складну структуру, яка представлена такими елементами: регуляторна зона, промотор, структурна частина;

- гени прокаріот в основному унікальні й безперервні. Гени еукаріот представлені великою кількістю копій, мають екзонно-інтронну структуру [Льюїс, 1987].

**Геноміка.** Наступний етап історії генетики (друга половина Х ст. – початок ХХІ ст.) пов'язаний зі становленням геноміки, тобто періодом досліджень загальної організації спадкової інформації організму загалом. Цей період розвитку генетики співпадає зі зміною основних об'єктів дослідження. Головне місце серед них надійно займають віруси і плазміди (частини прокаріотичного генома, що існують в клітині окремо від бактеріальної хромосоми).

Як свідчить історія генетики, друга половина ХХ ст. почалася з безпосереднього розшифрування генетичного коду, який був обумовлений розвитком методів секвенірування нуклеїнових кислот і білків (сучасний метод визначення нуклеотидних послідовностей ДНК шляхом одержання фрагментів її ланцюгів, що складаються з однієї нитки, та їх хімічного аналізу). Перші досягнення в цій сфері стосувалися вірусного генома (геном – уся сукупність генетичної інформації, що міститься у вірусі і клітині прокаріот, а також та, що міститься в гаплоїдному наборі хромосом у еукаріот). Була встановлена повна нуклеотидна послідовність генома одного з РНК-вірусів (трьохгенного фага MS 2), у якій містилося 3569 нуклеотидів. Це дослідження знаменувало розшифрування **першого гена** простого організму Амінокислот-ну послідовність усіх трьох білків, що кодувались цим фагом, теж вдалося встановити. Пізніше були розшифровані гени ще трьох невеликих за об'ємом геномів (мінімальних) вірусів (R-17; Qb; f2). Ці роботи були покладені в основу найсучаснішого розділу генетики – геноміки.

Успіхи в розшифруванні геномів вірусів спонукали вчених до дослідження генома людини. Першими досягненнями в цій сфері став процес секвенірування 16 569 пар нуклеотидів в ДНК мітохондрій (нагадуємо, що геном людини має дві частини – ядерну, яка міститься в ядрі, і цитоплазматичну, що міститься в мітохондріях і з якою пов'язана напівавтономність існування в клітині останніх органел). Але ці дослідження передували ще важливішій частині відкриття – **повному і комплексному дослідженню ге-**



**нома людини**, який нараховує близько 3 млрд пар нуклеотидів. Між іншим, у 70-80-х роках минулого століття почали з'являтися відомості про можливість складання повного переліку білків, що кодується геномом людини.

Першою стадією (друга половина 80-х років ХХ ст.) у комплексному дослідженні генома людини став структурний опис геному: повне секвенірування й фізичне картування генів (розташування генів у хромосомах). Початок геномної ери з одного боку різко стимулював розвиток і використання ДНК-технологій у всіх генетичних дисциплінах і спеціальних розділах генетики, а з іншого – забезпечив проникнення ідей і методів генетики у більшість суміжних наук, особливо медичних. Тому поряд із *загальною геномікою* стали говорити про більш прикладні її підрозділи, а саме онкогенетику, фармакогенетику, і навіть про фармогеноміку.

Отже, закінчуючи розгляд історії становлення головних теоретичних узагальнень генетики стосовно явища спадковості, нам видається доцільним поєднати їх в одну теорію – **загальну теорію спадковості**. До її складових на сучасному етапі розвитку генетики ми відносимо:

1) концепцію дискретної спадковості й закони Г. Менделя, які відображають класичні закономірності роботи алельних генів;

2) хромосомну теорію спадковості, яка розглядає певні закономірності генної організації хромосоми і закономірності роботи неалельних генів;

3) теорію гена, яка охоплює розуміння структурної організації гена і загальні механізми її роботи;

4) уявлення про геноміку, які містять дослідження питань організації генома й особливості його роботи загалом і котрі ще не оформлені у ґрунтовне теоретичне узагальнення.

### **3. 2. ЗАГАЛЬНА ТЕОРІЯ МІНЛИВОСТІ**

Генетика як фундаментальна біологічна дисципліна містить закономірності прояву ще однієї властивості живого – мінливості. Історичний шлях становлення теоретичних узагальнень, пов'язаних із цією властивістю, свідчить, що становлення цих узагальнень мало місце практично одночасно з першим і почалось воно з виникнення мутаційної теорії Г. де Фріза.

### 3. 2. 1. ТЕОРІЯ МУТАГЕНЕЗУ: ІСТОРИЧНИЙ ШЛЯХ ЇЇ СТВОРЕННЯ

Історія генетики свідчить, що засновником мутаційної теорії був нідерландський ботанік і генетик Гуго де Фріз, який вніс вагомий вклад у становлення загальної теорії спадковості (пригадайте його роль у перевідкритті законів Менделя). У зв'язку з видатною роллю цього вченого і його узагальненнями в історії біології загалом, розглянемо його досліди стосовно мутаційної теорії детальніше. У своїй праці “Внутрішньоклітинний пангенезис”, де він в 1889 році вслід за Г. Менделем свідчить про існування окремих самостійних одиниць спадковості (пангенів), вчений робить висновок про те, що мінливість організмів буває тільки двох родів – індивідуальна (“флуктуаційна”), яка виникає внаслідок перегрупування пангенів, і “видоутворювальна” – в результаті виникнення нових пангенів шляхом зміни тих, які існували раніше.

З 1889 до 1901 року відомі лише декілька експериментів, у яких були одержані мутовані організми. Наприклад, І. Герасімов у 1892 році після впливу низької температури на зелену водорість спірогіру виявив клітини, які містили різну кількість ядер. Це була перша геномна мутація, отримана штучно.

Г. де Фріз приблизно в той самий період провів ґрунтовні дослідження мінливості однієї з рослин – енотери Ламарка (дворічна рослина, що була завезена в Європу з Північної Америки). Учений вивчив 53 тис. особин рослини. Він висадив у дослідному саду 9 екземплярів рослин, паростки якої він знайшов на занедбаному картопляному полі поблизу свого міста.

Де Фріз виконав великий обсяг робіт з вивчення мінливості в енотери – поліплоїдної форми (ця ознака йому була невідома) – і помилково вважав, що це результат мутаційного видоутворення. Через два роки вчений одержав 15 тис. рослин першого покоління. Серед них було 10 екземплярів (0,07 %), які різко відрізнялися від інших – нормальних. П'ять із цих рослин були карликові (їх висота складала близько однієї чверті висоти материнської рослини). Інші були із широким листям. Ці форми регулярно передавали свої ознаки нащадкам. До 1900 року де Фріз одержав від вихідних 9 рослин сім поколінь, що містили 33 тис. рослин. З них 800 особин були незвичайними. Їх вчений назвав *мутаціями*, або *мутантами*. (Уперше термін “мутація” був введений ще в 1869 р. В. Ваагеном.) Саме ці дослідні і були покладені в основу його мутаційної теорії.

Парадоксальність відкриття Г. де Фріза полягає в тому, що насправді під час досліджень він одержав не мутаційні форми, а спостерігав результати комбінативної мінливості у зв'язку з тим, що його об'єкт дослідження був складною гетерозиготою, яка має природні хромосомні перебудови. Наявність останніх і дала вченому різноманітність рослин.

Докази на користь виникнення мутацій знайшов інший генетик – В. Йогансен (1908–1913). Вони стосувалися кількісної ознаки організму – маси насіння. Історія генетики свідчить, що незалежно від Г. де Фріза мутаційну теорію, або “теорію гетерогенезису”, відповідно до якої види виникають унаслідок мутацій, сформулював у своїй монографії “Гетерогенезис і еволюція. До теорії походження видів” російський ботанік Сергій Іванович Коржинський (1899 р.). Тому, певно, варто говорити про мутаційну теорію Коржинського–Де Фріза. При цьому наголосити, що ця теорія більш ґрунтовно викладена в працях останнього із цих учених.

Як і закони Менделя, мутаційна теорія була серед тих узагальнень генетики, які використовувалися певними вченими для пояснення процесу еволюції, а саме – видоутворення. Помилки генетиків були в тому, що вони намагалися вирішити еволюційні проблеми, з'ясувати закономірності еволюції тими самими експериментальними методами, якими були відкриті закономірності успадкування. Де Фріз належав саме до цієї групи вчених-генетиків. Про взаємовплив генетичних і еволюційних узагальнень йтиметься далі (див. розділ 3). У цьому ж розділі хотілось би звернути увагу на те, що мутаційна теорія Г. де Фріза, маючи не менше значення у біології ніж закони Г. Менделя, теж не була належно оцінена співвітчизниками вченого. Вона розглядалася ними як варіант теоретичного пояснення процесу еволюції, при цьому такий, що не відповідає дарвінівському. Велике відкриття Г. де Фрізом ролі мутацій в мінливості організмів пройшло непомітним, як не парадоксально це чути зараз, навіть призвело до протистояння мутаційної теорії і вчення Дарвіна. Виникнення такого парадоксу пов'язане з певними помилковими ідеями стосовно видоутворення, які існували в той час. Так, де Фріз вважав, що кожна нова мутація дає новий вид, у зв'язку з тим, що поступовість переходу різновидів у види не є результатом боротьби за існування і відбору, процесів ізоляції нового виду від старого: “Як тільки нові види відокремилися з родоначального виду, вони одразу вже постійні. Для цього не потрібні ані ряди поколінь, ані

боротьба за існування, ані знищення слабких особин, ані відбір” [Гайсинович, 1988].

Незважаючи на те що Г. де Фріз передбачав наявність матеріальних структур спадковості в організмів, його теорія, на думку істориків біології, не мала прямого відношення до менделізму. Разом з тим, у генетиці існувало розуміння того, що мутації виникають в результаті дії тільки внутрішніх чинників.

Розвиток генетики того часу не дав змоги побачити фундаментальність зазначених наукових праць, що розглядали закономірності реалізації двох взаємопов’язаних процесів існування і зміни ознак, двох основних властивостей живого – спадковості й мінливості.

Перша половина ХХ століття, яка пов’язана зі створенням хромосомної теорії, була періодом накопичення фактичного матеріалу із проблем мутагенезу, що, безумовно, сприяло підвищенню статусу мутаційної теорії, перетворенню її з теорії, що з помилками пояснювала еволюцію, у найважливіше теоретичне узагальнення генетики.

Серед досліджень, які сприяли такому становленню мутаційної теорії, необхідно назвати ті, що встановили:

- взаємозв’язок гемофілії та кольорової сліпоти з порушеннями в Х-хромосомі (Морган, Вільсон, 1911);
- наявність різновидів хромосомних мутацій, які призводили до зміни ознак (Бриджем, 1919);
- виродження у рослин (Штейн, 1926), мутаційний ефект в грибів (Надсон, Філіпов, 1925), у дрозофіли (Мюлер, 1927) під впливом рентгенівських променів.



*Микола Вавілов  
(1887–1943)*

Найгрунтовнішим узагальненням того часу був закон гомологічних рядів у спадковій мінливості в близьких видів, родів і родин, який свідчив про наявність подібних (паралельних) рис мінливості в цих систематичних групах.

Микола Іванович Вавілов, видатний радянський ботанік, генетик, селекціонер сформулював цей знаменитий закон у 1920 р. Відповідно нього, спадкова мінливість є не тільки об’єктивно-випадковою, вона, крім того, підпорядковується внутрішньому закону мутацій на базі історичних комплексів генів всередині виду. У 1925 р. М. І. Вавілов висту-

пив з ученням про центри походження культурних рослин. Це вчення показало закони еволюції культурних рослин, пов'язані з людиною, і відкрило джерела зародкової плазми (генотипу) рослин для вирішення селекційних задач. На основі даних принципів збиралася світова колекція рослин, яка відкрила нові можливості для практичної селекції. Ці праці М. Вавілова надали прискорення розвитку мутаційній теорії, створили новий етап в розвитку принципів генетичної селекції.

Загалом, оцінюючи зазначений період розвитку генетики, можна зробити висновок, що він представляє собою епоху неокласицизму. Для становлення загальних теорій спадковості й мінливості це був час суттєвого філософського осмислення стану розвитку генетики. Так, багато концепцій, які здавалися загальноприйнятими в епоху класичної генетики, зазнали в цей час перегляду. У генетиці після господарювання механістичного матеріалізму і залишків ідеалізму настає час проникнення матеріалістичної діалектики у важливі проблеми цієї науки.

У цей час була переглянута роль зовнішніх і внутрішніх чинників у явищах мутацій. Як уже наголошувалося, тривалий час панував ідеалістичний підхід, згідно з яким поява мутацій, тобто зміна генів у живій системі, диктувалася тільки внутрішніми чинниками (*за теорією автогенезу*). Це не тільки перекручувало сутність явищ мутацій, але і закривало перед наукою шлях до керування спадковою мінливістю організмів.

У 1925–1927 рр. теорія автогенезу була остаточно переглянута. Однак усе ж природний мутаційний процес (за рахунок зовнішніх чинників) ще довго трактувався автогенетично. Це було причиною того, що пройшло близько 20 років, доки в працях І. Рапопорта і Ш. Ауербаха (1946 р.) не було показано, що багато хімічних сполук, які проникають в клітину, здатні індукувати мутації. Лише поступово стало з'ясовуватися, що причиною природних мутацій слугують процеси метаболізму (зовнішні щодо генів) і вплив факторів зовнішнього середовища. У проблемі мутацій ствердилася діалектика внутрішнього і зовнішнього як єдності, за якої гени, метаболізм клітини, організм і зовнішнє середовище взаємодіють. Ця діалектична постановка питання, опираючись на молекулярну теорію гена, стала вирішальною при створенні сучасної теорії мутацій.

Діалектика репродукції живого перебуває в єдності інваріантності й мінливості. Мутації призводять до зміни генів, до появи нових ознак. Однак вони виникають на фоні постійної репродукції ознак батьків у потомстві. Природа цієї постійності у явищах

життя також повинна базуватися на матеріальних особливостях генетичної програми, яка одночасно і стабільна, і мінлива.

Попри те, що становлення генетичних узагальнень мало про-гресивну тенденцію, назвати його шлях прямим і легким не мож-на. Особливо цікавими й недостатньо висвітленими в науковій літературі є події 30-50-х років XX ст., що відбувалися в СРСР і сприяли тому, що генетична наука в цій державі, незважаючи на суттєві досягнення і високий рівень розвитку, була практично знищена. Головна причина такої події – це підключення до суто наукових дискусій сталінської державної машини, яка з ідеологічної точки зору стала вирішувати суперечливі наукові питання. Варто зазначити, що в історії біології – це унікальна ситуація, і тому необхідно на ній зупинитися детальніше.



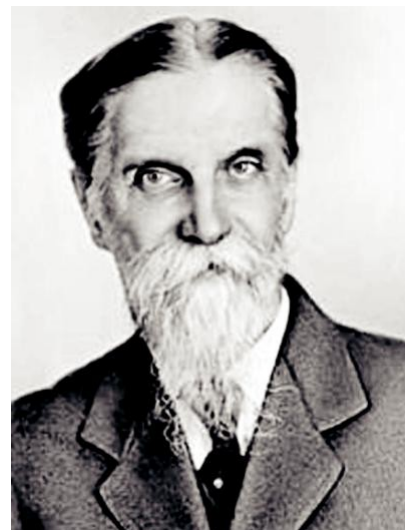
*Сергій Четвериков  
(1882–1959)*

Усе розпочалося з праць Сергія Сергійовича Четверикова, який у 1928 році спробував об'єднати теоретичні узагальнення генетики з розумінням еволюційного процесу, керуючись результатами досліджень на дрозофілі. Цей визначний вчений започаткував один із сучасних напрямків генетичних досліджень – генетику природних популяцій. Велике значення для розвитку цього напрямку мали праці українського генетика, академіка С. Гершензона. Зазначені наукові дослідження в майбутньому стали основою для розробки синтетичної теорії еволюції – СТЕ (детальніше див. розділ 3).

Практично одразу в Росії виникла група вчених, які не сприйняли окреслені роботи, у той час як у Західній Європі в цьому напрямку вчені почали плідно працювати. Абба Євсеєвич Гайсинович, видатний радянський генетик, у своїй ґрунтовній монографії з історії генетики “Зародження і розвиток генетики” (1988), розглядаючи цей етап, стверджує, що в СРСР зазначену вище групу очолював Трохим Денисович Лисенко. Він залишився в історії біології як руйнівник вітчизняної генетики, його іменем названо найтрагічніші часи вітчизняної науки. Отже, його прибічники і розпочали “великий” штурм існуючих теоретичних генетичних узагальнень. Ці вчені для доведення своїх поглядів почали використовувати помилкові судження Климента Аркадійовича Тімірязєва (видатного російського ботаніка й фізіолога, засновника вчення про фотосинтез) стосовно закономірностей

Г. Менделя у якості істини в останній інстанції. К. А. Тімірязєв, не розуміючи загальною сутність менделівських законів спадковості, що полягали в доведенні розходження (розщеплення) і незалежного комбінування спадкових ознак батьків у нащадків (фенотипні закономірності), фіксував свою увагу лише на фенотипних виявах ознак в онтогенезі (домінантність, рецесивність, проміжний вияв ознак або неповне домінування). Керуючись останнім, він вважав, що “менделєвський процес... ніякого інтересу з точки зору еволюції, тобто утворення нових форм, не має”. Разом з тим, необхідно наголосити,

*Климент Тімірязєв  
(1843–1920)*



*Трофим Лисенко  
(1898–1976)*

що К. Тімірязєв не вважав менделізм шкідливим ученням.

Опираючись на помилкові погляди видатного фізіолога, Т. Лисенко оприлюднив у 1929 році свою **теорію стадійного розвитку рослин**. З цього часу і почалася жорстка боротьба прибічників Менделя (Вавилова та інших прогресивних генетиків) з антименделістами-антиморганістами, яких очолював “народний академік” (так стали називати пізніше Т. Лисенка). Останній у своїй теорії, виходячи з власних дослідів з яровизації злаків, констатує, що кожна стадія розвитку “вимагає” певних зовнішніх умов для свого існування. Тому Т. Лисенко відхиляє не тільки



закономірності, що були вже надійно доведені сучасною генетикою того часу, але і наявність будь-яких матеріальних структур, пов'язаних зі спадковістю. Він стверджує, що "всі властивості клітини як цілого", і таким чином повертає науку назад у доменделевські часи. Згідно зі своїм "науковим академік" відхиляє більшість методів селекції, які ґрунтуються на принципах менделізму і хромосомної теорії, оскільки повністю визнає успадкування набутих ознак, які виникають у онтогенезі під впливом умов існування. На базі помилкових поглядів Т. Лисенко широко рекламує власні методи селекції, які нібито дозволяють не тільки підвищити врожайність, але і ви-





вести в найкоротші терміни нові, поліпшені сорти рослин з певними (запланованими) ознаками.

Він переконував, наприклад, що, змінюючи зовнішні умови, можна змінити озимі сорти на ярові – і навпаки. Ось кілька висловів засновника “творчого дарвінізму”, “народного академіка”, Героя Соціалістичної праці, руйнівника генетичного напрямку у вітчизняній біології Т. Лисенка: “Ми повинні оволодіти процесом мутацій, вміти докорінним чином змінювати природу рослин у потрібний нам бік; умови вирощування рослин впливають на зміну природи організму”. “Різноманітні зміни рослинних організмів у доквіллі викликані тим, що сама природа цих організмів різноманітна, а також різноманітні умови, у яких розвиваються ці організми”. Така незрозуміла селянам риторика дуже подобалася Політбюро ЦК КПРС, і тому мала підтримку у всього партійного керівництва у зв’язку з тим, що вона відкривала радикальний шлях швидкого вирішення задач значного підвищення врожайності зернових культур і продуктивності тваринництва, яке відповідало інтенсивному розвитку соціалістичного господарства загалом.

На наш погляд, існувала ще одна ідеологічна причина підтримки поглядів Т. Лисенка. Керівники соціалістичної держави пам’ятали, що людина – теж об’єкт живої природи, і погляд на те, що її можна активно змінювати, керувати нею незалежно від спадкових властивостей, дуже імпонувала цим “вершителям” долі людини.

Погляди Т. Лисенка викликали справедливу критику генетиків та селекціонерів, що призвело до проведення відкритої дискусії про шляхи розвитку в СРСР теоретичних досліджень з генетики і практичне використання її в сільському господарстві.

Саме цій події була присвячена “славнозвісна” четверта сесія ВАСГНД (Всесоюзна академія сільськогосподарських наукових досліджень ім. Леніна – головна наукова організація СРСР після 1917 року) у грудні 1936 р. в Москві. На ній виступило багато науковців – прибічників двох протилежних напрямків у радянській генетиці й селекції, які продемонстрували різкий контраст між характером і стилем виступів. Найбільш яскравими із цих позицій були доповіді М. Вавілова і Т. Лисенка. Так, М. Вавілов намагався висвітлити на суто науковій основі із залученням власного величезного експериментального та експедиційного матеріалу з вивчення різноманітних культурних рослин різних куточків планети широкі можливості селекційних робіт. Зміст доповіді свідчить, що М. Вавілов ще не усвідомлював загрози демагогічних нападів Т. Лисенка та його однодумців і тому не зміг захистити вітчизняну генетику та її теоретичний фундамент.

Т. Лисенко в своїй доповіді “За дарвінізм в агробіологічній науці” розпочав активний штурм генетики як науки. Так, він заперечував можливість існування “особливої речовини спадковості”, реальність генів і їх взаємозв’язок з хромосомами, при цьому приписував генетикам твердження про незмінність генів і різко критикував закон гомологічних рядів М. Вавілова. Основною тезою його доповіді було положення про “перетворення природи шляхом виховання вимог рослин до умов довкілля”. Це положення відображало переробку генетики на радянський лад. Усі твердження Т. Лисенка мали ненауковий характер, але мали підтримку, як вже вказувалося вище, у партійних керівників радянської держави. Саме це і відіграло драматичну роль у визначенні на наступні 20-30 років долі не тільки радянської генетики, але і багатьох видатних учених того часу

Реакційна політика Т. Лисенка (з 1938 року він очолив ВАСГНД) виявилася передусім у тому, що в СРСР у зв’язку з арештами голови і кількох членів оргкомітету не змогли провести в 1937 році запланований раніше VII Міжнародний генетичний конгрес. Радянські генетики покладали на нього свої сподівання з приводу вирішення кризи, яка виникла в той час у біологічній науці через політику Т. Лисенка.

Як результат, у країні пройшла хвиля необґрунтованих репресій учених-генетиків. Одного з провідних світових вчених-генетиків початку ХХ століття М. Кольцова та його однодумців звинуватили у фашистському характері деяких генетичних висловів. У 1937 році був закритий Медико-генетичний інститут, який займався антропогенетикою та медичною генетикою. Ці напрямки нібито будувалися на расистських догмах, трагічним фіналом цієї компанії став арешт і згодом – загибель у тюрмі М. Вавілова (1943 р.).

Останню крапку в нерівній боротьбі вчених-генетиків з Т. Лисенком поставила ще одна сесія ВАСГНД (1948 р.), на якій була практично відсутня будь-яка дискусія. Вона ухвалила науковий погляд антименделівської радянської науки того часу

Наслідки вище окреслених подій не тільки для радянської генетики, але і для всієї біологічної науки були жахливими. Одразу після цього кворуму вийшли накази міністрів вищої освіти, сільськогосподарства і охорони здоров’я, за якими було звільнено близько трьох тисяч викладачів і науковців кафедр генетики, дарвінізму, загальної біології, а також співробітників науководослідних інститутів, що викладали або вивчали положення дарвінізму, генетики та інших біологічних дисциплін, засуджених

сесією. Доля більшості з них була трагічною. Було заборонено і знищено підручники та інші книги з класичної генетики.

У підрозділах Академії наук СРСР було закрито всі генетичні і суміжні з ними лабораторії (цитогенетики, поліплоїдії тощо) і звільнені всі співробітники. В Інституті генетики, який з 1940 року очолював сам Т. Лисенко, залишилися лише ті вчені, що підтримували його погляди на долю генетики. Ця чорна “епоха лисенківщини” тривала до 1964 року і була скасована тільки рішенням партійного керівництва радянської держави.

Аналізуючи наслідки лисенківщини, виникає певна аналогія її порівняння з епохою Середньовіччя, у якому, як і в середині ХХ століття, неувага до наукової думки, нехтування об’єктивними закономірностями її розвитку призвело в обох випадках до відкидання розвитку суспільства назад. Подібність наслідків свідчать про наявність і однакових причин: і в Середньовіччі, і в період “лисенківщини” у справі науки втрутилася ідеологія. У першому випадку – релігійна, у другому – марксистсько-ленінська, що, як свідчить розвиток біології, є неприпустимим. Відродження генетики і, відповідно, участь радянських генетиків у процесах становлення загальних її теорій почалося “підпільно”, під прикриттям фізиків, що займалися обороною країни.

На прохання М. Дубініна (провідний радянський генетик, займався еволюційною генетикою, штучним мутагенезом тощо) відомий учений-атомник І. Курчатова в 1955 р. привіз із США колекцію мутантних ліній дрозофіли (свої лінії на той час були втрачені). У 1958 р. в Новосибірську під прикриттям “оборонців” був створений Інститут цитології і генетики, який і очолив лідер вітчизняної генетики М. Дубінін.

Офіційно ж тільки в 1964 році на жовтневому пленумі ЦК КПРС радянська генетика була “реабілітована”, але для повного відновлення генетичних досліджень необхідно було багато часу

Світова генетика йшла своїм шляхом і накопичувала фактичні дані, що суттєво розвивали положення мутаційної теорії. Серед наукових праць провідне місце займали ті, що уточнювали структуру гена і генома загалом, давали можливість шляхом генної інженерії одержати штучні геноми, ввести їх до організму (одноклітинних організмів) і, таким чином, викликати в нього нові властивості (синтези нових речовин) або вияви штучної мінливості. Особливе місце в розробці загальної теорії мінливості посідають у той час дослідження з клонування рослин та тварин. Перші мали широке прикладне значення для сільського господарства, оскільки дали змогу в культурі клітин одержати виробничим спо-

собом різноманітні гібриди культурних рослин із широким спектром корисних для людини властивостей. Інша група досліджень не мала такого широкого прикладного значення, але незважаючи на різноманітні спекуляції, наприклад, історія з вівцею Доллі, завойовує простір клітинно-біологічних і молекулярно-біологічних досліджень.

На сучасному етапі розвитку біологічної науки **мутаційна теорія** має такий вигляд:

- мутація – це зміни генотипу, які зачіпають весь геном, цілі хромосоми, їх частини або окремі гени;
- мутація – це рідкісна подія;
- мутація виникає неспрямовано (спонтанно), стрибкоподібно, в окремих особин виду і не має пристосувального значення;
- мутації можуть бути шкідливими, нейтральними, корисними;
- мутація не викликає серйозних порушень у функціонуванні організмів, може стійко передаватися з покоління до покоління;
- близькоспоріднені роди та види характеризуються можливостями виникнення подібних мутацій [Інге – Вечтомов, 1989].

До загальних закономірностей мутацій необхідно віднести такі:

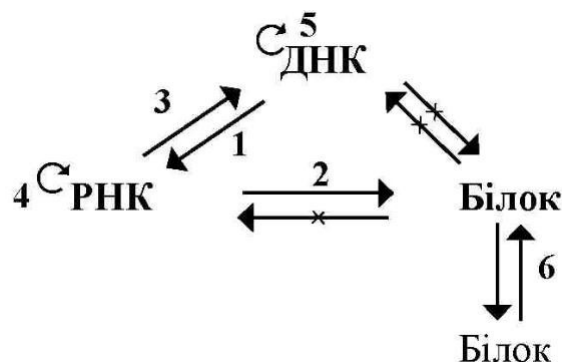
1. Мутації виникають у всіх класів і типів тварин, вищих та нижчих рослин, багатоклітинних і одноклітинних організмів, бактерій і вірусів.

2. Мутаційна мінливість як процес якісних стрибкоподібних змін є притаманною всім органічним формам.

Взаємодія генної та мутаційної теорій, як і загальних генетичних теорій, відображається в уявленнях про молекулярні механізми реалізації спадковості та мінливості, тобто механізм роботи генома та його регуляції.

Однією зі складових цих уявлень була ідея Ф. Кріка, одного з авторів гіпотетичної моделі ДНК, який в 1958 році запропонував схематичне зображення потоків генетичної інформації в живій природі, або “центральну догму молекулярної біології”, котра відображала напрямки реалізації спадковості. Формування цих уявлень базувалося на розумінні того, що центральне місце в життєдіяльності клітини займає синтез молекул білка, який програмується генами. Тривалий час вважали, що потік інформації в даному випадку має тільки один напрямок: від молекули ДНК до молекули інформаційної (матричної) РНК, а після цього – до мо-

лекули білка, тобто охоплює два етапи декодування генетичної інформації – транскрипцію і трансляцію (див. рис. 12). Але наступні дослідження показали, що формування і робота молекул ДНК і РНК безпосередньо пов’язана з діяльністю ферментів, тобто білків. Без них, наприклад, полімераз (ферменти, що здійснюють матричний синтез ДНК під час транскрипції та реплікації ДНК), спадкова інформація є неживою речовиною. Більш того, особливі ферменти захищають молекули ДНК від пошкодження (запобігають виникненню мутацій), що забезпечує певну сталість запису генетичної інформації та існування самих молекул ДНК. У вірусів (ретровірусів) був відкритий особливий фермент – зворотна транскриптаза, або ревертаза, що спроможний формувати (“списувати”) молекулу ДНК на основі м-РНК. Цей фермент пояснив появу нових генів у клітині, окрім тих, що виникають унаслідок репродукції вже існуючих.



*Рис. 12. Центральна догма молекулярної біології за Ф. Кріком, з доповненнями (за Інге-Вечтомовим та інш., 2004), що висвітлює потоки генетичної інформації в живій природі, які відбуваються під час таких процесів:*

*1 – транскрипції, 2 – трансляції, 3 – зворотної транскрипції, 4 – розмноження РНК-вірусів, 5 – розмноження ДНК-вірусів та процесу реплікації в клітині, 6 – пріонізації.*

Зворотний зв’язок існує і між молекулами білка та ДНК, але він здійснюється опосередковано, тому що не існує безпосереднього переносу генетичної інформації з білка на ДНК. Між іншим, взаємозв’язок молекул ДНК і білка в процесах життєдіяльності складає основу життя клітини. Уся ця інформація чітко показала, що запис генетичної інформації в структурі молекули ДНК – лише частина складних суперечливих взаємодій, на яких ґрунтуються явища спадковості й мінливості. Доказом даного твердження є дослідження останніх років, які призвели до запо-

чаткування епігенетики, або розділу генетики, що вивчає білкову спадковість.

Під епігенетикою розуміють різноманітні механізми спадковості та мінливості, які лише дотично пов'язані з кодуванням спадкової інформації у вигляді ДНК (РНК).

У науковій літературі останніх десятиліть епігенетичні феномени співвідносяться з цілою низкою нейродегенеративних захворювань людини та інших ссавців, які пов'язані з так званою “білковою інфекцією”. Інфекційні білки або пріони – це такі білки, які утворюються під впливом довілля безпосередньо на вихідні білкові молекули клітини. Виникнення цих білків і є причиною тяжких інфекційних захворювань нервової системи (куру, родинне безсоння, хвороба Гештмана–Штресслера–Шайнкера, хвороба Крейцфельда-Якоба в людини, бичача губчастоподібна енцефалопатія, або “коров'ячий сказ” у вівці, кози, оленя, миші, хом'ячків та інших тварин). Ці факти передбачали існування механізмів відтворення білків, які безпосередньо не пов'язані з процесами транскрипції та трансляції. Спочатку епігенетичні явища розглядали як такі, що суперечать центральній догмі молекулярної біології. В основу останньої покладені такі матричні процеси, як реплікація, транскрипція, трансляція, що відповідають за відтворення і реалізацію генетичної інформації. Але пізніше, як вже не один раз було в історії біології, нове явище – відкритий механізм мінливості – знайшло своє місце в основній схемі молекулярної біології та генетики (центральній догмі молекулярної біології) (рис. 12).

Уявлення про пріони не заперечують уявлень про структурний ген, який кодує білок. Якщо транскрипція і трансляція забезпечує механізм відтворення лінійної структури (первинної) білка, то пріонізація сприяє відтворенню білків крізь конформаційні його зміни. Останній шлях передбачає: один раз попавши до клітини, білок-пріон (інфекційний білок) перебудовує синтезовані знову гомологічні й поліпептидні ланцюги свого родича (клітинного попередника) “за власним зразком”, тобто формує на рівні вторинної, третинної і четвертинної структури білка (первинна при цьому залишається незмінною) іншу білкову молекулу, яка хоч і подібна до неї, але є іншою.

Отже, пріони, чи інфекційні білки, працюють не під час реалізації генетичної інформації, а після неї, беручи активну участь у процесах дозрівання, або фолдінгу білка (фолдінг білка – процес формування його вторинної, третинної і четвертинної структури на основі поліпептидного ланцюга). Пріонізація порушує нормальний хід фолдінгу. Том у ДНК і РНК називають матричними молекулами першого роду, а пріони – другого роду. Результатом пріонізації є зникнення з клітини й організму певного “нормаль-

ного” білка і поява на його місці “ненормального”, тобто має місце той самий результат, що і під час мутацій у структурному гені.

Сам процес пріонізації складається з кількох етапів:

1. Ініціація в результаті дії зовнішнього фактора (початок перетворення вихідних білів, білків-мішеней, або потенційних пріонів клітини), механізм якої практично невідомий;
2. Ріст пріонового агрегата, як збірка великої молекули;
3. Їх розмноження крізь відщеплення від великої молекули більш дрібних, або “зерен”;
4. Попадання останніх у дочірні клітини та їх розповсюдження по клітинах всього організму. При цьому важливу роль відіграють особливі білки – шаперони, що беруть участь у дозріванні білків у клітині, забезпечуючи білку певну просторову організацію.

У клітині цей процес може мати каскадний характер: зміна одного білка (його перетворення в пріон) зумовлює зміну в структурі та функції інших білків. Пріони можуть виникати не тільки внаслідок дії зовнішнього фактора на вихідний клітинний білок (потенційний пріон клітини), але і як опосередкована мутація. В останньому випадку, як результат мутації, синтезуються певні білки, що запускають пріонізацію в клітині. Слід зазначити, що процес пріонізації і спектр пріонів вже добре досліджений у дріжджів. У цих організмах пріони складають до 2 % (107), у дрозоді – 3,5 % (472 білки) всіх білків.

Відкриття процесу пріонізації суттєво ускладнило наші уявлення про регуляцію роботи генетичної інформації і, відповідно, про механізми реалізації спадковості й мінливості в живому організмі, оскільки серед потенційно можливих пріонів клітини є ферменти, задіяні в безпосередніх процесах перетворення генетичної інформації. Так, наприклад, якщо такий білок може “зупинити” транскрипцію, то і рамка зчитування з ДНК інформації може бути змінена і, як результат, у клітині з’являться білки, що відповідно обумовлюють появу нових властивостей не тільки клітини, а й організму загалом. Якщо серед таких білків міститься білок хроматину і він перетворюється на пріон, то знов буде запущено процес транскрипції та зміни білкового спектру в клітині, що може спричинити зміну властивостей клітини й організму.

На рівні пріонізації можна розглядати взаємозв’язок неспадкової та спадкової мінливості. Перед визначенням зазначених типів мінливості необхідно наголосити, що різні автори в підручниках з генетики й еволюції наводять неоднакові типи мінливості (див. літературу наприкінці підручника). Ми вважаємо, що най-

більш загальними все ж є ці два типи, бо вони відображають два принципово різні механізми реалізації цієї властивості в живих організмів, інші ж є різновидами кожного. Що саме ми маємо на увазі, стане зрозумілим далі з визначень цих двох типів мінливості.

Під *спадковою мінливістю* розуміють такі зміни ознак організму, які зачіпають його *спадкову інформацію*. Виходячи із цього визначення, до її різновидів, окрім мутаційної мінливості, тобто такої, яка обумовлена мутаціями в геномі, відносять ще й **комбінативну**. Стисла характеристика мутаційної мінливості описується мутаційною теорією, виклад якої був здійснений вище.

### 3.2.2. Інші різновиди мінливості та їх ЗАКОНОМІРНОСТІ

**Комбінативна мінливість** – різновид спадкової мінливості, який відіграє вирішальну роль в еволюції еукаріотів. Між іншим, він дуже слабо висвітлений не тільки в навчальній, але і в науковій літературі. Тому ми вважаємо доцільним повернутися до нього увагу і коротко його охарактеризувати.

Існує кілька визначень комбінативної мінливості:

1. Мінливість, яка виникає в результаті сполучення різноманітних генів, що призводить до зміни певних ознак і властивостей організму.

2. Мінливість, що представляє собою перекомбінування спадкових можливостей батьків.

3. Мінливість, що обумовлена комбінацією і рекомбінацією генів [див. Шевченко, та інш., 2004].

З огляду на такі визначення, ми визначаємо *комбінативну мінливість* як таку, що обумовлена *рекомбінацією та комбінацією генів батьків у геномі нащадків, які призводять до зміни певних ознак і властивостей організму*. Основними джерелами комбінативної мінливості є:

– кросинговер під час профазі I і мейозу, що забезпечує високий ступінь рекомбінації генів (перерозподіл) в межах однієї пари хромосом;

– незалежний розподіл хромосом з кожної пари по гаплоїдних клітинах;

– випадкове їх сполучення (комбінація) під час запліднення.

До неспадкової мінливості належить **модифікаційна мінливість**, яка визначається як різновид неспадкової мінливості, що



являє собою еволюційно закріплені адаптивні реакції організму у відповідь на зміни довкілля при незмінному генотипі.

Цей різновид мінливості має три головні особливості:

1. Масовий характер змін, що стосується більшості особин в популяції;
2. Відповідність змін впливу довкілля;
3. Короткотривалість більшості модифікацій;
4. Визначення діапазону модифікацій нормою реакції (функціональною особливістю білків, що закодовані в геномі клітини).

Традиційно вважається, що модифікації не передаються наступному поколінню організмів. Але сучасна генетика свідчить про наявність окремих модифікацій, які простежуються у кількох послідовних поколіннях, тобто є спадковими. Молекулярна ж біологія і генетика, що відкрила процеси білкової спадковості, окремим виявом якої є пріонізація, розкриває механізми існування цих модифікацій і доводить їх узагальнений характер. Саме цей механізм, певно, і обумовлює не випадковий характер взаємодії (подібність результатів) спадкової та неспадкової мінливостей.

\*\*\*

Завершуючи розгляд процесу становлення основних генетичних узагальнень, маємо наголосити на тому, що в біологічній науці на сучасному етапі її розвитку можна виокремити дві загальні генетичні теорії, які містять кілька складових, що розкривають різні закономірності вияву спадковості та мінливості. Так, до **загальної теорії спадковості** ми віднесли:

- закони Менделя;
- хромосомну теорію спадковості;
- теорію гена;
- уявлення про геноміку.

**Загальна теорія мінливості** охоплює:

- мутаційну теорію;
- закономірності комбінативної мінливості;
- закономірності модифікаційної мінливості;
- уявлення про молекулярні механізми спадкової, неспадкової мінливості та репарацію.

Загалом же історія становлення загальних генетичних теорій, що є частиною історії генетики, короткий шлях якої викладений у даному розділі, свідчить про таке:

1. Основні генетичні узагальнення набули статусу теоретичного біологічного знання тільки під безпосереднім впливом складових загальної клітинної теорії.

2. Тільки завдяки тісному взаємозв'язку результатів генетичних і цитологічних досліджень стало можливим формування повного розуміння закономірностей вияву таких властивостей живого, як спадковість і мінливість.

3. Становлення сучасних складових загальних генетичних теорій, що безпосередньо пов'язане із системними уявленнями про клітину та молекулярними дослідженнями її біології (клітинною біологією), сприяло формуванню в біологічній науці загального молекулярно-генетичного напрямку “функціональна біологія”. Його предметом є приховані механізми життя. Це знаменує суттєвий якісний крок біології вперед у дослідженні явища життя загалом.

4. Разом із загальною клітинною теорією загальні генетичні теорії можна розглядати як теоретичний фундамент існування *клітинно-організованого рівня живого*. Саме він насамперед і становить межі застосування цих теорій. Водночас ці ж генетичні теорії і загальна еволюційна теорія, становлення якої в історії біології ми будемо розглядати далі, складають теоретичний фундамент наступного рівня живої природи – *популяційно-видового*. Отже, основні генетичні узагальнення, порівняно із цитологічними, мають ширші межі застосування – перший і другий основні рівні організації живого.

Стосовно останнього висновку варто зазначити, що окреслене закономірно впливає з історії розвитку еволюціонізму, який, що буде показано далі, тісно пов'язаний з розвитком генетики. Зазначений взаємозв'язок основних генетичних теорій не тільки з окремим структурним рівнем живого, а й водночас із таким самим наступним, можна розглядати як додатковий доказ цілісності біосфери. Це у своїх положеннях, як буде доведено, відображає концепція структурних рівнів життя (див. далі розділ 5).

Вказаний взаємозв'язок в біологічній науці свідчить про те, що в її розвитку відображені загальні принципи методології природознавства. Останнє, у свою чергу, свідчить на користь того, що біологія упевнено йде шляхом перетворення з описової на теоретичну науку. Це дозволяє їй рівноправно ставати поряд з іншими природничими дисциплінами – фізикою і хімією, – висвітлюючи різноманітність світу життя.

### **3.3. МІЖНАРОДНИЙ ПРОЕКТ “ГЕНОМ ЛЮДИНИ” ЯК ПРИКЛАДНИЙ АСПЕКТ ОСНОВНИХ ГЕНЕТИЧНИХ УЗАГАЛЬНЕНЬ**

Прикладні аспекти загальних генетичних теорій відомі доволі давно. Це насамперед широка селекційна робота з одержання різноманітних сортів рослин і порід тварин у сільському господарстві. Міжнародну дослідну програму “Геном людини” можна теж розглядати як безпосередній прикладний аспект загальних генетичних теорій на сучасному етапі розвитку людства. Необхідно наголосити, що він став можливим у зв’язку з оформленням теоретичного фундаменту не тільки генетики, а й взаємопов’язаної з нею біологічної галузі – клітинної біології. Тому ми його і розглядаємо у складі прикладних аспектів обох галузей.

Як уже вказувалося (див. с. 54), одна з цілей цієї програми – повне “прочитання” послідовностей нуклеотидів всієї ДНК людини. Інші цілі пов’язані із визначенням положення окремих генів в хромосомах і їхніх функцій. Розглянемо детальніше цю програму ще й у зв’язку з тим, що вона знаменує принципово якісний момент не тільки в історії генетики, а й в історії біології загалом.

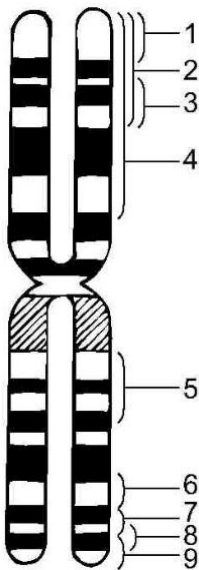
Глобальний проект передбачає до кінця першого десятиліття ХХІ ст. визначити повну послідовність генома людини. Прийняття такої програми свідчить, що характер розвитку молекулярної біології і генетики досяг зовсім нового рівня. Відбувся якісний стрибок у технології, який дозволяє вирішувати принципово нові задачі. Так, раніше дослідження проводили з метою з’ясування будови генів, ідентифікації їх у цілісному геномі й вивченні функції гена та рівня його регуляції. Методи сучасної генетики дозволяють прослідити ефект дії того або іншого гена на рівні цілого організму, дослідити не окремі гени, а структуру й функцію цілих геномів. Тому першою частиною програми “Геном людини” стало визначення структури окремих геномів. На сьогодні досліджені: геноми 141 віруса, більше ніж 50 геномів мітохондрій різних живих організмів, більшість геномів бактерій. Установлено, що бактеріальний геном містить 5-6 тис. генів. Із представників еукаріот найближчі до закінчення дослідження геному дріжджі та нематоди. Так, показано, що геном перших містить у своєму складі близько 6 тис. генів.

Щодо генома людини, який містить, як вже зазначалося, 3 млрд нуклеотидів, “Геном людини” свідчить наступне. Вважали, що така гігантська нуклеотидна послідовність повинна вміщувати від 50 до 100 тис. генів. З’ясувалося, що їх не більш 30 тисяч. Зараз відома структура 9 тисяч з них.

Іншою складовою першої частини зазначеної програми, як вже зазначалося вище, було складання генетичних карт хромосом. Складання генетичних карт хромосоми передбачає визначення певного місця кожному гену або локусу, у певній хромосомі, встано-

влення відстані між генами, складання карти хромосоми загалом (рис. 13).

Збільшенню швидкості квартирування генів на хромосомі сприяє виявлення маркерних (маркер – особлива позначка) послідовностей для кожної хромосоми. Такі послідовності повторюються багато разів у структурі хромосоми і, таким чином, ділять її на окремі ділянки. Дослідження таких окремих частин хромосом полегшує процедуру виокремлення гена. Завдяки існуванню маркерних послідовностей, геном людини поділений на окремі фрагменти, і кожен такий фрагмент у разі необхідності може бути легко розмножений поза організмом, у “пробірці”.



Окремі гени локалізовані в певних сегментах хромосоми. 1 – група крові Сціанна, група крові Бо, фосфопіруватгідратаза; 2 – фосфоглюконатдегідрогеназа, еритроцитарна група крові резус (Mi), аденілаткіназа локус 2; 3 – фосфоглюкомутаза локус 1; 4 – уридин-монофосфаткіназа, еліптоцитоз I,  $\alpha$ -амілаза слини,  $\alpha$ -амілаза панкреатична група крові Даффі тощо; 5 – глюкозо-I-фосфатуридилтрансфераза, катаракта; 6 – пептидаза С, 7 – 5 РНК гени; 8 – фумаратгідратаза; 9 – гуанілаткіназа, місце для аденовірусу 12,  $\alpha$ -фрукозидаза.

*Рис. 13. Генетична карта хромосоми 1 людини (за Ченцовим, 1995)*

Зараз для 8 тис. генів знайдено такі локуси в структурі певних хромосом.

Третьою частиною проекту “Геном людини” були дослідження структурно-функціонального взаємозв’язку генів. Послідовність етапів таких досліджень могла бути такою:

1. Визначення дефектних (помилкових або ненормальних) ферментів, які є причиною спадкового захворювання.
2. Штучний синтез м-РНК, потім на її основі – ділянки ДНК, виходячи з послідовності амінокислот у його складі.
3. Знаходження за нею на хромосомній карті цієї ділянки і виокремлення окремого гену.
4. Розмноження (клонування) цього гену поза організмом.
5. Розшифрування його послідовності і встановлення причини утворення “ненормального” ферменту.

Іншим прикладом досліджень зазначеної вище частини програми є експериментальні праці з використанням інформаційно-комп’ютерних технологій. Цей шлях досліджень ґрунтується на на-

ступному припущенні: якщо в представників різних систематичних груп існують однакові за структурою гени, то вони виконують однакову функцію. В такий спосіб була встановлена причина розвитку раку товстої кишки людини. Здійснювалося таке дослідження наступним чином. Методами клонування і картування була вивчена структура генів, що відповідають за розвиток цього захворювання (див. вище). Далі був проведений пошук у інформаційному полі за допомогою комп'ютерних технологій. У його процесі зроблена спроба знайти в геномі дріжджів, який вже повністю відомий, гени, подібні за структурою до генів людини, що досліджувалися. І вони були знайдені. З'ясувалося, що в дріжджів ці гени відповідають за процес репарації. Звідси був зроблений висновок, що причиною раку товстої кишки є пошкодження генів, які кодують ферменти репарації ДНК.

Ще одним аспектом дослідження структурно-функціональних зв'язків між генами в програмі "Геном людини" є клонування крупних фрагментів генома за допомогою особливих генетичних структур (спеціальних векторів). У якості таких структур використовуються штучні хромосоми дріжджів, поява яких стала можливою завдяки розвитку генетики цих організмів. Використовуючи їх, можна одержувати у великій кількості фрагменти ДНК завдовжки до 106 пар нуклеотидів. Останнє створює умови для швидкого їх розкодування.

Результати реалізації програми "Геном людини" необхідно розглядати з наукової і практичної точок зору. Теоретичне значення досліджень у межах цього проекту полягає в тому, що використання нових методів у генетиці людини дозволяє прискорити процес накопичення інформації про гени, що відіграють ключову роль у регуляції життєдіяльності клітини. До таких відносять гени контролю клітинного циклу, тобто ті, що керують процесами розмноження клітини, гени, що кодують компоненти ланцюга передачі сигналу від клітинної поверхні до ядра або цитоплазми, тобто ті, що керують процесами швидкої відповіді клітини (й організму загалом) на дію довілля, у тому числі й негативну. До цих генів відносять ті, що контролюють розвиток ембріонів. Так, наприклад, у процесі дослідної роботи були одержані препарати цілих ембріонів хребетних тварин на різних стадіях розвитку, які мають забарвлену певну частину організму, що розвивається. Вона свідчить про роботу в них генів певної структури. До життєво необхідних генів відносяться ті, що відповідають за роботу захисних систем організму, і гени імунної системи.

Активно розширюється уявлення про онкогени (гени, пошкодження яких призводить до виникнення ракових пухлин), гени-супресори (прискорювачі різноманітних процесів), гени клітинної смерті та апоптозу. Значно поглиблювалося розуміння процесів регуляції експресії (процесів включення і виключення) генів, що має вирішальне значення для розуміння процесів ембріогенезу загалом

і появи клітин з особливими функціями (клітинне диференціювання).

Багатообіцяючими є перспективи лікування спадкових хвороб за допомогою введення в організм хворого нормальних генів або штучних генетичних конструкцій (особливих хімічних речовин). Лікувальний ефект досягається в результаті введення гена або за рахунок блокування функції “хворого” гена. Сучасна генна терапія робить тільки перші кроки, можливості її ще дуже обмежені. Так, зараз вона працює лише з соматичними клітинами в постнатальний період життя людини (період онтогенезу після народження). Цей метод найбільш прийнятний для лікування хвороб, які виникають в результаті пошкодження одного гена (таких хвороб відомо кілька тисяч). Щоб ген передавався дочірнім клітинам при поділі й зберігався в організмі людини все життя, він повинен вбудовуватися в клітинну хромосому. Уперше ця задача була вирішена в досліджах на мишах у 1981 р. А вже в 1990 р. в США були дозволені клінічні випробування з лікування спадкової хвороби – “важкого комбінованого імунодефіциту” (захворювання не має нічого спільного із “синдромом імунодефіциту людини”, або СНІДом) – за допомогою введення нормального гена, який відсутній при цій хворобі. Дещо пізніше тим самим методом почали лікувати один з видів гемофілії (спадкове захворювання, при якому порушується нормальна здатність крові згущуватися).

Сьогодні проводять клінічні випробування лікування генами близько десятка спадкових хвороб. Серед них: гемофілія; спадкова м'язова дистрофія, що призводить до майже повної нерухомості дитини; спадкова гіперхолестеринемія (хвороба пов'язана з тим, що клітини хворого не поглинають холестерин із крові, і це призводить до ранніх інфарктів). У багатьох випадках вже зараз досягається помітне поліпшення стану хворих цими й іншими, раніше невиліковними хворобами.

У майбутньому вчені планують розробити нові підходи генної терапії стосовно клітин ембріону, що може бути способом лікування дефектів ембріогенезу. Загальна схема генної терапії, що нагадує вірусне інфікування клітини, така:

1. Вирізання з генома вірусу його “шкідливої” частини (вона відповідає за формування вірусних часток і руйнування клітинних хазяїна, тому що кодує ферменти, які це роблять), при цьому зберігається “корисна” частина вірусного генома, спроможна проникнути до клітини і внести в неї необхідну генетичну інформацію; частіше всього із цією метою використовують РНК-віруси (наприклад, аденовіруси), які розмножуються без участі генома клітини).

2. До “корисної” частини вірусного генома додають клоновані (тобто розмножені штучно) гени, що мають лікувальний ефект, і одержують таким чином штучну конструкцію.

3. Таку конструкцію вводять у соматичні клітини хворої людини. Для цього використовують місцеві ін'єкції, аерозольний метод, балістичний метод (“обстріл” тканини спеціальним приладом –

пушкою), за допомогою яких до організму потрапляють штучні генетичні конструкції, що розташовуються на мікрочастках важких металів.

Наведемо конкретний приклад такої терапії. У хлопчика, хворого на гемофілію (її причина – нестача одного з компонентів системи зсідання крові – дев'ятого фактора) за допомогою біопсії (аналіз шматочка живої тканини, яку беруть з організму людини певним чином) були відокремлені фібробласти шкіри й культивовані в штучних умовах (у клітинній культурі). У ці клітини була введена штучна генетична конструкція, яка складалася із частини генома вірусу (ретровірусу – РНК-вірусу, який в клітині перетворюється на ДНК-вірус і діє в ній, як останній, продукуючи частки РНК-вірусу) і генів, що підвищують активність проникнення компонента – дев'ятого фактора (білка). Інфіковані клітини були розмножені штучно й повернені в організм хлопчика шляхом ін'єкції в м'язи спини і сідниць. Клітини прижилися, у результаті чого зросла активність пошкодженого білка і симптоми гемофілії в пацієнта згладжувалися [детальніше див. Шевченко, Топорникова, та інш., 2004].

***Повторити прочитане і виконати такі завдання:***

1. Зверніться ще раз до висловів давніх і сформулюйте ідеї щодо генетики, які вони містять.
2. Порівняйте рис. 12 і рис. 2, що містять передумови виникнення двох важливих матеріалістичних концепцій біології – Т. Шванна і Г. Менделя. Вкажіть у них риси подібності й відмінності. Поясніть (зробіть висновок), із чим пов'язана їх наявність?
3. Поясніть, чому узагальнення А. Вейсмана про зародкову плазму розглядається в історії біології як найважливіше досягнення генетики для становлення хромосомної теорії Т.-Х. Морганна. (Таким чином ви зможете розкрити сутність прогностичної функції чи функції передбачення теоретичного знання стосовно складових загальної теорії спадковості).
4. Виокремте кризові періоди в історії становлення основних генетичних узагальнень. Назвіть причини їх виникнення.

## Р ОЗДІЛ 4

# О СНОВНІ ТЕОРЕТИЧНІ У ЗАГАЛЬНЕННЯ ЕВОЛЮЦІОНІЗМУ ТА ПЕРЕДУМОВИ ЙОГО ВИНИКНЕННЯ

Еволюційна теорія, за висловом видатного вітчизняного вченого Климента Артемовича Тімірязєва, – це філософія біології, провідна зірка біолога, “коли, відриваючи свій погляд від найближчих, вузьких задач своєї щоденної праці, він забажає окинути поглядом всю сукупність біологічного цілого”. Це теоретичне узагальнення біології разом із клітинною теорією визначило народження біології як самостійної науки.

Як і попередні основні теоретичні узагальнення біології, розглянуті нами вище, еволюційні, а точніше, перша їх складова – вчення Ч. Дарвіна – не виникли на порожньому місці, а увібрали плідні прогресивні ідеї, які виникли не тільки в межах природознавства, але і в соціальній та гуманітарній сферах життя людства протягом кількох століть. Розглянемо цей процес детальніше.

### ***4.1. ЕВОЛЮЦІЙНІ ІДЕЇ У ДАВНІХ ФІЛОСОФІВ І В ПЕРІОД СЕРЕДНЬОВІЧЧЯ***

Перші елементи еволюційної ідеї зародилися в надрах натурфілософії античних часів, яка розглядала світ у безмежному русі, постійному самооновленні на основі загального зв'язку, взаємодії явищ і боротьби протилежностей, тобто визнаючи ідею його розвитку загалом.

Як уже наголошувалося, мислителям цієї далекої від нас епохи притаманне голослівне висування “мудрих ідей” без яких-небудь спроб їх обґрунтувати. Крім того, фактичні знання з біології того часу були надто обмеженими, і тому вони поступалися розумовим трактуванням. Тому цей період називають “періодом вгадування законів природи” [Аносов та ін., 2003].

Так, наприклад, представник механістичного матеріалізму Демокрит (жив близько 460–370 р. р. до н. е.) розглядав світ як такий, що складається із чисельної множини неподільних атомів, розташованих у безкінечному просторі. Ці атоми постійно випадково об'єднуються і роз'єднуються, мають різну величину, масу й форму, але однакові за якістю. Виходячи з таких позицій, цей давній



філософ так пояснював походження живих істот. Атоми, що знаходяться в хаотичному русі й різноманітні за величиною, масою і формою, утворюють скупчення. Останні дають тіла, які можуть відрізнитися одне від одного. Легші скупчення піднялися вгору і утворили вогонь і небо, важчі – опустилися донизу і утворили воду та землю, у яких і зародилися різні живі істоти: риби, наземні тварини, птахи.

Інший давньогрецький філософ Емпедокл (жив 490–430 р. р. до н. е.) мав досить фантастичні еволюційні погляди. Відповідно до цих поглядів, зі жмутів первинного мулу, який був зігрітий внутрішнім теплом Землі, спочатку виникли рослини, а тварини з'явилися окремими частинами: “Голова виходила з шиї, рухались руки без плеч, очі блукали без лоба”. Ці частини за допомогою сили Любові шукали одна одну й утворювали цілі живі істоти, при цьому поєднання частин відбувалося випадково. Як результат, могли виникнути чудовиська у вигляді тварин з обличчям людини, багатоголові монстри тощо. Але вони були нездатні до тривалого існування і з волі Ворожнечі повинні були загинути, а на їхнє місце приходили гармонійніше побудовані організми. Із часом за законами Любові й Ворожнечі утворювалися форми, пристосовані до середовища існування і здатні до розмноження. Згодом тварини виникали не з мулу, а шляхом статевого розмноження. Еволюціонізм Емпедокла, отже, нагадував сучасні фантастичні фільми про монстрів. Водночас, в ідеях цього філософа простежуються зачатки дарвінізму з його принципами природного добору і виживанням найпристосованіших.

Але не всі філософи давнини були одностайними стосовно ідей еволюції. Так, в особі великого Аристотеля (384–322 р. р. до н. е.) ми бачимо супротивника майбутнього вчення Ч. Дарвіна. Цей вчений тільки визнавав саму ідею еволюції як поступовість розвитку природи і його ступеневий характер. Разом з тим, він бачив її механізм не у випадкових подіях, а розгортанні певної програми, яка колись “була вказана зверху”, існує одвічно в природі. Після цих двох філософів антична наука не дала жодного самостійного мислителя у галузі природознавства. Усі інші лише розвивали погляди або Емпедокла, або Аристотеля. Більш того, вони заснували дві тенденції, що виключали одна одну в поясненні процесу еволюції і протягом тривалого часу становлення загальної теорії еволюції знаходилися у непримиренній боротьбі.

Отже, еволюційні ідеї античних філософів охоплювали кілька важливих елементів еволюціонізму:

- *припущення про природне виникнення живих істот та їх-ні зміни в результаті боротьби протилежностей і виживання найпристосованіших організмів або видів;*
- *ідею про ступінчасте ускладнення організації живої природи;*

• уявлення про цілісність організму й ембріогенез як процес новоутворення.

Як уже зазначалося вище, період Середньовіччя – це “темна ніч природознавства”, час, коли наука відкинула всі досягнення античних філософів і поринула у сферу віри, перетворюючись на додаток до релігії. Практично всі трактати того часу стосовно розвитку органічного світу мали теологічний (релігійний) характер. Панівними в цей час ідеями в природничій науці стали уявлення Аристотеля “про одвічну доцільність” розвитку живої природи. Ідея мінливості в органічному світі трактувалася фантастично: допускалося взаємне перетворення різних видів один в один.

Тільки в арабському світі, як вказано вище (див. розділ 2), матеріалістичні ідеї античних часів не були забуті. Як зазначає Сергій Михайлович Гершензон, видатний український генетик, який приділяв значну увагу історії біології, у галузі біології арабські вчені не створили визначних оригінальних праць. Вони сприйняли наукову спадщину Аристотеля та інших грецьких і римських мислителів. Саме через арабів європейські вчені Середньовіччя знову ознайомилися з найбільшими досягненнями античної науки. Особливо високо цінували східні вчені праці Аристотеля, що були їм відомі здебільшого за сирійськими перекладами. (Серед арабських вчених було кілька видатних послідовників та трактувальників великого грецького філософа.)

Найвищого рівня арабська культура досягла в Іспанії. Саме звідси починають проникати твори античних вчених до Європи: перші переклади Аристотеля, що з’явилися всередині XII ст., були здійснені з арабської. Поступово увага до праць грецьких мислителів зростала – і вони набували дедалі більшого поширення. Ознайомлення з ними відбувалося вже не тільки завдяки арабам, але й прямішим шляхом – через Візантію, куди представники західноєвропейських держав потрапляли під час хрестових походів [див. Гершензон, 1974].

Разом з тим, сама Європа з VI ст. по XIV ст. залишалася під непорушною владою церкви, яка констатувала незмінність живої природи, що обумовлена волею Творця.

## ***4.2. ДОЛАМАРКІСТСЬКІ ЕВОЛЮЦІЙНІ ІДЕЇ***

Відродження еволюційних ідей античних часів спостерігається, починаючи з XV ст. – початок розвитку капіталізму, який обумовив суттєві зміни в соціальному житті загалом і в науковому – зокрема.

Англійський філософ Френсіс Бекон (1561-1626) закладає основи експериментального підходу в наукових дослідженнях: тільки дослід і спостереження є надійними джерелами достовірності знання, і від цього “залежить благополуччя всього світу”. Він критикує античних філософів за їх суто логічний шлях обґрунтування законів природи.



*Готфрід Вільгельм Лейбніц (1646–1716)*

Одним з найбільш послідовних еволюціоністів епохи Відродження був Готфрід Вільгельм Лейбніц. Він стверджував, що існує безперервність розвитку живої природи і поступове її вдосконалення від монад (див. розділ 1) до людини.

У цей час набуває свого розвитку “драбина істот”, що була за початкована ще Аристотелем. Зоолог Шарль Бонне, досліджуючи партеногенез у самок попелиць, дійшов висновку, що кожна самка несе в собі зародки всіх майбутніх поколінь. Він став автором “теорії вкладення”,

за якою в організмі первинної самки кожного виду закладені всі майбутні покоління, і, відповідно, будь-який розвиток є раніш зумовленим. Цей вчений розробив “драбину істот” від рослин до людини (рис. 13).

Ця гіпотеза не базувалася на еволюційній ідеї, бо розглядала послідовність живих організмів як реалізацію волі Творця. Вона відповідала **концепції преформізму**, яка доводила, що *всі частини організму закладені або в яйці, або в сперматозоїді. Тому, під час індивідуального розвитку не виникає новоутворень, а лише розгортається (росте) дорослий організм.*

Послідовним супротивником преформізму був Каспар Фрідріх Вольф – член Петербурзької Академії наук, один із засновників ембріології, учений. Він відстоював іншу концепцію розвитку життя – **епігенезу**. (Вона входила до передумов виникнення “клітинної теорії” Т. Шванна.) Згідно неї, *зародок не має готових органів, усі вони виникають наново (“утворення органічних тіл надано простим силам природи, які притаманні тваринній і рослинній матерії”)*. Двигуном формоутворення є особлива, внутрішня сила, притаманна тільки організмам.

Як видно, кожна система поглядів відображала лише частину справжніх подій процесу розвитку організму

Накопичення фактичного матеріалу сприяло не тільки прогресу поглядів стосовно процесу ембріогенезу організму, як ре-

зультат “драбини істот”. У цей час продовжуються дослідження систематики рослин і тварин. Найбільш суттєвим досягненням в цій галузі була праця “Система природи”, яку видав відомий шведський натураліст Карл фон Лінней (1707– 1778).

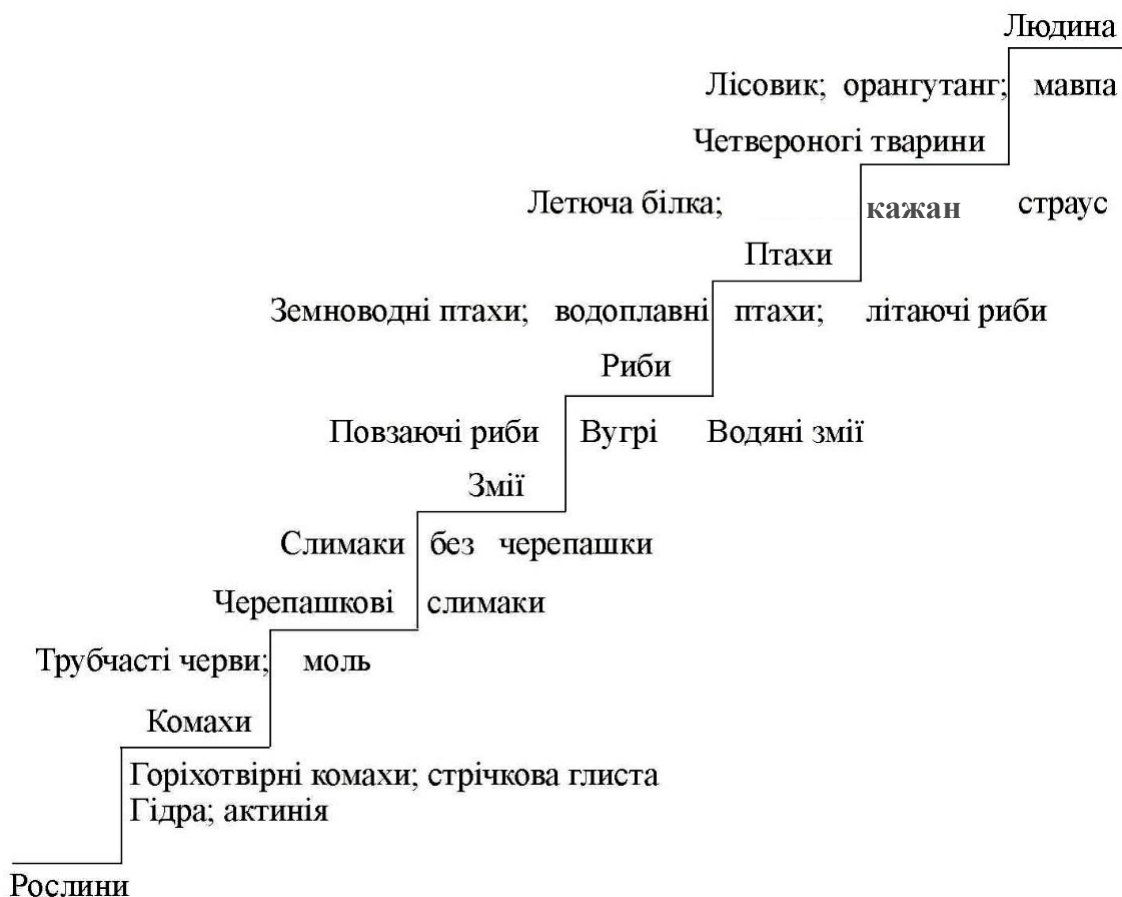


Рис. 13 “Драбина істот” від рослин до людини за Ш. Бонне (за Тищенком, 1992)

Заслуги К. Ліннея перед еволюціонізомом такі:

1. Описав близько 10 тис. видів рослин; більшість описів практично використовується до нашого часу.

2. Увів термін “вид” і звернув увагу на його універсальність і реальність як структурної одиниці живої природи.

3. Увів у загальну практику бінарну номенклатуру (подвійну назву – родову і видову).

4. Уперше використав у систематиці



Карл Лінней  
(1707–1778)

принцип ієрархічності систематичних категорій – таксономічних одиниць (вид, рід, ряд – порядок, клас) (див. рис. 14), що зумовило бурхливий розвиток ботаніки й зоології.

5. Розробив основні принципи класифікації тварин і рослин, на основі яких склав штучну класифікацію живої природи.

6. Помістив людину у своїй класифікації серед приматів, разом з мавпами, поділив вид *Homo sapiens* на: європейну, монгольську, негроїдну й австралоїдну раси.

7. Розглядав рід як скупчення видів, що виникли від одного первісного виду (але вважав, що видів нараховується стільки, скільки різних форм створено на початку, тобто не був прихильником еволюційних ідей загалом).

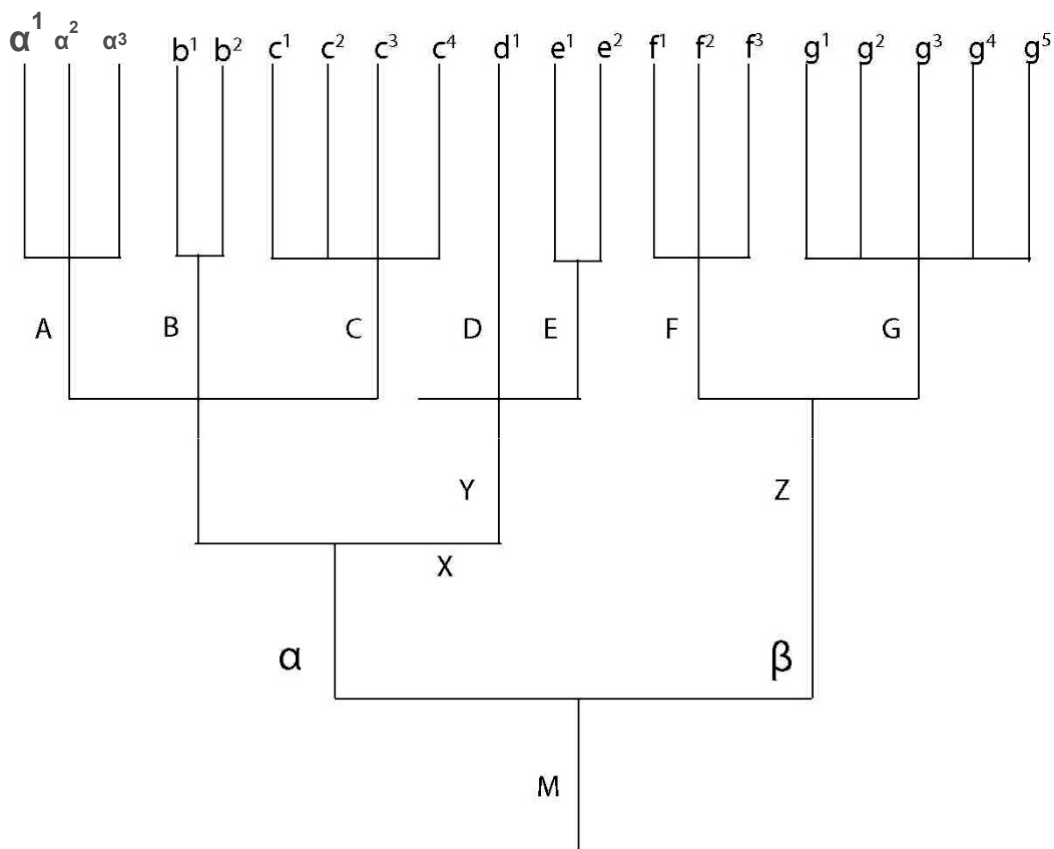


Рис. 14. Схема субнідрності таксономічних одиниць К. Ліннея, де  $M$  – класи;  $\alpha$ ,  $\beta$  – ряди;  $X$ ,  $Y$ ,  $Z$  – роди;  $A-G$  – види;  $a^1 - g^5$  – підвиди (за Георгієвським, 1985).

Незмінність видів – погляди, які відповідають позиціям К. Ліннея, були панівними у природознавстві XVIII ст. і відповідали загальному світогляду, який сформувався в Середньовіччі, про **абсолютну незмінність природи**. Так, видатний філософ пізнішого часу Ф. Енгельс висвітлював ці уявлення наступним чином: “Земля залишалася від часу свого створення незмінною. На-

явні п'ять частин світу існували завжди і мали такі ж самі гори, долини і ріки, той самий клімат, ту ж саму флору і фауну, якщо не говорити про те, що змінено або пересунуто рукою людини. Види рослин і тварин були встановлені раз і назавжди, під час свого виникнення однаково завжди породжувало однаково.... У природі не визнавали будь-яких змін, будь-якого розвитку... Для більшості природознавців цього періоду він (світ) був чимось окостенілим, незмінним, а для більшості чимось, створеним одразу”.

Ця ідея незмінності природи базувалася на поглядах **креаціонізму**, який має витoki ще з феодального Середньовіччя. Виходячи з концепції креаціонізму, *все суще на Землі було створене Богом*.

Елементом еволюціонізму в цій концепції були уявлення російського природознавця П. Паласа про співвідношення між головними групами організмів (рис. 15), що стали основою для створення у ХІХ ст. побудови філогенетичного дерева життя.



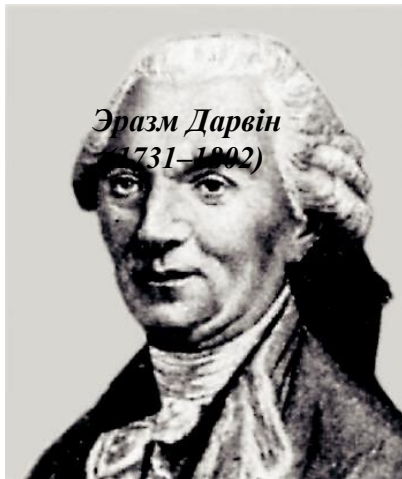
*Рис. 15. Зображення П. С. Паласом співвідношень між систематичними групами тварин (за Юсуфовим, Магомедовим, 2003)*

На противагу панівному креаціонізму наприкінці ХVІІІ – на початку ХІХ ст. виникають прогресивні ідеї **трансформізму** – вчення (концепція) про мінливість видів і природні перетворення живої природи. Засновником цього напрямку був видатний французький вчений Жорж Бюффон.

Внесок цього вченого у розвиток еволюціонізму полягає в тому, що він:

1) уперше науково обґрунтував мінливість тварин: тварини змінюються у відповідь на дію довкілля, ці зміни передаються нащадкам, тобто *зміни успадко-*

*Жорж Луї Леклерк Бюффон*  
(1707–1788)



*вуються;*

2) розглядав час як важливий фактор мінливості (трансформації) організмів, звернув увагу на географічну мінливість: на різних материках живуть різні види одного роду, тобто *види змінюються;*

3) відійшов від релігійних поглядів на людину: вважав, що людина і мавпа

мають спільне походження;

4) вказував на те, що в організмів є прагнення до змін і вдосконалення [див. Аносов та ін., 2003]

Ідеї еволюціонізму, які містив трансформізм, були настільки популярними, що набули широкого розповсюдження у працях філософів того часу (наприклад, у працях Д. Дідро і І. Канта) і навіть поети-





чних творах. Так, наприклад, дід Ч. Дарвіна – Еразм Дарвін, – який був лікарем і натуралістом, написав природничоісторичну поему “Храм природи”, де розглядав походження видів від простої “живої нитки”, яку велика “першопричина” обдарувала живими властивостями.

Загалом еволюційні ідеї Е. Дарвіна можуть бути зведені до наступного:

- вважав, що земна куля виникає з “первинного вогню”;
- висунув ідею статевого добору: мета природи під час створення конфлікту між самцями зводиться до того, щоб продовженню виду слугувала тварина, яка є найсильнішою і найактивнішою;
- писав про наявність у природі боротьби за існування (“світ однією величезною бойнею став”);
- розглядав відмінності фаун і флор різних континентів як *доказ постійної мінливості* форм тварин і рослин;
- вважав, що зміни організмів відбуваються під впливом зовнішнього середовища, а також вправління, невправління і потреб. Ще причинами мінливості вважав відхилення в ембріональному розвитку; схрещування живих організмів як чинник цієї мінливості;



- розвиваючи ідею “первинної нитки”, наголошував на тому, що життя виникло з однієї “нитки”: тонкі нитки відокремлюються в тілі батька і під час запліднення попадають у яйце матері; “нитка” змінюється (еволюціонує) в результаті успадкування набутих ознак;
- гадав, що “тварини постійно вдосконалюються”, “прагнуть до вдосконалення всі творіння”;
- надавав виключного значення розвитку руки людини: рука і мова відкрили шлях людини в її розвитку [Аносов та ін., 2003].



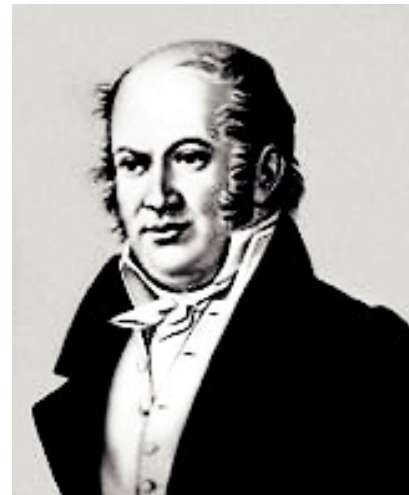
*Жорж Кюв'є*

(1769-1832)

Трансформізм як прогресивний напрямок наукової думки “схопився не на життя, а на смерть” з панівним креаціонізм ом. Особливо гострий характер мала ця боротьба під час суперечки між двома видатними природознавцями того часу. Ними були Жорж Кюв'є – палеонтолог і порівняльний анатом, який відстоював ідею сталості видів, і трансформіст Етьєн Жоффруа Сент-Ілер.

Розглянемо детальніше основні моменти їхніх наукових позицій у порівняльному аспекті (див. таблицю 3).

Трансформізм спрямовував думку вчених уперед, а креаціонізм повертав її до релігійного минулого. Необхідно зазначити, що далеко не у всьому трансформісти були послідовні, але їхні ідеї містили два принципово важливих для розуміння еволюції положення:



*Етьєн Жоффруа Сент-Ілер*  
(1772–1844)

• **види можуть змінюватися, пристосованість організму до середовища не дана йому одвічно, а є результатом історично-го розвитку видів;**

• **мінливість і пристосованість видів – результат дії природного закону, який трактувався як виживання сильніших за рахунок загибелі слабших організмів.**

## Наукові позиції Ж. Кюв'є та Е. Ж. Сент-Ілер

Ж. Кюв'є	Е.-Ж. Сент-Ілер
<i>На основі даних по рівняльній анатомії</i>	
1. Обґрунтував принцип кореляції частин тіла (жодна частина тіла не змінюється без змін іншої), що розглядався як свідчення, яке обумовлено гармонією природи.	1. Провів значення в еволюції до-не вкільля, що впливає на організм, і виникнення раптових відхилень у зародковому розвитку.
2. Виокремив від початку не-змінні і непов'язані між собою 4 організації тварин за типом нервової системи. Відповідно, є тільки 4 загальні плани, за якими створені тварини, відмінності між тваринами – у різноманітнях зародок. 4-х планів.	2. Вважав, що природа створила всі живі організми за одним типом планом, але він має тисячі варіантів у всіх другорядних частинах. Нові форми можуть виникати раптово, завдяки впливу умов на зародок.
<i>На основі даних палеонтології</i>	
3. Уперше відзначив послідовну зміну організмів в історії Землі, пояснював цю зміну з позицій креаціонізму за допомогою теорії катастроф: зникнення цілих фаун – результат могутніх геологічних раптових катастроф, що час від часу мали місце на земній кулі. фауна, що була більш досконалою, виникла наново завдяки зміні	3. Наголошував на тому, що сучасні форми тварин з'явилися поступово, вони розвивалися історично, з раніш існуючих форм (пращури сучасних крокодилів – викопні ящери). Усі види змінюються в результаті катастроф, а завдяки тому, що їх організація не від-Нова умовам середовища, що конаною, Творцю.
Порівняльний аналіз наведених позицій двох систем поглядів свідчить про їх безумовну протилежність.	

### **4.3. КОНЦЕПЦІЯ Ж.-Б. ЛАМАРКА ЯК ОДНА З ПЕРЕДУМОВ ВИНИКНЕННЯ ВЧЕННЯ Ч. ДАРВІНА**

Наступним суттєвим внеском у розвиток ідей еволюціонізму стала “еволюційна теорія” Ж.-Б. Ламарка.

На межі XVIII-XIX ст. у Франції, яка тільки-но пережила Велику французьку революцію, склалися певні умови для подальшого розвитку окремих еволюційних ідей та їх оформлення у єдине вчення. Тому в 1809 році професор Музею природничої історії, який в той час виконував функції активно працюючого науково-дослідного інституту, ботанік і зоолог Жан Батист П'єр Ан-

туан де Ламарк (1744-1829) опублікував працю під назвою “Філософія зоології”. У ній він уперше в систематичній формі виклав погляди на сутність і причини еволюції органічного світу, що і увійшли до складу його “теорії” (з огляду на сучасні уявлення про поняття “теорія”, термін теорія стосовно даного узагальнення взятий в лапки, див. Передмову. На думку, В. Бровдія – одного з провідних сучасних українських вчених-зоологів, правомірніше її називати гіпотезою або концепцією). Ці погляди Ламарка – перша глибоко продумана і відносно цілісна концепція еволюції. Виникнення цього теоретичного узагальнення спричинене певними передумовами (див. рис. 16).



Жан Батист П'єр Антуан Ламарк (1744–1829)

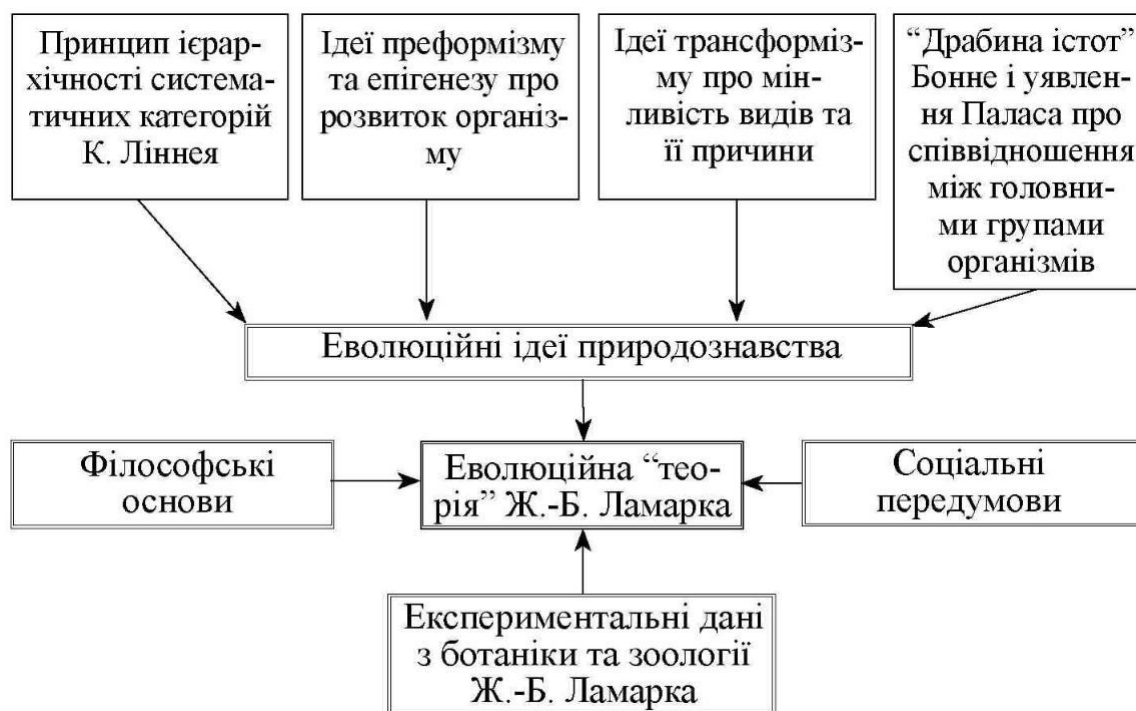


Рис. 16. Джерела еволюційної концепції, або “теорії”, Ж.-Б. Ламарка

Оскільки більшість складових передумов виникнення еволюційного узагальнення Лазарка розглянуті нами раніше, зосередимо увагу лише на двох з них: філософських основах і соціальних передумовах. Робимо ми це для того, щоб знову звернути увагу на особливості складу передумов виникнення більш або менш суттєвого теоретичного узагальнення біології. Як правило, вони

не є результатом узагальнення наукової думки тільки попередніх досягнень суто природознавства. Значну роль при цьому відіграють й інші досягнення: у гуманітарних науках, виробництві, соціальній сфері тощо.

Отже, першою з **філософських основ** теорії Лазарка була *філософія деїзму*: матерія первинна і сама по собі не здатна до руху. Розвиток матерії визначається зовнішніми щодо неї силами, або творцем (Господом Богом). Останній колись один раз і назавжди привів до руху весь Всесвіт (первинний закон розвитку, що є сферою релігійного світогляду). Вторинні закони – це сфера природознавства, або науки. Ці закони розвитку визначають вже хід окремих процесів у природі.

Друга філософська основа еволюційного узагальнення Лазарка – це *“теорія флюїдів”*: тіла взаємодіють один з одним завдяки тому, що випускають у простір особливі частки (флюїди), що і призводять до зміни їх тіл.

Третя основа – *вчення Г. Лейбніца* про плавність і абсолютну неперервність переходів між тілами матеріального світу: “Природа не робить стрибків”.

Відокремлення матерії від природи, первинних і вторинних законів розвитку, непізнаність перших і обізнаність в інших, визнання теорії флюїдів і несприйняття неперервності розвитку значною мірою визначили своєрідність поглядів Лазарка на причини і закономірності еволюції живої природи.

До **соціальних передумов** виникнення еволюційної теорії Ж.-Б. Лазарка треба віднести розвиток капіталізму, який сам по собі сприяв творчому розвитку думки у всіх сферах людської діяльності. Окрім цього межа XVIII – XIX ст. у Франції – це епоха після Великої французької революції, тобто час коли соціальному життю був притаманний певний підйом, перегляд думок, виникнення нових ідей тощо.

Отже, два вказані моменти філософської та соціальної думки разом з еволюційними ідеями природознавства і власними експериментальними досягненнями з ботаніки та зоології (наприклад: дихотомічний визначник, у якому описані рослини (1778 р.); відокремлення хребетних і безхребетних з їх описом (1800 р.); виділення у окремі класи павукоподібних і кільчастих червів) дали змогу Ж.-Б. Ламарку вперше спробувати сформулювати “еволюційну теорію” чи гіпотезу. І хоч більшість еволюційних явищ за нею трактувалося з позицій умовиводів, а не експериментального природознавства, Ч. Дарвін – засновник вчення по природний добір (першу складову загальної теорії еволюції) – оцінив її дуже високо і бачив себе в біології послідовником еволюційних ідей Лазарка.



Рис. 17. Сходинки “драбини істот” (за Аристотелем) і родовід хребтних тварин за Ж.-Б. Ламарком (за Юсуфовим, 2003)

Ч. Дарвін, роблячи зазначені висновки, насамперед мав на увазі таке. Створена Лазарком теорія не тільки підвела підсумок різноманітним уявленням про історичний розвиток живої природи. Вона представляла собою цілісну концепцію, у якій на передній план була висунута задача *всебічно довести сам факт еволюції* і зробити спробу, хоч і невдалу, *виявити рушійні сили еволюції*. Саме у порушенні цих двох проблем, а не в їх вирішенні, велика заслуга Лазарка.

Розглянемо детальніше основні положення його еволюційного узагальнення.

Ж.-Б. Ламарк:

1. Дав перше визначення поняття “життя” і перерахував його основні властивості, деякі з них визначені правильно: складна

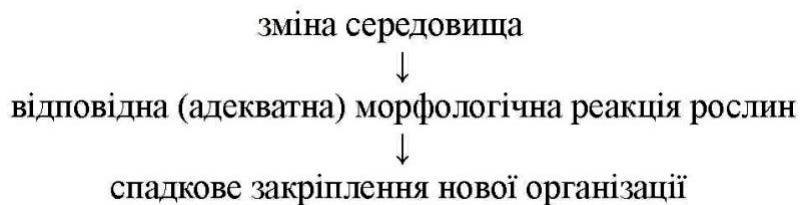
внутрішня організація організмів, здатність до внутрішніх рухів, втрата і відновлення речовин, харчування сторонніми речовинами, потреба в задоволенні певних потреб для самозбереження, клітинна будова щільних частин тіла.

2. Сформулював принцип “градації” або порядку чи гармонії в зростаючому ускладненні організмів в природі. Він виокремив 6 ступенів такої градації, які охоплюють 14 класів (рис. 17). Цей принцип є найхарактернішою особливістю еволюційного процесу. Теорія еволюції повинна пояснювати, які фактори визначають, по-перше, градацію організмів, по-друге, їх пристосування до середовища існування.

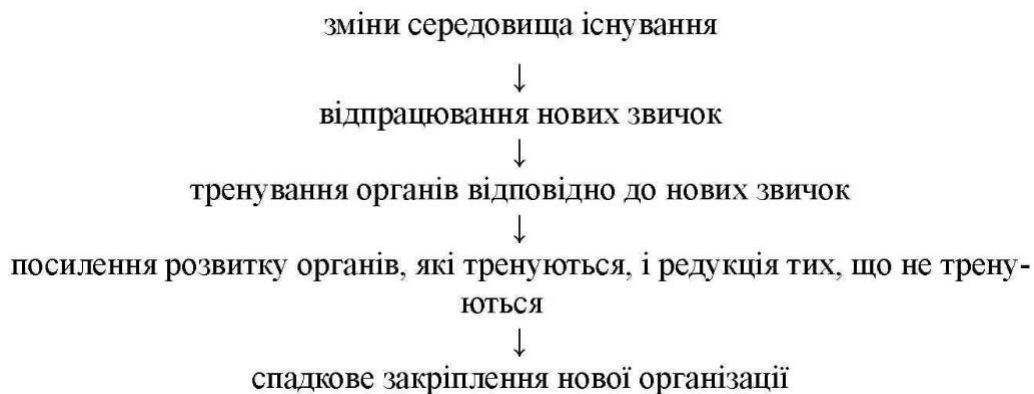
3. Визначав волю Творця, як провідний чинник, що створив порядок, за яким розвиток життя здійснюється обов’язково від нижчих форм до вищих (“внутрішнє прагнення до вдосконалення” за Аристотелем) і визначає градацію організмів.

4. Визначав причину пристосування організмів до середовища існування у вигляді трьох “законів”:

а) **“закон безпосереднього пристосування”**: зміни рослин і нижчих тварин, що пристосовують їх до довкілля, відбуваються під прямою дією факторів цього довкілля – температури, вологи, світла, харчування. Цей закон на прикладі водяного жовтеця стрілолиста має такий вигляд:



б) **“закон вправління і невправління органів”**: зміна середовища призводить у тварин з центральною нервовою системою (вищі тварини) до виникнення потреби, яка відповідно обумовлює зміни в їхній поведінці. Цьому закону, за Ламарком, може відповідати така схема:



в) “закон успадкування набутих ознак”: корисні зміни ознак, набуті в результаті прямого пристосування або вправління, передаються нащадкам.

Особливу увагу Ламарк звертав на те, що саме воля (“внутрішнє прагнення або зусилля”) тварин мають провідне значення: по нервах, які мають вигляд порожніх трубочок, рухаються “флюїди”, або “нервові тонкі рідини”, що вольовим зусиллям спрямовуються до певних органів. Результатом притоку цих рідин до інтенсивно працюючого органу і є його розвиток, за відсутності такого впливу – орган редукується [див. Тищенко, 1992]

Розглядаючи еволюційну гіпотезу Лазарка, необхідно звернути особливу увагу на те, що основні її положення не доводяться за допомогою наукових експериментальних досліджень, а просто констатуються. При цьому сама “теорія” – це логічна схема, під яку підганяється низка фактів, що в свою чергу не протирічать один одному. *На цьому положенні Ч. Дарвін робить висновок про те, що Ламарк не доводить еволюцію, а просто її констатує.*

Ламарк сформулював такі **еволюційні ідеї**:

1. Ускладнення організації живих істот визначається устремлінням природи до прогресу і не залежить від дії довкілля.
2. Рослини і тварини одвічно мають властивість змінюватися так, як необхідно в даних умовах, тобто “доцільно”, тому виникають пристосування організмів до довкілля, які порушують градацію.
3. Будь-яка зміна, обумовлена середовищем існування, включається до арсеналу складності і слугує матеріалом для еволюції. Неспадкових змін немає зовсім [див. Тищенко, 1992].

Розвиток біології у ХІХ-ХХ ст. показав, що всі три головні еволюційні ідеї Лазарка були помилковими. Більш того, учений так і не зміг повністю відмовитися від релігійних поглядів на розвиток живого. *Але в історію науки про життя Ж.-Б. Ламарк увійшов як засновник ідеї про еволюцію живого. Заслуга його як першого справжнього еволюціоніста полягає в тому, що:*

- уперше окреслив еволюційний прогрес як одну з основних закономірностей еволюції органічного світу;
- побудував схему систем тварин, що стала принципово новим кроком порівняно з “драбиною істот” Бонне у їх систематиці. У її основу поклав історичний принцип розвитку організмів, сходинки якої пов’язані щільною спорідненістю;



- правильно вказав на існування різних напрямів еволюції: ускладнення організації всього живого й утворення багатьох “різноманітностей” в середині кожного класу;
- правильно вказав, що еволюція має адаптивний, або пристосувальний, характер.

#### **4.4. ЕВОЛЮЦІЙНЕ ВЧЕННЯ Ч. ДАРВІНА ПРО ПРИРОДНИЙ ДОБІР ТА ВИДОУТВОРЕННЯ**

Висунута трансформістами і теоретично осмислена Ламарком ідея еволюції органічного світу вимагала ґрунтовних доказів. Саме цей факт і обумовив виникнення і становлення першої складової сучасних еволюційних узагальнень – вчення Ч. Дарвіна.



*Чарльз Роберт Дарвін  
(1809–1882)*

Як і концепція Лазарка, вчення Ч. Дарвіна мало передумови виникнення, серед яких не тільки досягнення природознавства, але і власні експедиційні матеріали та експериментальні спостереження видатного еволюціоніста, досягнення гуманітарних наук і соціально-економічні передумови. Кожна з цих груп має певні складові (рис. 18).

В основі вчення Ч. Дарвіна лежать конкретно сформульовані вихідні положення (або постулати): *спадковість, мінливість, розмноження* (інтенсивне в геометричній прогресії) організмів, *обмеженість* території та ресурсів для життя.

Наступна важлива складова вихідних положень вчення – *поняття “боротьба за існування”*, що відображає механізм розв’язання протиріччя між інтенсивністю розмноження організмів і обмеженістю території та ресурсів для життя. Наступним важливим елементом вчення Ч. Дарвіна є *природний добір*, що розглядається вченим як сила, що запобігає реалізації геометричної прогресії розмноження організмів. Тому природний добір, за Дарвіном, визначається як *еволюційний процес виживання найбільш пристосованих організмів завдяки тому, що зберігаються корисні індивідуальні відмінності й знищуються шкідливі властивості в організмі* [див. Йорданський, 2001].





Рис. 18. Основні джерела вчення Ч. Дарвіна

Положення вчення Ч. Дарвіна мають такі повні формулювання [Йорданський, 2001]:

1. Організмам як у природі, так і під час одомашнювання, властива спадкова мінливість. Найбільш звичайною і важливою формою мінливості є невизначена (індивідуальна, спадкова). Її стимулює довкілля, але її специфіку визначає сам організм.

2. Еволюційний процес стосується не окремих організмів, а біологічних видів і їхніх популяцій (особливі групи організмів всередині виду).

3. Усі організми спроможні до необмеженого стрімкого розмноження. Водночас об'єктивно існує обмеження місця та ресурсів існування (їжі, кількості самок тощо), дія інших несприятливих факторів довкілля. Як результат взаємодії цих двох чинників між організмами одного виду, виникає конкуренція, що виявляється в боротьбі за існування. За Дарвіном, найважливішою є саме внутрішньовидова боротьба.

4. Боротьба за існування є причиною виникнення такого еволюційного процесу, як природний добір, – переважне виживання і відтворення у нащадках тих особин, які ліпше пристосовані. Гірше пристосовані організми (і цілі види) вимирають і не залишають потомства.

5. Наслідки дії природного добору – це адаптація видів до довкілля, розходження видів із пращурами за ознаками в еволюції, ускладнення і вдосконалення їх організації.

6. Окремим випадком природного добору є статевий добір, який забезпечує розвиток ознак, пов'язаних з функцією розмноження.

7. Породи свійських тварин і сорти сільськогосподарських рослин створені завдяки штучному добору, аналогічного природному добору, але здійснюється він в інтересах людини.

З огляду на окреслені положення, Ч. Дарвін дає визначення еволюції як процесу, у ході якого має місце взаємодія організму й довкілля, що постійно змінюється.

Свою теорію Ч. Дарвін розробляв у багатьох роботах з 1839 по 1881 рік. За цей період ним опубліковано 17 ґрунтовних праць, що відображають науковий шлях цього видатного натураліста (див. детальніше – розділ 4). Але з його вченням в історії біології безпосередньо пов'язують лише три фундаментальні праці, а саме “Походження видів шляхом природного добору або збереження найпристосованіших порід у боротьбі за існування” (1859), “Зміни свійських тварин і культурних рослин” (1868, 1875), “Походження людини і статевий добір” (1871).

Загалом же логічна структура теорії Ч. Дарвіна має вигляд, зображений на рис. 19.

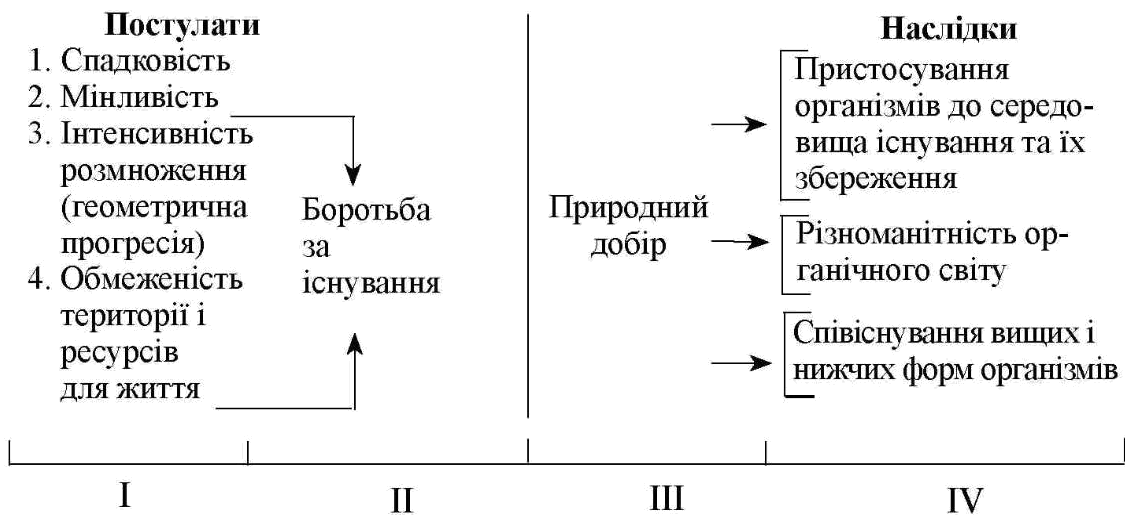


Рис. 19. Логічна структура вчення Ч. Дарвіна  
(за Комісаровим, 1991)

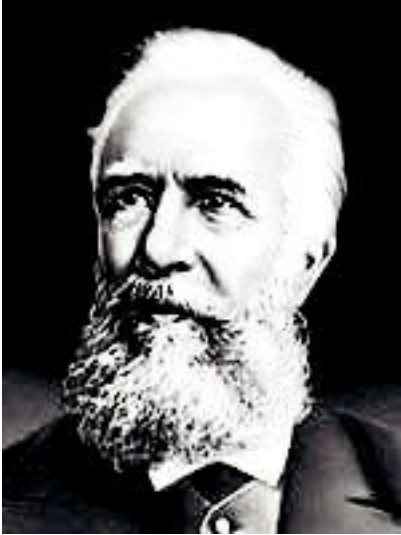
Як уже наголошувалося, учення Ч. Дарвіна – визначна подія розвитку наукової думки в природознавстві. Воно разом з “клітинною теорією” Т. Шванна розглядається в історії біології як найважливіше досягнення наукової думки ХІХ ст. Більш того, Ф. Енгельс визначив їх як головні узагальнення природознавства цього часу які не тільки суттєво вплинули на його розвиток, а й обумовили відокремлення біології в статусі окремої науки і окремих галузей в ній: відповідно, дарвінізму (еволюціонізму) і цитології.

Такий висновок Ф. Енгельс зробив з огляду на **значення вчення Ч. Дарвіна**, яке мало кілька аспектів. По-перше, воно перетворило еволюційну ідею, яка була тільки констатована Ламарком, на струнку узагальнення завдяки тому, що дарвінізм є:

- ↯ системою логічних доказів і узагальнень;
- ↯ теоретичним узагальненням, яке пояснює причини еволюційного процесу а не тільки описом сукупності фактів;
- ↯ теорією, що спирається на безліч фактів із селекції, які до-водили нерозривність цього узагальнення з практичною діяльністю людини.

По-друге, вчення Ч. Дарвіна, порівняно з попередніми тлумаченнями еволюції, міцно й однозначно стояло на матеріалістичних позиціях: матеріальна основа еволюції – це вид; рушійні сили еволюції – це взаємодія властивостей живого організму, боротьби за існування і природного добору.

По-третє, дарвінізм став науковим фундаментом сучасної науки про еволюцію живої природи, або еволюціонізму.



*Ернст Генрих Геккель*

(1834–1919)

По-четверте, дарвінізм сприяв виникненню й прогресивному розвитку нових, не існуючих досі галузей біологічного знання: еволюційної палеонтології, морфології, ембріології, порівняльної та історичної біогеографії, філогенетики (науки, яка вивчає історичний розвиток організмів). Особливо вагомий внесок у обґрунтування теоретичних принципів останньої галузі біології вніс німецький біолог-еволюціоніст Ернст Геккель.

Він, базуючись на працях свого співвітчизника зоолога і ембріолога Фріца

Мюллера (1821–1897), та вченні Ч. Дарвіна, у 1866 р. сформулював **біогенетичний**

**закон**, за яким ембріогенез розглядався як згорнутий у часі філогенез (філогенез – процес історичного розвитку світу живих організмів загалом і його окремих таксонів). Основну роль філогенетичних досліджень Е. Геккель бачив у простеженні родинних зв'язків між різними групами організмів і побудові родоводів органічного світу. За допомогою цих родоводів він намагався відтворити загальну картину еволюції. Приклад такого узагальненого родоводу наведений на рис. 20.

Водночас вчення Ч. Дарвіна мало й **суттєві недоліки**, які, хоч і були відкинуті її наступним власним розвитком та результатом взаємодії з генетичними узагальненнями, але стали однією з причин майбутніх криз дарвінізму (еволюціонізму). Серед них варто вказати:

1. Визначення можливостей еволюційних змін на основі “певної” або модифікаційної мінливості (усі нащадки в однакових умовах існування змінюються однаково, що призводить до неглибоких змін, наприклад, ріст залежить від кількості та якості їжі, товщина шкіри – від клімату тощо) та вправляння і невправляння органів.

2. Переоцінка ролі перенаселення для обґрунтування боротьби за існування.

3. Перебільшена увага до внутрішньовидової боротьби в поясненні дивергенції видів, тобто їх розходження.



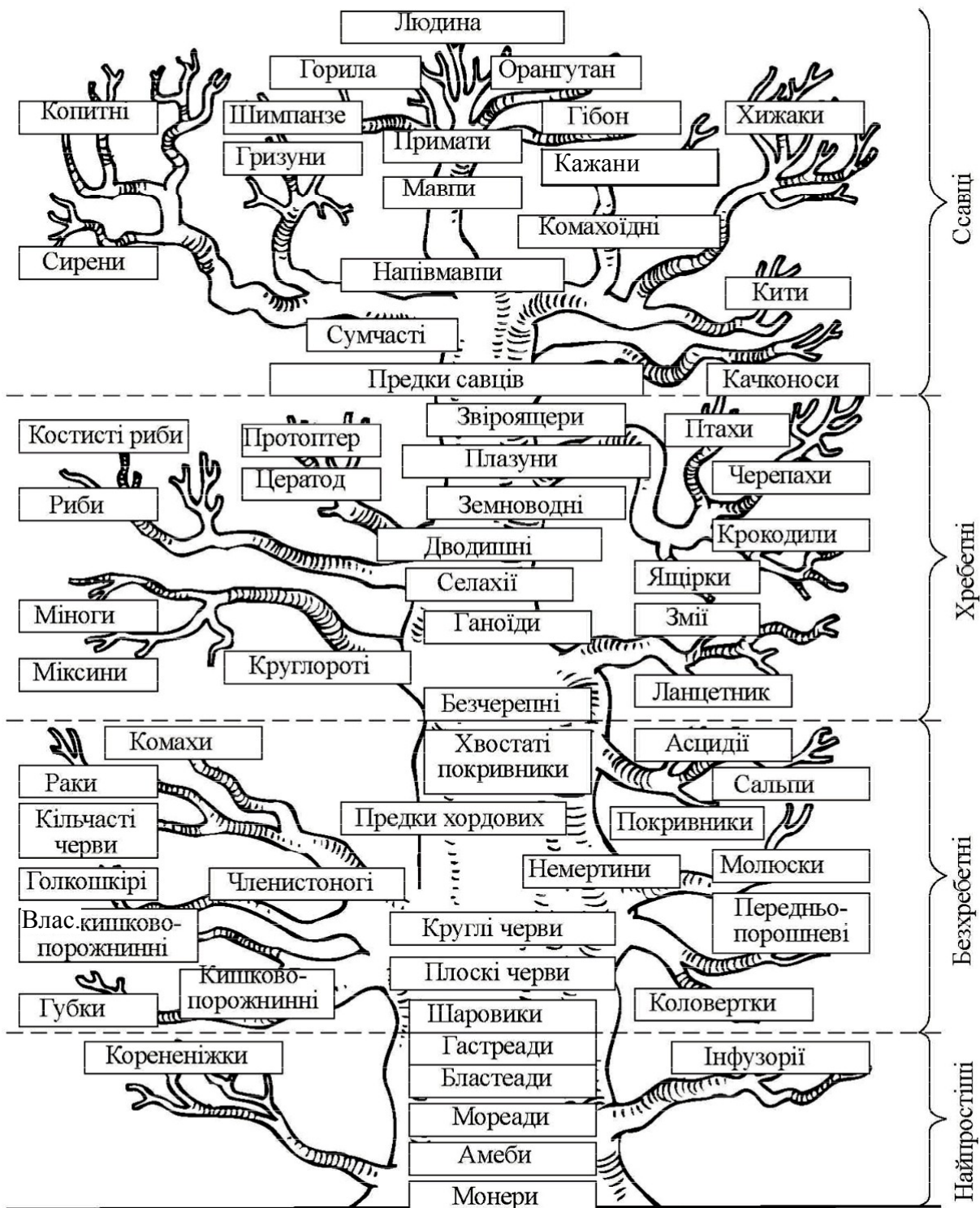


Рис. 20. Родовід тваринного царства за Е. Геккелем (за Юсуфовим, 2003)

4. Недостатня розробленість концепції біологічного виду як форми організації живої матерії, що суттєво відрізняє вид від під-видових і над-видових таксонів.

5. Нерозуміння специфіки макроеволюції (макроеволюція – еволюція надвидових таксонів) та її співвідношення з видоутворенням (мікро-еволюцією);

6. Невміння пояснити одночасні співіснування різних за рівнем організації видів на Землі та виникнення окремих органів, що працюють в організмі паралельно і разом, наприклад, очей [див. Йорданський, 2003].

Перелічені недоліки були обумовлені рівнем розвитку природознавства часів Ч. Дарвіна. Так, наприклад, припущення Дарвіна безпосередньої еволюційної ролі “певної” мінливості і успадкування ознак в результаті вправлення і невправлення органів було обумовлене панівними в його часи уявленнями про спадковість (нагадуємо, що закони Менделя і його концепція дискретної спадковості широкому колу вчених були ще невідомі). У цей час спадковість розглядали як певну *“загальну властивість”* всього організму, притаманну йому загалом (*“злита спадковість”*). На цих поглядах ми вже детальніше зупинялися (див. розділ 2).

#### **4.5. СИНТЕТИЧНА ТЕОРІЯ ЕВОЛЮЦІЇ, РОЛЬ ГЕНЕТИКИ ТА ІНШИХ НАУК У РОЗВИТКУ ЇЇ ПОЛОЖЕНЬ**

Отже, відразу з моменту свого виникнення теоретичні еволюційні узагальнення (перша їх частина – вчення Ч. Дарвіна) опинилися під впливом генетичних узагальнень, і, як буде показано далі, цей вплив мав і позитивне значення, обумовлюючи прогрес еволюціонізму, і негативне, сприяючи розвитку і загостренню його криз.

Подальша доля вчення Ч. Дарвіна була не тільки успішною. Практично паралельно з переможним його поширенням і перетворенням на одну з основних біологічних теорій, створювалися передумови першої кризи дарвінізму. І причини її містилися насамперед у самому дарвінізмі (його недоліках). Окрім цього, біологічна наука не мала науково обґрунтованих уявлень про дві найважливіші властивості життя та їх характеристики – про спадковість і мінливість. Це було обумовлено відставанням становлення генетичних узагальнень від еволюційних (пригадайте особливості процесу відкриття та поширення перших складових загальних генетичних теорій – законів Менделя, хромосомної і мутаційної теорій; як свідчить історія, цей процес певним чином йшов за виникненням і розвитком вчення Ч. Дарвіна).

У зв'язку із зазначеним, наприкінці ХІХ – на початку ХХ ст. криза еволюціонізму полягала в тому що поряд з тим, як еволюційні ідеї у вигляді дарвінізму набували поширення, центральна його ланка – уявлення про природний добір – зазнала жорсткої критики і всебічного перегляду Наведемо декілька прикладів виявів цієї – першої – кризи еволюціонізму які відображені у напрямках антидарвінізму того часу

1. Група вчених загострювала увагу на тому що погляди Ч. Дарвіна стосовно могутньої, домінуючої ролі природного добору у виникненні нових видів не завжди знаходять своє підтвердження. Якісні докази наводили таке: у природі не завжди є перехідні форми організмів, не отримували пояснення з позицій природного добору складні форми поведінки тварин та виникнення складних органів або функцій, наприклад, біокулярного зору тощо.

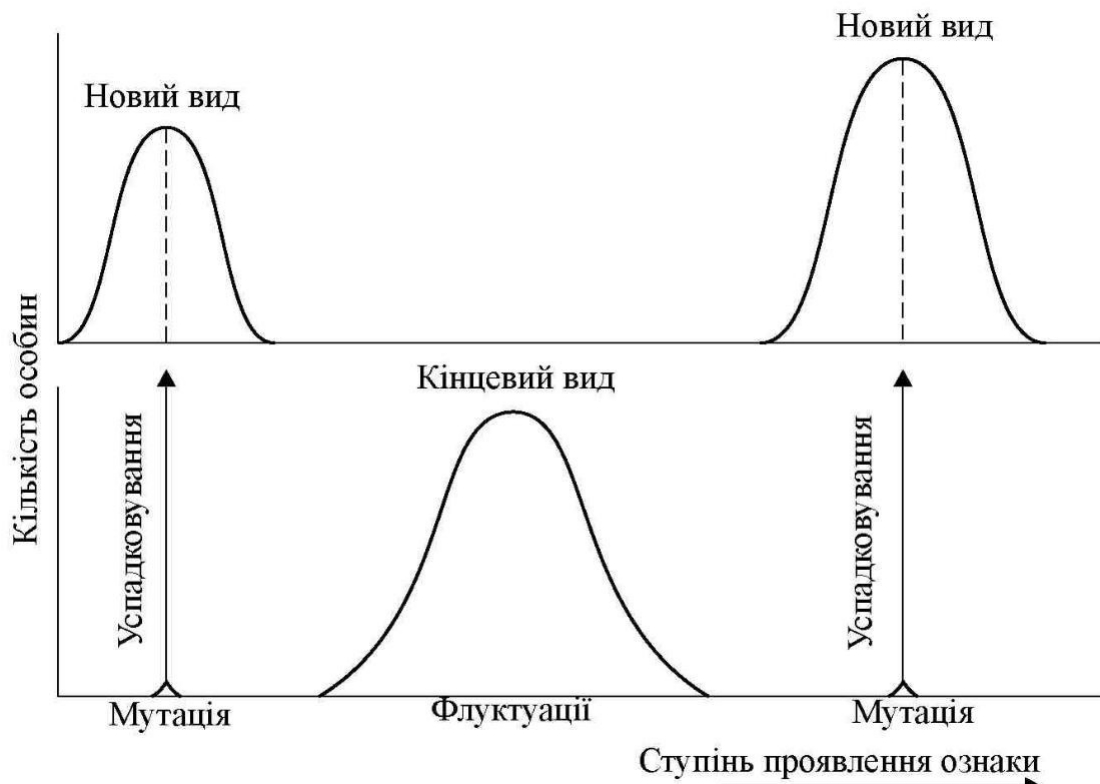
2. Інша група вчених, що стояли на позиціях уявлень про “злиту спадковість” (рис. 13), теж висували суттєві заперечення стосовно розгляду природного добору як найважливішого фактора еволюційного процесу Так, інженер Ф. Дженкінс (зверніть увагу що після виникнення вчення Ч. Дарвіна зацікавленість біологічними явищами настільки зросла в суспільстві, що навіть спеціалісти небіологічних галузей знань залучилися до розгляду факторів еволюційного процесу) звернув увагу на те, що спадкові зміни, які виникають випадково і можуть бути підтримані природним добром, – явище поодиноким і не може забезпечити процес еволюційних перетворень. Це положення він підтверджував (виходячи зі “зливої спадковості”) дуже простими підрахунками: імовірність зустрічі двох особин з однаковими змінами дуже невелика, тому, якщо один з батьків має ознаку (п), то його діти будуть її мати вдвічі менше –  $p/2$ , онуки – у 4 рази менше ( $p/4$ ) і т.д. У результаті ознака зникне (“розчиниться”) так швидко, що не зможе бути використана добром.

Ці уявлення Ч. Дарвін називав “кошмаром Дженкінса”, оскільки не міг їх спростувати. Нагадуємо, що дискретні (менделівські) уявлення про спадковість у науці були ще відсутніми.

3. Наступним доказом того, що природний добір не є рушійною силою еволюційного процесу стало, як не дивно, ще одне основне генетичне узагальнення – мутаційна теорія Гуго де Фриза (див. розділ 2). Нагадуємо, що базуючись на своїй теорії, вчений висунув власну гіпотезу еволюції (1889 р.), відповідно до якої нові види виникають одразу стрибкоподібно, завдяки появі окремих крупних змін спадковості (мутаціям) без участі природного

добору На рис. 21 зображена схема видоутворення – за де Фризом.

Отже, кінець XIX – початок XX ст. у біологічній науці характеризувався негативним впливом генетичних знань на еволюційне вчення, більш того, у вчених, майбутніх генетиків, виникають спроби не стільки використати ці знання для пояснення еволюційних феноменів, скільки замінити еволюційне вчення Ч. Дарвіна власними еволюційними гіпотезами, які базувалися суто на генетичних узагальненнях. Парадокс історичної ситуації, як буде показано далі, полягає в тому що саме генетичні узагальнення, зокрема мутаційна теорія, стануть тим суттєвим підґрунтям, яке не тільки підтвердить правильність вчення Ч. Дарвіна, а й обумовить наступний його прогресивний розвиток і виникнення другої складової основних еволюційних узагальнень – синтетичної теорії еволюції.



*Рис. 21. Схема видоутворення, за де Фризом Флуктуації – це відхилення певної ознаки у різних особин виду (відображає модифікаційну мінливість організмів); мутації – зміни ознаки, які не мають жодного зв'язку з типовою ознакою. Головна причина мутації – спонтанні внутрішні зміни, що успадковуються (за Тищенком, 1992).*



Криза дарвінізму (еволюціонізму), яка була обумовлена протистоянням генетиків і класичних еволюціоністів, досягла свого критичного стану близько середини 20-х років ХХ ст. На цей час багато вчених визнали вчення Ч. Дарвіна повністю і остаточно спростованим. Разом з тим, вказана криза співпадає в історії біології з успішним становленням і розвитком генетики як окремої науки, що відобразилось у відокремленні в ній перших складових загальних генетичних теорій. Цей розвиток і став причиною виходу еволюціонізму з першої кризи, суть якої зводилася до розуміння помилковості протистояння генетики і дарвінізму застосування синтетичного підходу для пояснення різноманітних еволюційних явищ у живій природі із загальних генетично-еволюційних позицій.

Становлення наступного після вчення Ч. Дарвіна теоретичного еволюційного узагальнення – синтетичної теорії еволюції (СТЕ) – почалось саме з переборення цієї кризи, наближення поглядів генетиків і еволюціоністів стосовно розуміння природи еволюційного процесу яке закінчилося синтезом цих поглядів у єдине ціле – СТЕ. Цьому сприяло на початку ХХ ст. оформлення низки основних генетичних узагальнень:

- перевідкриття законів Менделя;
- оформлення хромосомної теорії спадковості;
- формулювання положень мутаційної теорії де Фріза;
- узагальнення про накопичення дрібних мутацій у популяціях організмів.

Але справжнім піонером у зближенні генетики і дарвінізму був видатний радянський зоолог і генетик Сергій Сергійович Четвериков.

Його класична праця “Про деякі моменти еволюційного процесу з точки зору сучасної генетики”, що надрукована в 1926 р., повинна бути віднесена до праць, що, з одного боку засновувала вчення про генетику природних популяцій, з іншого – сприяла суттєвому розвитку теорії еволюції. С. Четвериков показав, що природні популяції дрозофіли насичені різноманітними рецесивними мутаціями і за допомогою добору включають у свій генофонд (сукупність всіх генів у популяції) все нові й нові мутації. Це відкриття дозволило зняти одне із суттєвих заперечень дарвінізму – тезу про нестачу матеріалу для природного добору. Отже, добір працює не тільки з мутаціями, які виникають наново, але насамперед з великим фондом мутацій (генетичним вантажем), які були накопичені в популяціях. Із цих дослідних даних був

зроблений висновок про *провідну роль мутацій, які є випадковими не спрямованими подіями, у еволюційному процесі.*

*Феодосій Добжанський*  
(1900–1975)

Саме із цих досліджень і почалось формування синтетичної теорії еволюції, яку необхідно розглядати як розширення і поглиблення поглядів великого еволюціоніста і, відповідно, як друге за значенням, після вчення Ч. Дарвіна, еволюційне узагальнення.

Наступна видатна праця, що заклала основи синтетичної теорії еволюції, була надрукована в 1937 році у США Феодосієм Григоровичем Добжанським і мала назву “Генетика і походження видів”.

У цій праці американського генетика містилося широке узагальнення даних генетики популяцій дрозофіли на основі класичних принципів дарвінізму із залученням нових теоретико-еволюціоністських розробок (наприклад, математичної теорії добору). Основна увага в цій роботі була спрямована на вивчення механізмів перебудови генетичної структури популяцій залежно від сукупної дії декількох факторів і причин еволюції: спадкової мінливості, коливання чисельності популяцій, природного добору, міграції і ре-



продуктивної ізоляції нових форм, що виникають в середині виду. У книзі розглядаються три рівні еволюційних перетворень: на рівні спадкової мінливості (мутації і рекомбінації), добору сприятливих мутацій і рекомбінацій та утворення нових видів з внутрішньовидових форм. Отже, окрім мутацій ево-

рекомбінаціями генетичної інформації і, як буде  
ні є потужнішою матеріальною основою ево-

В існує ціла низка досліджень, яка відображає напрямки розвитку еволюціонізму на початку ХХ ст. і сприяє відокремленню положень синтетичної теорії еволюції. Серед них, наприклад:

- поділ еволюції на два рівні та їх визначення: **мікроеволюції**, як процесу від появи ознаки в популяції до виникнення нового виду, і **макроеволюції**, як еволюційних перетворень на надвидовому рівні (Філіпченко, 1927);
- математична гіпотеза еволюції домінантності (Фішер, 1930);

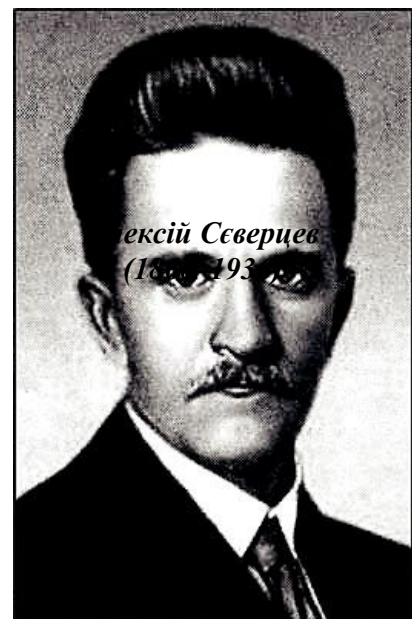
- глибокі дослідження співвідношення онтогенезу й філогенезу для з'ясування напрямків еволюції на основі синтезу еволюційної теорії, ембріології, морфології, палеонтології і генетики (Шмальгаузен, 1939);

*Юрій Філіпченко  
(1882-1930)*

- вчення про зміни онтогенезу як джерело філогенетичних перетворень, про головні напрямки еволюції, закономірності прогресивного розвитку тощо (Северцев, 1939);

- виокремлення двох форм природного добору – рушійної і стабілізуючої – та їх обґрунтування, розробка теорії стабілізуючого добору (Шмальгаузен, 1946);

- розгляд проблем боротьби за існу-



вання в природному доборі, адаптації і видоутворення, географічної мінливості тощо в праці “Еволюція. Сучасний синтез” із застосуванням синтетичного підходу на основі генетики популяцій, екології, ембріології і біогеографії (Гекслі, 1942);

- закладання концепції “біологічно-го виду” з урахуванням комплексу критеріїв виду: морфофізіологічного, генетичного, еколого-географічного (Майр, 1940-1942);

- з’ясування питання про спрямованість еволюційного процесу на основі синтезу палеонтології і теорії еволюції (Сімпсон, 1944);

- значна кількість досліджень з молекулярної генетики, що суттєво конкретизували уявлення про механізми спадковості й мінливості (друга половина ХХ ст.) [за Георгієвським, 1972].

Як свідчить перелік досліджень, формуванню положень СТЕ сприяли не тільки дослідження власне еволюційної спрямованості. Ці положення формувалися в безлічі праць, що їх виконували на основі синтезу методів дослідження різноманітних біологічних та природничих дисциплін. Так, наприклад, Іван Іванович Шмальгаузен, визначний радянський еволюціоніст, у 1960 році, для обґрунтування уявлень про еволюцію



як процес, авторегуляція якого базується на зворотному зв'язку, застосував кібернетичний підхід (рис. 22).

### Кібернетична схема регуляції еволюційного процесу

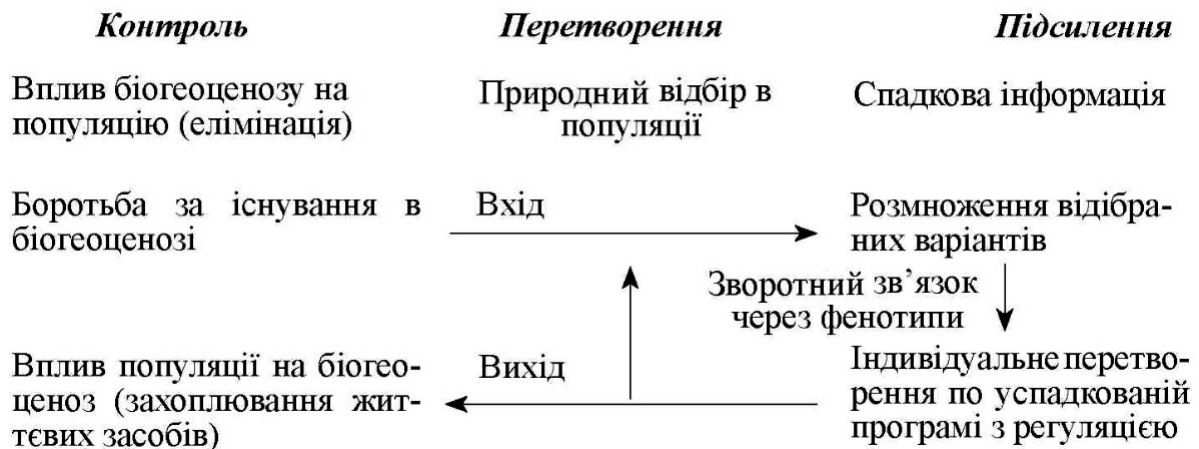


Рис. 22. Еволюція як процес, що авторегулюється (за Северцевим, 2005)

Значна попередня теоретико-дослідна робота, певні аспекти якої були наведені вище, дала свої результати. У 1984 році відомий російський еволюціоніст Микола Миколайович Воронцов наводить постулати **синтетичної теорії еволюції (СТЕ)**, які в узагальненому й адаптованому вигляді мають такий зміст:



Микола Воронцов

(1934–2000)

1. Еволюція – це історичний процес розвитку живого на Землі, який має непередбачуваний, поступовий і довготривалий характер, спрямований до якось кінцевої мети.

2. Матеріалом для еволюції слугують мутації (дрібні, дискретні зміни спадкової інформації).

3. Основною рушійною силою еволюції є природний добір, оснований на доборі (селекції) випадкових дрібних мутацій.

4. Найменшою одиницею еволюції є популяція, а не особина.

5. Еволюційний процес здійснюється на двох рівнях: рівні видоутворення, або мікроеволюція, і на рівні утворення надвидових таксонів, або макроеволюція. Мікроеволюція лежить в основі макроеволюційних перетворень.

6. Вид складається з безлічі підвидів і популяцій, що суттєво відрізняються, але взаємопов'язані.

7. Вид є генетично цілісною і замкнутою системою (“потік генів” можливий лише всередині виду).

8. В еволюції один таксон може стати пращуром для декількох дочірніх таксонів. Разом з тим, кожен вид має єдиного пращура (вид або популяцію).

Підводячи певний підсумок у формуванні СТЕ як наступного етапу розвитку вчення Ч. Дарвіна, звернемося до основних досягнень, якими збагатився еволюціонізм після її виникнення. Так, у **галузі мікроеволюції, або видоутворення, СТЕ:**

- з'ясувала сутність мінливості і спадковості організмів;
- дослідила природу біологічного виду, показала його популяційну структуру, з'ясувала роль популяцій в еволюційному процесі;
- відкрила нові фактори й механізми еволюції (дрейф генів, поліплоїдизацію, гібридизацію тощо);
- суттєво розвинула уявлення про природний добір, його механізми.

**У сфері макроеволюції СТЕ:**

- з'ясувала сутність макроеволюції і її співвідношення з елементарними еволюційними змінами;
- встановила низку емпіричних закономірностей макрофілогенезу (макроеволюції);
- показала еволюційну роль перетворень в онтогенезі;
- зробила аналіз причин спрямованості й нерівномірності темпів макрофілогенезу;
- з'ясувала сутність і причини прогресивної еволюції [за Йорданським, 2003].

#### ***4.6. НЕДАРВІНІВСЬКІ КОНЦЕПЦІЇ ЕВОЛЮЦІЇ ЯК ВІДОБРАЖЕННЯ РОЗВИТКУ ЕВОЛЮЦІОНІЗМУ В НАШІ ДНІ***

Сучасний розвиток еволюційних узагальнень зосереджує свою увагу на еволюційних перетвореннях макроеволюційного рівня. Починаючи з 20-х років ХХ ст., завдяки працям видатних природознавців сучасності Володимира Івановича Вернадського (1863–1945) і Володимира Миколайовича Сукачова (1880–1967), розвивається *вчення про еволюцію екосистем та біосфери або мегаеволюцію*. До цієї теми ми повернемося пізніше і детально

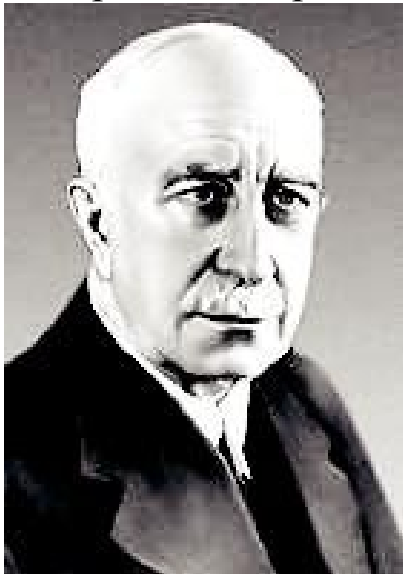




*Володимир Вернадський  
(1863–1945)*

розглянемо вагомий вклад цих учених у розвиток біології, коли йтиметься про становлення екологічних узагальнень у їх взаємовпливі, щільному взаємозв'язку з аналогічними в еволюціонізмі. Останнє обумовлено тим, що вчення про еволюцію екосистем та біосферу одночасно є складовою і теоретичних узагальнень з екології. Том у в цьому розділі ми лише зазначимо, що становлення вчення про еволюцію екосистем стає причиною розгортання *другої* кризи еволюціонізму, яка знов починається з відкидання вчення Ч. Дарвіна про провідну роль в еволюції природного добору.

Окрім зазначеного вище, сучасний еволюціонізм цікавить низка проблем. Серед них домінуючими є:



*Володимир Сукачов  
(1880–1967)*

- еволюція онтогенезу, яка вирішується із залученням молекулярно-біологічних досліджень;
- реалізація кібернетичного підходу в поясненні еволюційних явищ, тобто залучення до еволюційних досліджень сучасних комп'ютерних технологій;
- хімічна та біохімічна еволюція (виникнення життя);
- закономірності антропогенезу;
- біологічна концепція виду [за Яблоковим, Юсуфовим, 1981].

Закінчуючи окреслення сучасних проблем становлення теоретичних еволюційних узагальнень у їхньому взаємозв'язку з генетичними узагальненнями, слід наголосити: цей тісний взаємозв'язок обумовлює певні тенденції перегляду не тільки позицій класичного дарвінізму, про які ми вже згадували: криза еволюціонізму відбивається і в перегляді доволі стійких позицій СТЕ.

Протягом останніх 15–30 років у молекулярній біології, генетиці, біохімії та клітинній біології зроблені фундаментальні відкриття, про які йшлося в попередніх розділах ( див. розділи 1 і 2). Серед них – відкриття регуляторних генів, дія яких безпосередньо не пов'язана з мутаціями в структурних генах; встановлення особливої функції “надлишкової” ДНК (яка не кодує ознаки і не



регулює роботу генів); відкриття частини ДНК (генома), що кодує видові ознаки загалом; нових форм мінливості, наприклад, епігенетичної, яка радикально відрізняється від класичної мутаційної, але є не менш потужним джерелом спадкових змін і доволі чутлива до змін навколишнього середовища; виявлення здатності генетичних елементів викликати раптову перебудову спадкового апарату (гени, що “стрибають”), яка обумовлює певну рекомбінацію генетичної інформації і, відповідно, зміну організму загалом, відкриття провідної ролі рекомбінацій у проявах мінливості тощо.

Разом з даними про відсутність проміжних форм вимерлих організмів, що отримані в палеонтології, зазначені сучасні молекулярно-генетичні відомості створюють певний фундамент для суттєвої “ревізії” складових загальної теорії еволюції, що і можна розглядати як розгортання кризових подій.

Так, наприклад, дарвінізм і СТЕ переглядаються з позицій “теорії неперервної рівноваги” (засновники – американські палеонтологи С. Гулд і Н. Елдрідж). Згідно з нею:

1. Еволюція відбувалася у формі рідкісних швидких стрибків.
2. Упродовж приблизно 99 % часу свого існування вид перебуває в стабільному стані, тобто не змінюється.
3. Новий вид виникає раптово, без будь-яких переходів, щоб знову на тривалий час залишитися незмінним.
4. У цьому процесі природний добір не відіграє важливого значення, а межі планування випадкової зміни ознак стають суттєво ширшими.
5. Процеси мікро- і макроеволюції не є суттєво взаємопов’язаними.
6. Еволюційні процеси є результатом взаємодії між вже утвореними видами.

Вказані положення перегукуються і з “теорією катастроф”, яка була сформульована ще в період першої кризи еволюціонізму, і з еволюційною концепцією де Фріза. Прихильники сучасного перегляду положень СТЕ послідовність цих криз або катастроф, між якими довго (іноді сотні мільйонів років) не відбуваються важливі зміни, бачать у послідовності процесів: зародження життя; поява фотосинтезу, кисневої атмосфери, ядерної організації клітини, твердих скелетів; екологічна криза (далеко не перша в історії Землі).

Сучасні неоеволюціоністи звертають увагу на те, що дарвінізм і СТЕ або не враховують наявність цих криз, або їх зовсім

заперечують. На їх думку, зазначені теоретичні узагальнення стали зовсім не потрібні для пояснення сучасної антропоєкологічної кризи.

Ще одним прикладом такої неоеволюційної “теорії” або гіпотези є “сальтаційна концепція”, яка розглядає можливості виникнення будь-якого органу під дією макромутацій (певно, маються на увазі події неклітинного рівня), що пізніше може стати в нагоді організму і в такий спосіб забезпечити еволюцію виду

Загалом прихильники цієї концепції (Е. Коп, Р. Гольдшмідт, Ю. Філіпченко, А. Івановський, Л. Корочкін та ін.) вважають, що під дією макромутацій в онтогенезі можливе раптове, стрибкоподібне виникнення в організмі зайвого органу, який потім міг би “стати” в нагоді за певних умов, виступити межею пристосованості форми до чинників середовища, що змінилося. Іноді цю концепцію називають “теорією багатообіцяючих виродків” (hopeful monsters). Для її підтвердження притягуються палеонтологічні дані (наявність розривів в палеонтологічному літописі) або останні відкриття у сфері молекулярної біології (ефект “стрибаючої ДНК” – відкриття мобільних генетичних елементів, які здатні переміщуватися не тільки у середині генома, а й горизонтально: латеральне перенесення генетичної інформації між різними видами шляхом гібридизації або вірусної трансдукції, яка достовірно встановлена в прокариот).

Сальтаційна теорія, як вважають провідні фахівці-еволюціоністи, суперечить не тільки дарвінізму і СТЕ, вона не підтверджується й основними положеннями класичної генетики, малоймовірна з екологічної точки зору. Мутації гена з фенотипно виразною плейотропною дією за більшістю ознак, як правило, летальні для їхніх носіїв. Вони призводять до порушень нормальної інтеграції організму на тому або іншому етапі онтогенезу. Малоймовірно виникнення за допомогою крупної мутації такого нового фенотипу, який виявився б не тільки життєздатним і пристосованим до яких-небудь конкретних умов існування, але і здатним до розмноження. За образним висловом Б. Меднікова – видатного сучасного російського еволюціоніста й еколога – такий “багатообіцяючий виродок” порівнюється з героєм казки, який, зістрибнувши із шафи, відразу виявився одягненим в штани, що висять на стільці.

Провідний російський еволюціоніст та історик біології О. Юсуфов у своїй ґрунтовній праці “Історія і методологія біології” (2003) звертає увагу ще на один аспект сучасних поглядів на проблему еволюції органічного світу – *напрямок, який має назву креаціонізму*. Креаціонізм (від *creative* – творчий) розглядає питання еволюції планет, материків і особливо життя на Землі з позицій загального суспільного рівня. Прихильники цього напрямку

у питанні про еволюцію життя на Землі часто теж звертають увагу на недостатність механізму природного відбору для пояснення її спрямованості та результатів.

*Тейяр де Шарден*  
(1881–1955)

Панівні серед широкої публіки уявлення різних напрямків сучасної релігії в принципі відкидають явище еволюції життя взагалі. Вони вважають, що еволюція життя – це не сфера науки

тому, що всі особливості життя і його різноманіття є результатом надприродної діяльності (Господа Бога). Щоб довести це демонструють фільми на телебаченні і друкують книжки.

Прихильники теологічного напрямку, з одного боку, акцентують увагу на деяких складностях в організації і функціонуванні явищ життя (наприклад, організація ДНК, виникнення життя шляхом хімічної еволюції, складності передбачення далеких результатів еволюції живого тощо), які досі не одержали повного роз'яснення в наукових дослідженнях. З іншого боку, вони не звертають увагу на доведені свідчення про об'єктивність існування еволюції органічного світу. Прийом досить старий, але все ще залишається досить ефективний в далеких від науки колах. Ці думки знайшли навіть відображення на сторінках газет "Поиск" (1996, № 46; 1997, № 7, № 30) і "Аргументы и факты" (2002).

У цих публікаціях, зокрема, робиться спроба, наприклад, довести можливість виникнення мавп від людини (інволюції). Такі положення знайшли відображення в низці перекладних і російських видань як такі, що найбільш відповідають дійсності. Намагання фахівців заперечувати їх, опираючись на досягнення науки, залишаються маловідомими широкій публіці (Поиск, 1997, № 36) завдяки надмірній активності представників релігії.

У зазначеній ситуації, коли народ далекий від сучасного рівня розвитку науки, а ідеї релігії йому найближчі і сприймаються, як норма, складно що-небудь зробити швидко. Релігійний світогляд сприймається як такий, що не вимагає наукового втручання.

У ХХ ст. на разі робилися спроби примирення науки й релігії. Таку спробу, зокрема, зробив Тейяр де Шарден, про якого йтиметься у зв'язку зі становленням основних екологічних узагальнень (учасник експедиції відкриття та опису синантропа – одного з предків людини). Він визнавав еволюцію, але при цьому закликав, вивчаючи еволюцію, йти шляхом визнання і еволюції, і антиеволюції,



залежно від особистого вибору. Таким шляхом він намагався зруйнувати стіну між сферами наукового й інтуїтивного (ненаукового) пізнання життя (Поиск, 2002, № 32-33).

Дані науки не можуть бути спростованими при цьому в принципі, оскільки еволюція доведена безліччю фактів, одержаних шляхом використання комплексу різноманітних взаємодоповнювальних методів. У цьому плані вельми показові підсумки зустрічі представників Російської академії наук з діячами православної церкви в Загорську в 1997 році, де було відзначено наявність принципово різних методів, підходів і задач науки й релігії до пояснених явищ життя. Основним з них є різні вихідні положення. Учений, розглядаючи явище живої природи, виходить з позицій “я знаю” (тобто я це дослідив і одержав певні знання про явище). Теолог виходить з позиції “я вірю” (тобто на основі якогось умовиводу маю знання про явище). Отже, з’єднання позицій теологів і вчених практично неможливе.

Наведені приклади панівних еволюціоністських поглядів, які містять сучасні теоретичні узагальнення, свідчать про наступний розвиток останніх в результаті накопичення нових експериментальних даних і узагальнень теоретичного характеру, які будуть базуватися на синтезі різноманітних наук, як-то генетики, ембріології, експериментальної еволюції, еволюції екосистем та біосфери загалом. Сучасний стан цього синтезу порушує більше питань, ніж дає відповідей на них. Так, наприклад, дослідження з еволюції екосистем, за яким різні рівні живого і окремі види перетворюються разом та успішно співіснують при цьому, свідчить, що конкуренція в екосистемах не є тим єдиним потужним фактором видоутворення, як стверджують прихильники дарвінізму і СТЕ (детально – див. розділ 4).

Разом з тим, варто дуже обережно ставитися до сучасного кардинального перегляду основних теоретичних узагальнень еволюціонізму й пам’ятати, що розвиток і становлення науки (відповідно, її теоретичних узагальнень) – це низка фактичного й теоретичного матеріалу, який насамперед уточнює і розвиває існуючі загальні теоретичні узагальнення, особливо ті, що розглядають таке складне й багатогранне явище біології, як еволюція органічного світу, і тільки після цього щось кардинально змінює і відкидає.

\*\*\*

Завершуючи розгляд процесу становлення основних закономірностей еволюціонізму, слід зазначити, що до її складових на

сучасному етапі розвитку біології можна віднести: *вчення Ч. Дарвіна, синтетичну теорію еволюції і уявлення (закономірності) про еволюцію екосистем*. Це низка взаємопов'язаних узагальнень, які ґрунтуються одне на одному. Кожне з них містить еволюційні закономірності, що висвітлюють і поглиблюють розуміння еволюції органічного світу. Зазначене, на наш погляд, дозволяє об'єднати їх в єдине теоретичне узагальнення – **загальну теорію еволюції**, яка сьогодні, у зв'язку з розвитком сучасних методів дослідження живого і застосування синтетичного підходу, набуває прогресивного розвитку й подальшого становлення.

Отже, процес становлення загальної теорії еволюції дає змогу підтвердити чи зробити такі висновки:

- основні теоретичні узагальнення окремої фундаментальної галузі біології під час свого розвитку і становлення зазнають суттєвого впливу теоретичних узагальнень інших її галузей;
- тільки завдяки цьому впливу і взаємодії, часто як подолання кризи, уточнюються положення узагальнень, їх теоретичний статус зростає, що сприяє прогресу розвитку наукової біологічної думки загалом;
- виникнення криз у становленні основних теоретичних узагальнень – процес об'єктивний і передбачуваний у зв'язку з тим, що одержання принципово нових експериментальних даних призводить спочатку до виникнення певного протиріччя з існуючими узагальненнями;
- процес подолання таких криз полягає в знаходженні різноманітних синтетичних підходів (синтезу методів і результатів досліджень різних наук, може, не тільки біологічних) для пояснення явищ живої природи і як результату суттєвому уточненню й розвитку теоретичних біологічних узагальнень.

Цей процес становлення стосовно еволюціонізму, як вже було показано в історії біології, знаходиться під безпосереднім впливом інших фундаментальних біологічних галузей, і особливо екології, про що і йтиметься в розділі 4.

Розглянуті особливості генезису (розвитку) еволюційних узагальнень довели, що популяційно-видовий рівень життя існує за закономірностями, які містить генетика й еволюціонізм: загальні генетичні теорії та загальна теорія еволюції. Разом з тим, популяційно-видовий рівень крізь теоретичні узагальнення пов'язаний з наступним основним рівнем – екосистемо-біосферним (так їхні основні узагальнення мають спільну складову – уявлення про еволюцію екосистем). Отже, можна константувати, що загальна теорія еволюції має, як і загальні генетичні теорії, ширші межі застосування, ніж основні цитологічні узагальнення. Вона предста-

вляє собою теоретичний фундамент другого і третього основних рівнів життя.

Окреслений взаємозв'язок, по-перше, є ще одним підтвердженням існування певних тенденцій теоретизації в біологічній науці, він відображає методологічні принципи природознавства. По-друге, взаємозв'язок другого і третього (основних) рівнів живого, тобто відтворення в теоретичному вигляді аналогічної ситуації, що була вже доведена для клітинно-організменного і популяційного-видового рівнів, свідчить про послідовність додаткових доказів цілісності біосфери, які відображає концепція структурних рівнів живого (розділ 5). Керуючись останнім, можна зробити висновки про те, що цілісність біосфери забезпечується не тільки тісними безпосередніми взаємозв'язками і взаємовпливами її різних рівнів. Певним чином вона обумовлена й основними теоретичними узагальненнями, що відображають одночасно закономірності існування і окремого, і двох сусідніх рівнів біосфери.

З'ясування різноманітності взаємозв'язків у біосфері відображає відбиття в її організації загальних принципів побудови систем.

***Повторити прочитане і виконати такі завдання:***

1. Перечитайте ще раз матеріал посібника щодо еволюційних ідей античних учених. Вкажіть вислови, які можна розглядати як вираз цих ідей.

2. Розгляньте джерела вчення Ч. Дарвіна (рис. 22) і визначте внесок кожного з них у розробку першої складової загальної теорії еволюції, тобто із яким положенням цього вчення безпосередньо пов'язане кожне наукове досягнення.

3. Доведіть, що синтетична теорія еволюції представляє розвиток вчення Ч. Дарвіна. Вкажіть, які положення вчення Ч. Дарвіна знайшли безпосередній розвиток у синтетичній теорії еволюції, а які положення – суто СТЕ (у теорії Ч. Дарвіна вони відсутні).

4. Доведіть на основі відомостей з історії біології взаємодію загальних генетичних і еволюційної теорій у процесі їх становлення, яка свідчить про взаємозв'язки рівнів організації живого.

5. Порівняйте першу і другу кризи еволюціонізму, вкажіть риси подібності та відмінності в них. Обґрунтуйте наявність цих рис. Проаналізуйте історію генетики і зробіть висновок: наявність чи відсутність криз сприяла становленню її загальних теорій.

6. Поміркуйте і зробіть обґрунтований висновок про взаємозв'язок загальних еволюційної і клітинної теорій.

## **РОЗДІЛ 5**

# **СУЧАСНІ НАУКОВО-ТЕОРЕТИЧНІ УЗАГАЛЬНЕННЯ ПРО ВЗАЄМОДІЮ ЖИВОГО З ДОВКІЛЛЯМ – РЕЗУЛЬТАТ СИНТЕЗУ ЕВОЛЮЦІОНІЗМУ Й ЕКОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ. ПОНЯТТЯ “НООСФЕРА”**

Загальна теорія еволюції безпосередньо пов'язана з основними теоретичними узагальненнями екології. Разом з тим, вона певним чином відображає головні закономірності існування екосистемно-біосферного рівня життя. Треба зазначити, що шлях становлення теоретичних екологічних узагальнень мав як незалежні ланки, так значною мірою був пов'язаний із формуванням складових загальної теорії еволюції. І першим доказом того є історія екології та історія еволюціонізму, у яких досягнення наукової думки як сумісні трапляються доволі часто.

Потреба у формуванні екологічної культури в окремої людини і всього суспільства, зокрема, на сучасному етапі перетворилася на проблему виживання людства на Землі. Раніше ми зазначали, що зараз екологія (може, ще не як знання, а як термін) увійшла у свідомість кожного, вона перестала бути галуззю лише біології, на родинні стосунки з нею претендують і географія, і політекономія, і філософія, і увесь комплекс природничих і суспільних наук. До того ж, екологія вийшла за межі наукового поняття і стала предметом тривоги і турбот кожної держави, кожної особистості. Екологія, відповідно, торкається всіх, бо глобальна екологічна криза, якщо перетвориться на глобальну екологічну катастрофу, то не пощадить нікого.

Стале функціонування біосфери як цілісної системи забезпечує умови життя людства як однієї зі складових частин глобальної екосистеми. Нерозуміння законів функціонування екосистем різного рівня або нехтування ними спричинили сучасний кризовий стан біосфери. Уявлення про те, що екологічні проблеми зводяться лише до боротьби із забрудненнями, розробки системи екологічної безпеки неповні. Щоб вийти з екологічної кризи, необхідно пізнати і практично використати фундаментальні теоретичні узагальнення формування сталості й методів раціональної



експлуатації природних екологічних систем. Концепція біосфери (ноосфери) і сучасні екологічні закони, що безпосередньо пов'язані з нею, є саме такими узагальненнями.

Розглянемо, яким чином в історії біології відбувалося становлення основних екологічних узагальнень, які ми відносимо до *сучасної концепції біосфери (ноосфери)*.

**Екологічні ідеї за часів давніх греків.** Саме в ці часи філософів особливо цікавила будова природи загалом і взаємодія між собою її частин. Як вже зазначалося, ідея єдності й розвитку навколишнього світу, у тому числі і живої природи, була однією із центральних для більшості філософських шкіл античності. При цьому часто виходили з розуміння матеріальності світу і різноманіття його предметів та явищ. Сама різноманітність предметів і явищ розглядалася як результат поступового розвитку світу. При цьому людина не була винятком; пращури людини, на думку античних філософів, близько 4 млн років тому перейшли до колективної діяльності. Вік існування сучасних людей на Землі становив приблизно 1 млн років (що явно суперечило уявленням про його пізніє створіння). В давніх греків поширеною була ідея перетворення одних істот на інших. Разом з тим, більша частина уявлень про природу мала містичний і споглядальний характер, хоч і були намагання одержати достовірні відомості шляхом спостереження.

Найбільш цілісні уявлення давніх про світ живої природи та взаємовідношення її складових містяться в працях Аристотеля і його учня Теофаста (IV ст. до н. е.). Ці античні вчені, розглядаючи живу природу загалом, формували певне підґрунття для взаємозв'язку теоретичних еволюційних та екологічних узагальнень ще в самому їх зародку.

Наводимо стисло “екологічні” досягнення цих учених.

*Аристотель:*

1. Одним з перших дослідив тварин у зв'язку з їхнім місцем існування і дав певні екологічні відомості. Він зокрема писав: “Саме відмінності у звичках харчування вимагають одних тварин жити стадами, а інших – розселюватися. Деякі з них – хижакі, деякі – травоядні, треті їдять все. Отже, для того, щоб їм легко було добувати їжу, природа дала їм різний спосіб життя. Оскільки не всі вони люблять одну і ту ж саму їжу, а мають різні смаки, відповідно до своєї природи, то в різних хижаків спосіб життя може відрізнитися, так само, як у різних травоядних”.

2. Відокремлював тварин наземних, амфібіотичних і водних. Він класифікував за способом життя (поодинокі й суспільні, осілі, кочові й бродячі, денні й нічні); за засобами пересування (ті, що

плавають, ходять, літають, звиваються, волочаться), за характером харчування (м'ясоїдні, травоядні, всеїдні, специфічні), за “темпераментом” (добродушні, повільні, люті, боязкі, хоробрі).

3. Вказував на здатність птахів захищати свою територію: орли годують своїх пташенят доти, доки вони не починають літати, при цьому одна пара займає для полювання більший простір і не дозволяє іншим орлам мешкати поблизу.

*Теофраст:*

1. Описав природні угруповання рослин, пов'язані з певним місцем існування, типами дерев, що ростуть у гірській місцевості на різних висотах.

2. Виокремив наступні життєві форми (групи організмів, які мають подібний пристосований вигляд) рослин: дерева, кущі, напівкущі, трави.

3. Вказував на непрості взаємини між рослинами. Він писав, що всі рослини погано вживаються з плющем, лободою, деревоподібною люцерною; лавр і капуста, що ростуть поблизу виноградника, передають вину свій запах і смак.

4. Виокремив наступні екологічні угруповання рослин: водні, морські біля берега (прибережні), глибоководні прісноводні, рослини прибережних мілководних озер, рослини вологих берегів, річкових потоків і рослини боліт

5. Вказав на пристосоване значення забарвлення тварин та його зміни.

6. Окреслив напрямки наукового пошуку: необхідно з'ясувати, які частини є у всіх рослин, а які – у деяких, якщо є можливість, то необхідно провести аналогії, причому порівнювання треба здійснювати стосовно найбільш подібного та найдосконалішого (зародок сучасної фітоценології – науки про рослинні угруповання, взаємозв'язки в середині них та з іншими компонентами довкілля) [Амосов та ін., 2003].

Ще одним джерелом зародження екологічної думки, окрім праць античних філософів, були античні медицина й географія, які містили влучні описи природи, флори і фауни різних частин світу, залежності людності певних регіонів від умов існування.

Найцілісніші уявлення із цього приводу містять праці Гіппократа (засновник медицини, 460-377 р. р. до н. е.). Уже у фундаментальному зібранні його книг (понад 70) “Корпуси Гіппократа” глибоко й послідовно застосовується індивідуальний підхід: враховувати особливості як самого хворого, так і тієї природної місцевості, у якій він народився та перебуває. Звідси, одним з профілактичних і лікувальних засобів, за Гіппократом, виступає рідна природа пацієнта – клімат, вологість, повітря, земля тощо. “Щобвилікувати людину, часто достатньо повернути її на Батьківщину” [Сидоренко, 2002].

Історія становлення теоретичних екологічних узагальнень у **Середньовіччі** мала ту саму спрямованість, що і для попередніх узагальнень біології, про які йшлося, а саме релігійну: усе живе розглядалося сталим і результатом волі Творця.

**Епоха Відродження** (XVIII-XIX ст.) – це період історії біології, у якому еволюційна та екологічна наукові думки йдуть пліч-о-пліч. Так, наприклад, історія становлення екологічних узагальнень цього періоду розглядає як власне екологічні праці К. Ліннея із систематики.

Нагадуємо, що вони ґрунтувалися на таких фундаментальних засадах, як визначення ієрархії об'єктів живого (передусім таксонів); визначення нерівноцінності ознак організму, щонайменше для зручностей визначення виду; уніфікована мова опису біосистем, або бінарна номенклатура (див. розділ 3). Усе це давало змогу сформувати картину органічного світу як типологічно розчленовану, складно організовану цілісність, частини якої взаємопов'язані.

До цього періоду належить ціла низка досліджень і узагальнень еволюційного плану, більшість авторів яких ми вже назвали (див. розділ 3) і котрі, поза сумнівом, в повній мірі можна розглядати і як сходинки у становленні основних екологічних узагальнень:

- праця “Природнича історія” Ж.-Л. Бюффона, у якій він визначає природу як величезну цілісну споруду, пронизану функціональними та генетичними (історичними) зв'язками (1749–1804);

- праці П.-С. Паласа, у яких закладено основи класичного опису тварин і рослин у зв'язку з кліматичними і географічними умовами (1811–1831);

- праці Ж.-Б. Ламарка (книжка “Гідрологія”), що заклали основи концепції біосфери, показали, що зовнішні шари кори Землі створені завдяки діяльності живих істот (1802);

- “еволюційна теорія”, або гіпотеза Ж.-Б. Ламарка (1809);

- праця Олександра Фрідріха фон Гумбольдта “Космос”, де зроблена спроба охопити цілісним поглядом явища еволюційного сходження від найпростіших форм матерії до найскладніших: від людини до космічних утворів (туманностей, планетних систем тощо). Учений окреслив контури своєї метанауки, об'єктом дослідження котрої є життя як космічний феномен [Сидоренко, 2002; Аносов та інш., 2003];

- родовід тваринного царства Е. Геккеля (1874).

У період Відродження відбувається і становлення розуміння терміну “біосфера”, тобто це поняття формується в межах основних теоретичних узагальнень екології. Уперше його вживають у наукових дослідженнях для визначення гіпотетичних глобул, що нібито складають живу основу організмів. Ці уявлення пізніше не розвивалися, наприклад, у працях Ж.-Л. Бюффона, і тому втратив своє первинне значення і сам термін. Пізніше, у 1875 році, великий австрійський геолог Едуард Зюсс запропонував цей термін знову, розуміючи під ним особливу оболонку Землі, яка охоплює сукупність всіх організмів, і протиставив їй інші земні оболонки – атмосферу, гідросферу і літосферу. У фундаментальній тритомній монографії “Лік Землі” вчений вказує на взаємозв’язок уявлень про біосферу з одного боку з ідеєю цілісності життя, що розвивалася відомим патологоанатомом К. Рокітанським, з іншого – з еволюційними поглядами Ж.-Б. Ламарка і Ч. Дарвіна [Диалектика живої природи, 1993].

Отже, починаючи з праць Зюсса, *біосфера трактується як сукупність організмів, що населяють Землю*. Такого погляду дотримувалися більшість природознавців кінця ХІХ – початку ХХ ст, особливо географи й геологи.

Окремі дослідження еволюційного плану, які ми виокремили вище, обумовили формування еволюційної парадигми в екології. Її концептуальні засади були сформульовані переважно, поперше, у працях Ч. Лайєля. Суть її полягає в розробці нової методології та теорії виникнення екологічних феноменів – адаптації, доцільності прогресу тощо.

Ч. Лайєль (1797-1875) – англійський натураліст, геолог – вбачав однакові причини геологічних процесів в минулому і сьогодні (принцип уніформізму); розробив еволюційну концепцію в геології, що базувалася на уявленнях про розвиток як поступове складання дрібних змін [див. Георгієвський, 1985].

Цей вчений обґрунтував, що геологічні шари земної кори неоднорідні та відмінні один від одного. Він вважав, що види здатні змінюватися, пристосовуватися до довкілля, що ці зміни відбуваються поступово, повільно, але неминуче, що добуті властивості успадковуються тощо. Загалом ці висновки досить адекватно відображали феноменологію біогенезу (розвитку життя). Його принцип уніформізму став основним у будь-яких дослідженнях з реконструкції минулих подій [див. Сидоренко, 2002].

Вирішальне значення у становленні теоретичного поняття “біосфера” в межах відповідного узагальнення мали і праці Ч. Дарвіна, який, окрім свого головного досягнення – еволюцій-

ного вчення – мав численні дослідження суто екологічного характеру. Останні склали неабиякий внесок у становлення першої частини загальної теорії еволюції – вчення Ч. Дарвіна про роль природного добору у видоутворенні (див. розділ 3).

Екологічне значення еволюційного вчення Ч. Дарвіна, на думку Л. Сидоренко, насамперед було таке: “За теорією еволюції, ... сенс розвитку полягає не тільки в сходженні до ідеального типу організації, а й в постійному невинному пристосуванні видів до довкілля, досягненні з ним стану рівноваги. Мірилом прогресу виду постає вже не досконалість будови, а здатність виживати в конкретних умовах середовища. Зрозуміло, що цей висновок має й суто екологічний зміст” [Сидоренко, 2003].

Ч. Дарвін досліджував і конкретні екологічні питання, що спонукали його до формування багатьох тез раннього дарвінізму, які увійшли до його вчення. Перелік його праць, наведений в одному підручнику з еволюції [див. Яблоков, Юсуфов, 1981], свідчить саме про еволюційно-екологічну спрямованість його досліджень при формуванні та розвитку еволюційного вчення.

До цього переліку увійшли такі роботи видатного еволюціоніста:

- “Подорож натураліста навколо світу на кораблі “Бігль” (1839 р.);
- “Будова і розподіл коралових рифів” (1842 р.);
- “Геологічні спостереження за вулканічними островами” (1844 р.);
- “Геологічні спостереження за Південною Америкою” (1846 р.);
- “Вусоногі раки” (т. 1-2) (1851–1854 рр.);
- “Походження видів шляхом природного добору або збереження обраних порід в боротьбі за життя” (1859 р.);
- “Запилення в орхідних” (1862 р.);
- “Рух і поведінка повзучих рослин” (1865 р.);
- “Зміна свійських тварин і культурних рослин” (в 2-х т.) (1868 р.);
- “Походження людини і статевий добір” (1871 р.);
- “Вираження емоцій в людини і тварин” (1872 р.);
- “Комахоїдні рослини” (1875 р.);
- “Дія перехресного запилення і самозапилення в рослинному світі” (1876 р.);
- “Різні форми квітів в рослин одного і того ж виду (1877 р.)”;
- “Життя Еразма Дарвіна” (1879 р.);
- “Здатність до руху в рослин” (1880 р.);
- “Утворення рослинного шару ґрунту в результаті діяльності дощових черв’яків і спостереження за їх життям” (1881 р.).

Філософи-біологи, аналізуючи спрямованість праць великого еволюціоніста, відокремлюють в них **аутоекологічні** (аутоекологія – екологія особин, наука про взаємини окремого організму – особини – з довкіллям) і **синекологічні** спостереження (синекологія – наука про взаємини спільнот живих організмів – ценозів, екосистем тощо – з довкіллям та їх структурно-функціональну організацію). На думку фахівців, перша група спостережень спонукала Ч. Дарвіна до порівняння споріднених видів птахів Південної Америки та Галапагоських островів, сучасних і викопних лінивців тощо, яке стало поштовхом до розгляду ним трансформізму як однієї з передумов розробки еволюційного вчення (див. розділ 3). У процесі цих самих досліджень учений робив описи видів, що заселили ту чи іншу ділянку суходолу чи моря, і засвідчував, що доцільність будови та способу життя вказаних організмів адаптивна, конкретна й визначається умовами природного оточення. У разі зміни останнього неминуче мають настати й зміни біоти: міграція, вимирання або виникнення нових пристосувань.

Під час синекологічних досліджень, наприклад, у праці “Будова та розповсюдження коралових рифів” Ч. Дарвін аналізує надвидові системи, фактично цілісні біогеоценози. Екологічна характеристика окремих видів, що заселяють атоли, або коралові рифи (морське середовище), доповнюється думками щодо закономірностей існування їх у певній системі вищого порядку. Такий підхід є необхідним, коли довколишні зміни стосуються всього біогеоценозу. Останнє буває, зауважував Ч. Дарвін, коли атоли опускаються під воду, внаслідок чого його мешканці опиняються в зовсім іншому екологічному середовищі. У такому разі відбувається заміна одних видів на інші, які ліпше пристосовані до життя на певній глибині. Отже, змінюється вся екосистема.

Екологічні дослідження видатного еволюціоніста доповнюються цілою низкою спостережень того ж характеру, але виконаних іншими вченими XIX століття.

Назвімо лише деякі з них:

✎ натуралістичні спостереження за комахами і птахами, спостереження з зоогеографії та фауни Уралу, Прикаспію і Кавказу Едуарда Олександровича Еверсманна, відображені близько 60 праць дослідника (1797-1860);

✎ висновок польського вченого К. Глогера про географічну мі-нливність морфологічних ознак в птахів;

✎ дослідження шведського ботаніка Альфонса Декандоля (1855) географічного розповсюдження рослин;

» дослідження сезонних явищ у житті наземних хребетних Миколи Олексійовича Северцева (1855);

» дослідження із зоогеографії, що пояснювали характер розпо-всюдження тварин залежно від впливу світла, тепла, харчування та інших факторів середовища австрійського вченого Л. Шмарда [див. Георгієвський, 1985; Аносов та ін., 2003].

Усі факти з історії біології, що наведені вище, свідчать, що епоха Відродження, як і античні часи, характеризується тісною взаємодією еволюціонізму та екологічного напрямку у природознавстві. На етапі виникнення вчення Ч. Дарвіна екологічні дослідження стали однією з провідних передумов формування цього вагомого узагальнення біології, воно, у свою чергу, було однією з передумов виникнення еволюційної парадигми в екології.

Взаємозв'язок процесу становлення концепції біосфери (історично першого основного теоретичного узагальнення екології) та інших теоретичних екологічних узагальнень триває і пізніше, але в цьому випадку вчення про природний добір стає фундаментальним теоретичним узагальненням, на якому ґрунтується не тільки екологія XIX-XX століть, але й сучасна наука про взаємодію живого з довкіллям.

Отже, у другій половині XIX ст. складаються уявлення про живу природу Землі як єдине планетарне явище, що має складну структуру (складно диференційовану) за кліматичними зонами. Для характеристики шляхів взаємодії живої природи із середовищем відокремлюється галузь біологічного знання “екологія” [Юсуфов, Магомедова, 2003]. Саме останній факт, на думку Е. Геккеля, став одним з вирішальних у другій половині XIX століття, з одного боку, для розвитку і поширення вчення Ч. Дарвіна, з іншого – для розгортання широкомасштабних експериментальних досліджень з екології [Георгієвський, 1985].

Сама логіка дарвінізму, основу якої складало положення про протиріччя між тенденцією організмів до необмеженого розмноження і обмеженнями засобів життя та пов'язаною із цим обов'язковістю боротьби за існування, вимагала дослідження цих факторів (див. розділ 3).

Е. Геккель у своїй праці “Природна історія світотворення” (1868) визначив **екологію як вивчення складних відношень**, які Дарвін називає умовами, **що породжують боротьбу за існування**. Певно, тому в 20-30-х роках XIX століття історики біології розглядають процес взаємодії еволюціонізму і екології як синтез цих двох дисциплін, основним об'єктом якого і стала боротьба за існування. У той час чітко видокремилися три напрямки та-

ких досліджень: експериментальний, математично-експериментальний і узагальнення польових спостережень [Аносов та ін., 2003].

Для усвідомлення змісту кожного з них наведемо приклади цих досліджень.

#### **Експериментальний**

∞ вплив конкуренції на перетворення змішаних посівів культу-рних рослин;

∞ результати боротьби за існування між організмами однієї та різних ліній кульбаби й овсяниці в різних умовах посівів.

#### **Математично-експериментальний**

∞ боротьба за існування в середині одного і між різними вида-ми інфузорій з урахуванням коливань чисельності організмів.

#### **Узагальнення польових спостережень**

∞ спостереження за коливаннями чисельності популяцій в при-роді (з статистичною обробкою даних).

За першими двома напрямками проводилися спеціально ор-ганізовані дослідження, за останнім – спостереження в природі.

Відокремлення екології як самостійної фундаментальної га-лузі біології сприяло наступному розвитку теоретичного поняття “біосфера”, яке в 1926 році, завдяки працям видатного природоз-навця й філософа Володимира Івановича Вернадського зумовило виникнення “концепції біосфери” В. Вернадського. Створення цього фундаментального екологічного узагальнення, його розро-бка і становлення – ще одна сходинка в історії біології, яка свід-чить про нерозривний, тісний взаємозв’язок загальної теорії ево-люції з основними теоретичними узагальненнями екології. Зазна-чені два узагальнення біології настільки переплетені, що можуть розглядатися як єдине ціле. Стисло висвітливо сутність “концеп-ції біосфери” за В. Вернадським, зміст якої найповніше містить його класична монографія “Біосфера” і праці, видані після його смерті.

**Під біосферою В. Вернадський розуміє сферу поширення життя, яка охоплює поряд з організмами і середовище їх існу-вання.** Том у до біосфери вчений відносив частини простору лі-тосфери, гідросфери й атмосфери, де існує або коли-небудь існу-вало життя, тобто де є організми або продукти їх життєдіяльнос-ті.

Серед властивостей біосфери В. Вернадський виокремлював такі:



- Біосфера – це централізована система. Центральною її ланкою є всі живі організми (жива речовина), у тому числі й людина.

- Біосфера – це відкрита система. Її існування немислиме без надходження енергії ззовні, насамперед – від Сонця.

- Біосфера – це саморегулююча система. Ця властивість називається гомеостазом біосфери, який розуміють як здатність гасити збурення, що виникають, і приходити до вихідного стану завдяки включенню певної послідовності механізмів.

- Біосфера – це система, що характеризується великим різноманіттям, що підвищує її сталість за рахунок дублювання функцій.

- Біосфера забезпечена механізмами колообігу речовин, які гарантують невичерпність окремих її хімічних сполук.

Основну сутність поглядів В. Вернадського наведено в збірці наукових праць “Діалектика живої природи”. Вони відображені в таких тезах.

В. Вернадський уперше створив вчення про геологічну роль живих організмів, показав, що діяльність живих істот є головним фактором перетворення земної кори. Ідеї вченого у повній мірі були оцінені лише в другій половині ХХ ст., з виникненням концепції екосистем.

Основною ідеєю біогеохімічного методу В. Вернадського є вивчення біосферних процесів з точки зору життя атомів. Виникненню біогеохімії передувало створення геохімії. Остання вивчає історію атомів земної кори, їх генетичні співвідношення, їх розділення і рух у просторі та часі. Наголошуючи на домінуючій ролі процесу перетворення живої речовини на неживу, Вернадський розширив межі геохімії, включив в неї ряд нових емпіричних узагальнень, що стосуються живої речовини, і заснував нову науку – біогеохімію. Остання розглядає живе й неживе як єдиний комплекс. Тому і вивчення живого окремо від неживого для біогеохімії означало б односторонній підхід до вивчення як природи в цілому, так і самого органічного світу. Біогеохімія вбачає специфіку живого не в законах, що характеризують живе як відокремлене від неорганічної природи тіло, а в тому, як жива речовина перетворює неживу речовину планети.

В. Вернадський постійно наголошував, що в біогеохімії ми маємо справу із живою речовиною, а не з живою істотою, індивідом, як у біології.

Біогеохімія є синтезом біологічних, геологічних і хімічних знань, які дозволяють на біологічне подивитися очима хіміка й геолога, а на хімічне – очима біолога й геолога, а на геологічне – одночасно очима біолога й хіміка. При такому підході біотичне, хімі-

чне і геологічне виступають як різні аспекти вияву одного і того ж природного утворення – біосферних систем.

В. Вернадський розглядав біосферу та її системи як результат довготривалого історичного впливу живого на неживе. При цьому він підкреслював вагомий вплив живої речовини на зміну вигляду Землі. Зрозуміло, що він змінювався і внаслідок абіогенних причин, наприклад, трансгресії та регресії моря (наступ і відступ моря на сушу), переміщення материків, вулканічної діяльності тощо.

Проблема виникнення біосфери вперше була поставлена саме В. Вернадським. До його робіт обговорювалося вужче питання: як виникли і розвивалися організми. Але організми невід'ємні від абіотичного середовища, тому необхідно говорити про походження не тільки організмів, але й біосфери загалом. На думку Вернадського, життя виникло не з якого-небудь одного виду організмів, а як сукупність різноманітних видів, тобто у формі примітивного біоценозу.

Виникнення біосфери є результатом і одним з окремих випадків довготривалого, нерівномірного й різноманітного розвитку матерії, у процесі якого ускладнюється біотичний кругообіг. Його специфіка обумовлена особливостями формування цього колооберту в умовах неживої природи з притаманною їй сукупністю космічних, геохімічних і геофізичних факторів. Том у земне життя не може існувати поза умовами Землі, що породили його.

Фактори, що обумовили закономірності еволюції біосфери, поділяються на три групи: абіогенні, біосферні й біотичні. Розглядаючи вплив цих груп факторів у становленні біосфери, вчені висловлюють припущення про контури зворотних зв'язків. У результаті своєї життєдіяльності організми постійно змінюють атмосферу, гідросферу і верхній шар літосфери; ці зміни відповідно обумовлюють напрямок еволюційних перетворень біотичних видів. Так, наприклад, виникнення фотосинтезу привело до докорінного перетворення середовища існування – відновлена атмосфера перетворилася на окислену, з'явився озоновий екран. Цей грандіозний стрибок в еволюції живого спричинив фундаментальні перебудови органічного світу. Уперше виникла велика кількість анаеробних видів, почали розвиватися аеробні форми, з'явилася можливість завоювання суші живими істотами. Життя стало регулятором газового складу атмосфери, зокрема регулятором балансу кисню й вуглецю.

Отже, перебудова біосфери відбувається не тільки в результаті дії абіогенних факторів (космічних і геологічних), але і внаслідок внутрішніх процесів розвитку самої біосфери як протиріччя єдності біотичного й абіотичного. Космічні та геологічні фактори обумовили виникнення біосфери і можливість її довгого розвитку, внутрішньобіосферні фактори обумовили її цілісність, відносну сталість. Але специфіка біосфери як особливої оболонки Землі визначається біотичними факторами.

У результаті аналізу ролі біотичних факторів у еволюції В. Вернадський дійшов висновку про їх провідне значення протягом мільярдів років. Учений із цього приводу писав: “На земній поверхні немає хімічної сили більш постійно діючої, а тому і більш могутньої за своїми наслідками, ніж живі організми, що взяті в цілому”.

В. Вернадський, опираючись на еволюційну теорію, у наведеному вислові мав на увазі таке. Зміна абіотичної складової біосфери, яка обумовлює перетворення в більшості організмів, є неминучим наслідком самого життя: організми за допомогою мінливості та природного добору вимушені були пристосовуватися до наслідків власної життєдіяльності. Процеси життя – це суперечлива єдність необхідного й випадкового. Необхідність забезпечує передачу накопиченої інформації і, відповідно, збереження досягнутого. Але, виходячи з того що результати життєдіяльності й абіотичних причин змінюють середовище, закони, що об’єктивно існують, вступають у протиріччя з реальністю. Випадковість, що виражається у мінливості, створює передумови для вирішення протиріччя шляхом формування нових органічних форм і їх угруповань.

Отже, концепція біосфери поглиблює розуміння цілісності органічного світу, пов’язуючи його еволюцію з еволюцією біосфери та її систем. За Вернадським, біосфера тісно контактує з іншими оболонками Землі (рис. 23).

Загалом концепцію біосфери В. Вернадського можна звести до таких доволі зрозумілих положень:

1. Життя є неминучим наслідком світового еволюційного процесу, будь-які теорії випадкового зародження життя не витримують критики.

2. Виникнення Землі як космічного тіла і поява на ній життя відбулися практично одночасно, сліди життя виявляються в найглибших геологічних шарах.

3. Наша планета і космос є єдиною системою, у якій життя пов’язує всі процеси в єдине ціле.

4. Кількість живої речовини на Землі є величиною постійною, тобто увесь час з початку існування Землі в кругообіг життя була залучена така ж кількість цієї речовини, що й сьогодні.

5. Життя є головною геологічною силою на планеті (ані вулканізм, ані процеси вивітрювання не визначають вигляд планети; її ландшафти, хімізм океану, структура атмосфери тощо – це породження життя).

6. Людина є неминучим наслідком еволюції планети, на неї покладена певна роль.

7. Зараз саме людина перетворюється на головну геологічну силу планети.

8. У майбутньому розвиток біосфери і суспільства стане нерозривним, і біосфера перейде у новий стан – ноосферу (сферу розуму).

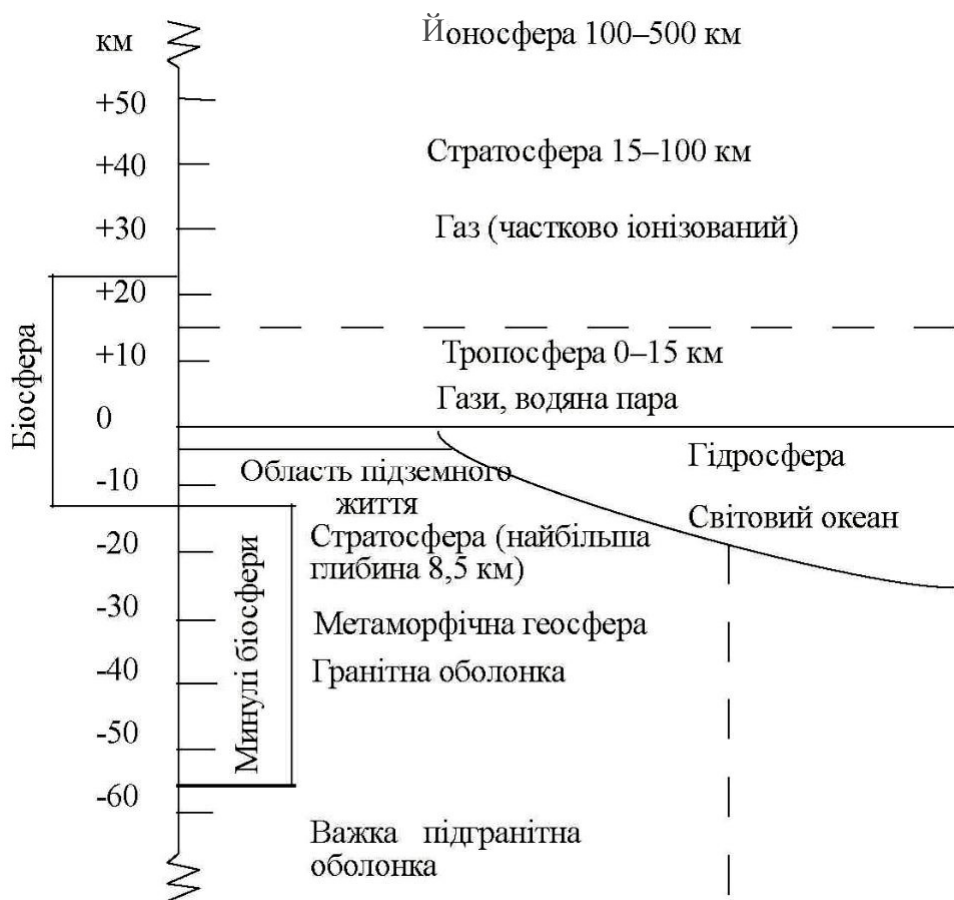


Рис. 23. Біосфера та інші геосфери Землі, за В. Вернадським (за Голубцем, 1982)

Отже, за В. Вернадським, під ноосферою розуміємо такий стан взаємин людини і природи, за якого розвиток планети буде підкорений силі, що керується Розумом Людини і в інтересах Людини.

Подальший розвиток концепції біосфери відображений у низці досліджень і узагальнень 40-60-х років ХХ століття, головними з яких були:

- а) вивчення особливостей життєдіяльності організмів різних зон і фітоценозів;
- б) експериментальні дослідження з проблеми дії факторів довкілля у зв'язку з пристосуванням організмів;
- в) гідробіологічні дослідження;
- г) вивчення структури угруповань;
- г) формування концепції біоценозу радянським екологом В. Сукачовим;

д) формування концепції екосистеми англійським ботаніком А. Тенслі.

Але найбільш послідовним розвитком концепції біосфери був шлях перетворення її на концепцію біосфери і ноосфери (В. Вернадський, 1932). Засновник космічних уявлень про біосферу передбачав, що у психозойну еру, еру Розуму з'явиться новий геохімічний фактор капітальної важливості, який обумовить перехід біосфери в ноосферу. Визначення останнього поняття, що вже наведено нами вище, автор цього терміну, друг В. Вернадського, палеонтолог Тейяр де Шарден формулював дещо інакше. Він писав, що гармонійна єдність свідомості еквівалентна надсвідомості. Земля не тільки вкривається міриадами крупинок думки, але обвивається єдиною мисленневою оболонкою. **Ноосфера, за Шарденом, це особливий етап еволюції, на якому людський розум, котрий злився з біосферою в єдине ціле, народить особливу якість – надсвідомість, що знаменує собою “прорив” у саморозумінні планетою себе як особистості** [Аносов та ін., 2003].

На сучасному етапі становлення концепції біосфери і ноосфери необхідно дати визначення двом поняттям, які пов'язані зі структурою біосфери. Це поняття “біогеоценоз” і “екосистема”. Видатний радянський вчений В. Сукачов у 1944 році визначає поняття біогеоценоз “як ділянку Землі, де біоценоз і відповідні йому частини атмосфери, літосфери, гідросфери і педосфери залишаються однорідними і взаємодіють одна з одною таким чином, що утворюють єдиний комплекс” [Аносов та ін., 2003].

**Екосистемами (А. Тенслі, 1935) вважаються безрозмірні стійкі системи живих та неживих компонентів, в яких здійснюється зовнішній та внутрішній кругообіг речовин та енергії.** В. Сукачов не вважав ці два поняття синонімами. Водночас, виходячи з їх визначень, можна припустити їх родинність, більш того, поняття “екосистема” можна розглядати як більш загальне (родове) по відношенню до першого поняття. Саме, можливо, з цих міркувань ще у 1959 році на симпозіумі з уніфікації основних понять екології, що працював у межах ІХ Міжнародного ботанічного конгресу (в Канаді), була визначена їх рівнозначність [Сидоренко, 2002].

Наукова література містить схему будови природної екосистеми (рис. 24).

Необхідно наголосити на тому, що В. Вернадський не вживав понять біогеоценоз чи екологічна система. Але риси біосфери, за Вернадським, дали підставу його послідовникам кваліфікувати

біосферу як глобальну екосистему. Так, Ю. Одум вважає біосферу найбільшою й найближчою до ідеалу самозабезпечення біотичну систему і називає її “екосферою”. Він визначає екосферу як саморегульовану систему, здатну створювати й підтримувати високий ступінь внутрішньої упорядкованості, тобто стан з низькою ентропією [Одум, 1975].

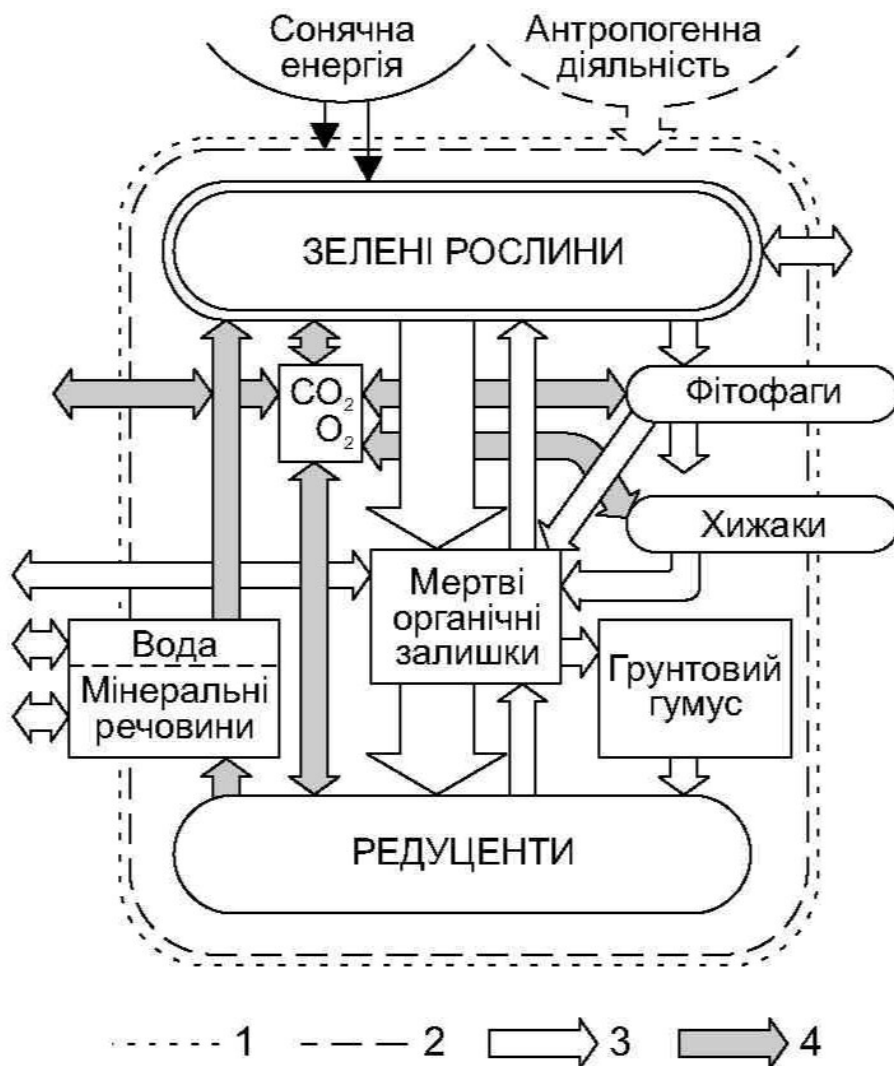


Рис. 24. Схема будови природної екосистеми, доповнена показниками впливу на неї господарської діяльності людини: 1 – межа екосистеми, 2 – обсяг антропогенного (людського) впливу на екосистему; 3 – канали руху органічної речовини; 4 – канали руху мінеральних речовин (за Голубцем, 1982).

Визначаючи специфічні характеристики біосфери як глобальної екосистеми, у сучасній науковій літературі фахівці називають такі її риси, які можна, на наш погляд, розглядати як розвиток положень концепції біосфери й ноосфери, окреслені В. Вернадським. Так, М. Голубець, провідний український еколог су-

часності, у своїй праці “Від біосфери до соціосфери” формулює їх так:

- Біосфера є унікальна, незмінна і неповторна біотична система. Інші екосистеми є взаємозамінними.
- Біосфера відрізняється від інших екосистем практично нескінченною тривалістю існування. Час існування інших екосистем визначається тривалістю від декількох місяців до сотень і кількох тисяч років. Для біогеоценозів – від тисяч до мільйонів років.
- Біосфера зберігає безмежно великий запас генетичної інформації, який накопичувався мільярди років, унаслідок чого ця інформація є практично невичерпною. Генетична пам’ять біосфери – це інтегральна пам’ять всіх екосистем Землі.
- Біосфера є найдосконалішою саморегульованою системою з найповнішими механізмами захисту від руйнівного зовнішнього впливу. У процесі еволюції органічного світу в ній виробився не лише ефективний механізм синтезу органічних речовин за рахунок використання сонячної енергії, а й накопичення в атмосфері вільного кисню, формування озонового екрану як одного з найважливіших засобів захисту живого в біосфері.
- На відміну від малих екосистем, біосфера характеризується величезними запасами вільної енергії, не лише тієї, що є інтегрованою вільною енергією сучасних підпорядкованих їй екосистем, а й вільної енергії, накопиченої екосистемами минулих епох.
- Біосфера вирізняється величезним різноманіттям життєвих форм, видів, внутрішньовидових структур і екосистем, просторовою і функціональною асиметрією, потужними механізмами самозбереження, прогресивного саморозвитку, постійним зростанням організованості та неентропійності.
- Якщо окремі типи екосистем були середовищем виникнення та розвитку приматів, у тому числі людиноподібних і предків людини, то біосфера загалом стала колицкою людини (*Homo sapiens*), людського роду .

Отже, розуміння унікальності біосфери як глобальної екосистеми суттєво загострює проблему її збереження.

На основі концепції біосфери, в 1971 році Б. Коммонером були сформульовані чотири **основні закони екології**:

1. *Усе пов’язане зі всім*: будь-яка невелика зміна залишає необхідно і впливає на всі процеси, які відбуваються в живій речовині. Навіть найменша кількість введеної у біосферу чужорідної речовини проникає у всі її частини, неминуче накопичується і

отруює живі організми, взаємодіє з іншими сполученнями, призводить до утворення токсинів.

2. *Усе повинне кудись діватися*: маса живої речовини – одна з констант планети, тому зміни в одному місці зумовлюють відповідну реакцію в іншому. У біосфері немає залишкової енергії, яку можна використати без наслідків, і кожна одиниця енергії, використана людиною, повинна бути відновлена і повернена біосфері.

3. *Природа “знає” краще*: у неї можна навчитися керівництву популяціями й екосистемами. Екологічно безграмотною необхідно визнати хімічну боротьбу зі шкідниками і хворобами, неконтрольоване застосування добрив.

4. *Ніщо не дається дарма*: знищуючи один вид, ми викликаємо компенсаторні процеси серед близьких до нього форм. Створення монокультури супроводжується неминучими наслідками – збільшенням чисельності шкідливих і хворих організмів. Виробництво має співіснувати з природою, вписуватися в її енергетику. “Сітка” життя цілісна, ієрархія жорстка. Глобальна екосистема – це єдине ціле, у межах якого ніщо не може бути виграно або втрачено, не може бути об’єктом поліпшення загалом [Одум, 1975; Сидоренко, 2002].

З урахуванням фундаментальності біосферного (ноосферного) мислення Микола Володимирович Тимофєєв-Ресовський (видатний генетик і еволюціоніст) сформулював і поставив задачу вивчення проблеми “Біосфера і Людство”, а також охорони біосфери, опираючись на концепції біосфери і біогеоценозу [див. Тюрюканов та ін., 1996].

Отже, після концепції біосфери (ноосфери) В. Вернадського, виходячи з історії біології, наступними основними узагальненнями екології стали концепції біоценозу й екосистеми, які дали змогу розглянути біосферу як глобальну (унікальну) екосистему.

Однією з найважливіших задач сучасної біології, передусім еволюціонізму та екології, є вивчення “недарвінівської еволюції”, про яку вже йшлося (див. розділ 3). Екологія окреслену проблему розглядає з позицій закономірностей еволюції екосистем, походження кооперації організмів в угрупованнях. Ми вже наголошу-



*Микола Тимофєєв-Ресовський (1880–1967)*



вали на тому, що ці питання в класичних складових загальної теорії еволюції розроблені недостатньо, фахівці вважають, що суттєві досягнення можуть мати місце за умови синтезу, інтеграції еволюційних та екологічних досліджень у єдине ціле.

Панівні уявлення про виживання і пристосування організмів не знаходять повного підтвердження стосовно угруповань (екосистем), у яких всі цикли біогенних елементів замкнуті. Кооперативні взаємодії видів, а нежорстока боротьба за існування в угрупованнях є найголовнішим фактором їх розвитку.

Розглянемо цей аспект докладніше з таких причин. По-перше, він відображає сучасний стан розвитку науки про взаємодію живого з довкіллям. По-друге, вирішення цієї проблеми відображає (уже не вперше) тісний взаємозв'язок розвитку загальної теорії еволюції та основних узагальнень екології. По-третє, підтримання природної екологічної рівноваги біосфери як грандіозного біогеохімічного “ринку”, на якому “продаються” і “купаються” вода, кисень, вуглекислий газ, біогенні елементи харчування, забруднювачі тощо, є найсучаснішою проблемою, обумовленою загрозою глобальної екологічної катастрофи на Землі.

Останнє свідчить про те, що екологічної рівноваги біосфери на сучасному етапі ми не досягли. “Жива шкіра Землі” вражена господарською діяльністю людини. Під впливом парникового ефекту теплішає клімат, забруднюється атмосфера, з якої випадають кислотні дощі й осідають солі важких металів, руйнується озоновий екран, забруднюється океан. І як підсумок всього цього – катастрофічно руйнуються ґрунти: знижується їх біологічне різноманіття.

Отже, ознайомлення з проблемою екологічної реальності, механізмами, що її забезпечують, є обов'язковим для розуміння розвитку не тільки екологічної, але й біологічної наукової думки загалом. Саме ця проблема є одним з головних аспектів формування уявлень про *закономірності еволюції екосистем* – останнього найсучаснішого узагальнення з екології і складової загальної теорії еволюції.

Розглянемо детальніше сучасний стан розробки цих уявлень відповідно до вирішення проблеми екологічної реальності, яка розглядається з позицій екологічної рівноваги в природних екосистемах, що обумовлює рівновагу і в глобальній екосистемі – біосфері.

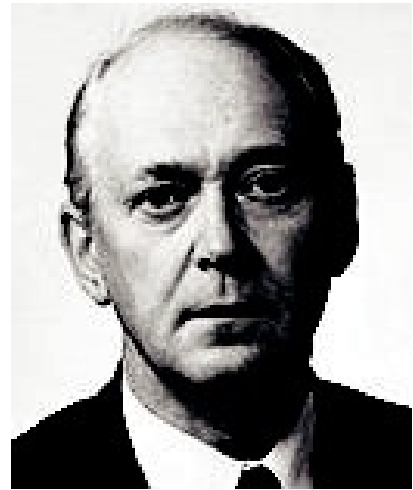
Відомо, що в такій екосистемі біоти – це насамперед складна сітка взаємодії організмів один з одним і з середовищем. Такі взаємозв'язки бувають горизонтальними (у межах одного трофічно-

го рівня) і вертикальними (у межах різних рівнів). Механізм таких взаємин може бути двох видів: **сигнальний**, або **інформаційний** (“несмачне” забарвлення жертви, наприклад), і **матеріальний**, тобто в процесі харчування. Останній відіграє суттєву роль у підтриманні екологічної рівноваги (ER), особливо мутуалізм і комменсалізм [див. Міркін, Наумова, 1998].

*Георгій Заварзін  
(н. 1933)*

Суттєве значення в ER екосистемі має система противажелів, що формується за рахунок зворотних зв'язків і врівноважує антагоністичні стосунки, а це дає змогу співіснувати безлічі видів у екосистемі. Якщо таких противажелів не було б, то в результаті конкуренції на кожному трофічному рівні переважав би один вид, популяція якого знищувалася б хижаками наступного трофічного рівня або паразитами. Але в природі цього не відбувається, і в екосистемах існують разом десятки, сотні й навіть тисячі видів. Отже, один з провідних “дарвінівських” факторів еволюції – конкуренція – якщо б не був би обмежений у екосистемах, призводив би до того, що види з однаковими потребами співіснувати не могли б і завдяки цьому більш слабкий вид гинув би.

Висвітлюючи погляди Георгія Олександровича Заварзіна – видатного сучасного російського еволюціоніста, фахівці звертають увагу на певне протиріччя, яке виникає між процесами видоутворення й еволюцією екосистем. Саме воно і стосується ролі конкуренції в цих процесах: *механізм виживання видів в середині екосистем, як загалом і самої еволюції, не в рівні ускладнення організації живих істот, а в конкуренції щодо харчових ресурсів* [див. Гутіна, 1997].



Отже, з позицій закономірностей еволюції екосистем (систем “організм + середовище”), традиційні уявлення про еволюцію органічного світу як зміну (ускладнення або спрощення) структурної та фізіолого-хімічної організації не є правильними. Ця складова загальної теорії еволюції, що одночасно і є екологічним узагальненням, розглядає певні механізми пом’якшення конкуренції, які існують у живій природі й забезпечують співіснування різних видів у одній екосистемі (явище, що суперечить уявленням про конкуренцію, за Дарвіном).

Нагадаємо, що конкуренція – це змагання за споживання ресурсу, якого недостатньо. Екологи розрізняють внутрішньовидову й міжвидову конкуренцію. Симетричну й асиметричну, тобто з приблизно рівними або зовсім нерівними конкурентними можливостями партнерів. Існує кілька способів пом'якшення конкуренції [див. Гутіна, 1997]:

**1. Регулювання чисельності популяції через смертність** (внутрішньовидова конкуренція). Так, у лісових популяціях дерев з віком зменшується чисельність організмів до тієї густини, що забезпечує мінімальну конкуренцію. У тварин густина популяції знижується внаслідок розосередження особин у просторі. Рослини-однолітки зменшують тиск конкуренції в результаті зменшення розмірів особин.

**2. Об'єднання в екосистемі видів з різними потребами в ресурсах і різними “графіками роботи”** – денними, сезонними і річними біологічними ритмами. Щоб розійтися по екологічних нішах, організми різноманітних видів повинні відрізнитися один від одного. У процесі еволюції відбувається підвищення різниці (неподібності) видів одного трофічного рівня. У тварин це досягається, наприклад, за рахунок різноманіття раціонів харчування, різних мисливських наділів, різних помешкань і різних сезонних, навіть добових циклів активності. Отже, щоб зайняти різноманітні екологічні ніші, у тварин набагато більше можливостей, ніж у рослин.

Але в останніх, що мають один тип харчування, займання ними різних екологічних ніш відбувається здебільшого внаслідок різного розташування кореневої системи в ґрунті, різного ставлення до світла, вмісту азоту в ґрунті тощо.

Ніші різних видів значно перекриваються, але можуть існувати в одних і тих самих умовах (рис. 25). Більш того, можлива ситуація, коли в одній ніші тривалий час співіснують особини кількох видів під впливом факторів, які суттєво послаблюють їх конкуренцію.

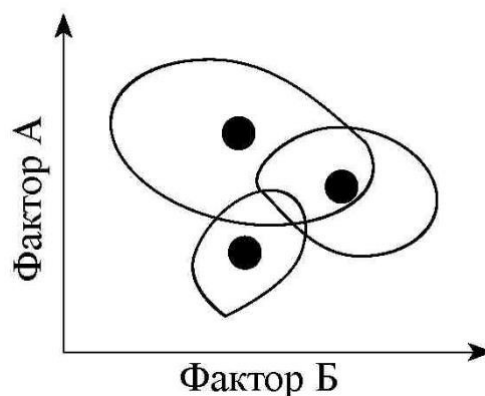


Рис. 25. Схематичне зображення положення екологічних ніш трьох видів в осях двох факторів. Екологічні оптимуми видів – замальовані крапки. Ніші видів перекриті, але їхні оптимуми – розімкнуті (за Міркіним, Наумовим, 1998)

Зафіксовані приклади взаємодопомоги в тварин і рослин. Між іншим, такі стосунки мають тимчасовий характер і змінюються конкуренцією, наприклад, у рослин-нянбок”. Так, юні кактуси можуть нормально розвиватися тільки в затишку, що створюється саме такими рослинами з родини айстрових та губоцвітих. Це пов’язано з особливостями фотосинтезу перших: запасуючи вуглекислий газ вночі, вони під час денної спеки фотосинтезують із закритими продихами. Це дає змогу зекономити вологу, але спричиняє перегрів. Після того як кактуси підрастають, їм не тільки не потрібна допомога “нянь”, вони вступають із цими нянями в конкуренцію за ресурси. Отже, природа відпрацювала найрізноманітні способи відхилення від конкуренції, які перетворюють її з потенційно деструктивною у творчу силу, що підтримує екологічну рівновагу в екосистемі.

На особливу увагу заслуговують механізми пом’якшення конкуренції у стосунках типу “хижак-жертва”. Це основний тип вертикальних взаємовідносин в екосистемі, за яких речовина й енергія передаються по харчових ланцюгах. До цього типу відносять взаємини рослин і фітофагів, зоофагів та їхніх жертв. Але кожен з типів має свою специфіку. Так, наприклад, у стосунках “рослина – фітофаг” послаблення інтенсивності поїдання фітофагами може здійснюватися біохімічним шляхом:

∞ утворення рослинами токсичних речовин (ціанідів), при цьому рослини можуть “розмовляти”, а поїдання однієї особини популяції викликає виділення в атмосферу сигнальних речовин, які посилюють синтез ціанідів у інших рослин, котрі ще не стали їжею фітофагів;

∞ накопичення рослинами у своїх тканинах речовин, що спричиняють формування потворності комах і призводять до зниження їх плодючості тощо.

Загалом у зазначеному типі взаємин простежується закономірність: що рослина швидше росте і, відповідно, що кращі умови для її росту, то її швидше з’їдають, і навпаки. Це дозволяє рослинам, яких швидко поїдають, зберігатися і навіть домінувати в екосистемах.

Взаємини “жертва–тварина–зоофаг” теж мають багато механізмів, що забезпечують пом’якшення конкуренції в екосистемі й забезпечення, як наслідок, збереження популяції обох партнерів. Прикладом таких механізмів є висока ймовірність утечі від хижака; у цьому випадку підвищується рухливість і жертви, і хижака; набуття захисного забарвлення; можливості активної оборони жертви, часто колегіальної (птахи-жертви можуть разом відігнати хижак-шуліку); наявність спеціальних схованок, де жертва може сховатися від хижака.

Незважаючи на різноманіття механізмів, що пом’якшують конкурентні взаємини популяцій, які займають різні трофічні рівні в екосистемі, вони, як правило, недостатні, щоб забезпечити в ній повну екологічну рівновагу. В основному ця рівновага забезпечу-

ється за рахунок регулювання не двох, а трьох ланок харчового ланцюга, коли середня з них (фітофаги або дрібні плодоїдні) регулюється згори і донизу. Наприклад, як правило, екосистема руйнується оленями й козами (середня ланка) за відсутності хижаків, що поїдають цих тварин (верхня ланка харчового ланцюга).

Людина повинна пам'ятати, що під час експлуатації різноманітних екосистем у своїй господарській діяльності вона виконує роль не хижака, а тому повинна за допомогою розрахунку визначити ту частку популяції (жертв), яку вона може використати без ризику зруйнувати її екологічну рівновагу (наприклад, максимально припустимий врожай або обсяги ліцензій для мисливства).

Суттєве значення мають знання про взаємодію хижак–жертва при розробці біометодів захисту рослин. Так, наприклад, в історії США добре відома ситуація, у якій завезена з Австралії божа корівка родолія поставила під контроль об'єм популяції черв'яка, шкідника цитрусових, що також був завезений з Австралії. Його попереднє неконтрольоване розмноження поставило під загрозу повного знищення плантації апельсинів у Америці.

Ще один приклад. Під час організації системи корисних симбіонтних зв'язків у агросистемі (штучні екосистеми) контролювати чисельність популяції фітофагів можна без пестицидів, лише завдяки забезпеченню великого різноманіття хижих комах і птахів, що здійснюють цей контроль природним шляхом.

Аналізуючи процес становлення основних екологічних узагальнень, обумовлений взаємовпливом загальної теорії еволюції, можна дійти до парадоксального висновку: інтенсивний розвиток досліджень з проблем еволюції екосистем спричинив кризовий стан в еволюціонізмі. Отже, як уже зазначено, (див. попередні розділи) накопичення фактичної інформації про явище живого за допомогою різноманітних методів дослідження сприяє виникненню протиріч між ними і вже існуючими теоретичними узагальненнями. Розгортання другої кризи в сучасному еволюціонізмі – це ознака його розвитку й подолання, певно, у застосуванні (укотре!) синтетичного підходу, передусім – у щільній інтеграції еволюційних й екологічних досліджень, результатом чого буде встановлення закономірностей, які суттєво конкретизують і роз'яснять суперечності між закономірностями еволюції екосистем і складовими загальної теорії еволюції – вченням Ч. Дарвіна і СТЕ.

Фактичні сучасні відомості про особливості еволюції екосистем дають підґрунтя для намагань повністю відкинути певними вченими всі попередні складові загальної теорії еволюції, що бу-

ли розглянуті нами, трактувати їх як помилкові. Аналіз історії становлення цього головного узагальнення біології свідчить про те, що такі намагання не сприяють прогресивному розвитку не тільки еволюціонізму й екології, але й усієї науки про життя. Так, Олексій Сергійович Северцев – провідний сучасний російський учений з теорії природного добору, еволюції онтогенезу, функціональної еволюції – із цього приводу зазначає таке. Виходячи з синтезу сучасних досягнень з проблеми еволюції екосистем, варто відкидати закономірності видоутворення, що встановлені Ч. Дарвіном і розвинуті його послідовниками. Складність ви-вчення еволюції екосистем обумовлена багатьма причинами: тривалістю їх існування, яка відповідає тривалості існування ви-дів, що складають цю екосистему; сталістю макроорганізації; три основні трофічні рівні (продуценти, консументи і редуценти) сформувалися на ранніх етапах еволюції біосфери тощо.

Той самий науковець свідчить: незважаючи на те, що проблема еволюції екосистем почала розроблятися на початку ХХ ст., у науковій літературі кінця цього століття сформувався повний спектр суджень: від заперечення існування специфічних закономірностей еволюції цих систем до судження про те, що саме перенос генів з плазмідами, або “поміркованими” вірусами, формує єдиний генофонд біосфери, яка еволюціонує як єдине ціле. Як при цьому зберігається видова специфічність компонентів біосфери, автор останньої гіпотези не пояснює.

Наведені вище висновки про особливості існування екосистем, що базуються на сучасній концепції біосфери, вимагають від учених подальшого осмислення фактів еволюції, узгодження нових підходів (нових складових як екологічних, так і еволюційних узагальнень) з тими, що вже існують у науці і вже носять статус концепцій і теорій.

Як вже було не один раз в біологічній науці, (наприклад, мутаційна теорія де Фріза, яка в момент виникнення суперечила дарвінізму), виникнення нових даних і на їх основі теоретичних узагальнень тільки на перший погляд відкидає класичні (тобто панівні) узагальнення. Мине час – і ці новації не просто узгодяться з існуючими. Вони суттєво їх уточнять, розширяють і, таким чином, повніше висвітлять закономірності не тільки існування екосистем, але і еволюційного процесу загалом.

Підтвердження свого висновку ми знаходимо в О. Северцева, який пропонує власний варіант розв’язання протиріччя. Він розглядає можливість існування в екосистемах двох механізмів еволюційних перетворень: екогенетичного (тобто власне екосистем-

ного) і спеціогенетичного, або механізму видоутворення [див. Сєвєрцев, 2005].

Під першим фахівці розуміють входження нових видів, випадання видів зі структури екосистеми або зміну домінуючих видів у екосистемі. Подібні екогенетичні розбудови не менш важливі, ніж спеціогенез, і можуть відбуватися достатньо швидко, зберігаючись вже в геологічному часі. При цьому необхідно взяти до уваги, що абіотичні умови є обмежувачем, який створює можливість для біологічної перебудови або навпаки її не допускає [див. Жеріхін, 1997].

Інший шлях вирішення існуючого протиріччя між двома механізмами еволюційних перетворень, як вже зазначалося в розділі 3, – це розробка недарвініських концепцій еволюції, або “теорій”, тобто тих, що відкидають вчення Ч. Дарвіна і СТЕ або власне переглядають окремі їх положення. Поява цих “теорій” – ще один доказ тісного взаємозв’язку еволюціонізму й екології і, відповідно, становлення теоретичних узагальнень цих фундаментальних галузей біологічного знання.

Наведемо деякі приклади таких сучасних еволюційно-екологічних узагальнень.

**Концепція коеволюції:** як і хімічна еволюція – це результат взаємодії хімічних елементів, так і біологічна еволюція може розглядатися як насамперед результат взаємодії організмів. Випадково утворившись складніші форми збільшують різноманіття і, відповідно, сталість екосистем. Дивовижна узгодженість всіх видів життя – це наслідок їх коеволюції (коеволюція визначається як еволюційні взаємодії організмів різних видів, які не обмінюються генетичною інформацією, але щільно пов’язані біологічно)

З позицій концепції коеволюції, природний добір є не “автором”, а швидше “редактором еволюції”. А еволюція загалом визначається не стільки зовнішніми відносно угруповань, скільки внутрішніми об’єктивними надорганізованими механізмами

Ця концепція пояснює наступні еволюційні феномени: виникнення різних статей; еволюція в системі “хижак-жертва”, що не тільки не призводить до зникнення будь-якого її компонента, а навпаки сприяє вдосконаленню цих компонентів; обов’язковість наявності паразитів у кожній екосистемі і сталості взаємин “паразит – хазяїн” (природний добір сприяє перетворенню останніх на симбіотичну, тобто дружну взаємодію); альтруїзм (особлива доброзичлива поведінка) у тварин: турбота про дітей; усунення агресивності шляхом демонстрації “поз покірності”; підкорення вожакам; взаємодопомога в складних ситуаціях [див. детальніше Горелов, 2000, с.158–161].



**Біоцентрична концепція абіогенезу** (нагадаємо, що абіогенез – це виникнення життя) започаткована англійським фізиком Джоном Бернаром (1957). Вона містить кілька положень:

1. Життя виникло у формі біоценозу (а не окремого найпростішого організму), який був уже включений до геохімічних кругообігів, але ще не поділився на окремі організми. Джерелом первинної енергії служило не сонячне світло, а відповідні хімічні речовини з надр Землі, тобто первинне життя було не “фотосинтезуюче”, а “хемосинтезуюче”. Уявлення про перші осередки життя дають нещодавно відкриті підводні угруповання, що живуть близько виходів гарячих вод і газів на дні океану.

2. Перший біоценоз не був біосферою тому, що не був замкненим: речовини з надр незворотним шляхом використовувалися, а деякі – накопичувалися в океані та атмосфері. Геохімічне замикання відбулося (при цьому не для всіх речовин. Так, кругообіг фосфору досі невідомий) після того, як первинний біоценоз розпався на первинні організми (примітивні бактерії).

3. Первинне життя було побудоване на РНК: одноланцюгові РНК – основа первинної спадковості (як ферменти і як структурні елементи – двохланцюгові РНК), далі мав місце розподіл функцій РНК між білками, ліпідами і ДНК (організмів ще немає) і наприкінці – поява окремих носіїв живого (примітивних бактерій).

4. Життя починається не з вихідної властивості живого – розмноження, а з “життєвого пориву” або власної активності, яка характеризується сумарним перевищенням анаболізму над катаболізмом.

5. “Життєвий порив” обумовлений біологічним полем – фактором, який організовує формоутворення. Прикладом останнього є “мітогенетичні промені”, що стимулюють мітоз (найслабший ультрафіолетовий лазер).

6. Життя, що набуло своєї первинної якості, поширилося від гарячих джерел по первинному океану, насичуючи його органікою. Далі воно вийшло на поверхню вод і, як результат, виникли умови для виникнення фотосинтезу.

7. Фотосинтез – це не результат співпадання випадковостей, а поступова заміна хемосинтетичних ланок в геохімічному кругообігу на фотосинтетичні. Виникнення вдосконаленого фотосинтезу заповнило атмосферу киснем, що призвело до формування біосфери (приблизно 1 млрд років тому). На суші життя ще не було.

8. Перша біосфера складалася з бактерій і виконувала всі свої функції. Наявність у цих бактерій життєвого пориву, який сприяв активному життю, та надмірне розмноження з певною зміною організмів, веде до їх ускладнення. При цьому зазначені властивості в різних організмів реалізуються неоднаково: перші ускладнюють будову клітини, другі – взаємодію своїх клітин, треті ускладнюють хімічні реакції в середині незмінних за формою клітин. Тому на Землі й існує таке різноманіття організмів [детальніше див. Чайковський, 2001].

Розглянута концепція абіогенезу є складовою оригінальної теорії еволюції, основи якої закладені роботами провідного палеонтолога Мейена (1974) і яка продовжена відомим еволюціоністом й істориком науки Чайковським (2003). Запроваджена ними назва нової теорії – **”Діатропіка”**, тобто **впорядкована різноманітність**, відображає її основну ідею: *еволюція організмів здійснюється як процес послідовної генерації (відтворення) прогресуючої різноманітності гомологічних форм, при цьому закономірності, які виявляються, створюють базу для розробки нової систематики організмів, що нагадує “Таблицю елементів” Менделєєва, тобто має можливості передбачення* [детальніше див. Зусмановский, 2006].

Палеонтолог О. Шиндевольф, наводячи приклад “стрибкоподібної еволюції” (див. розділ 3), стверджував, що перший птах з’явився з плазуна в результаті “гроссмутації”, тобто в результаті великих змін в генетичній структурі, що відбулися випадково [[http://www.evolutiondeceit.com/russian/chapter3\\_1.php](http://www.evolutiondeceit.com/russian/chapter3_1.php)] За цією ж теорією, деякі земноводні, після перенесених ними миттєвих і системних змін, могли перетворитися на величезного кита. Метою цієї моделі було заповнити ті археологічні “пробіли”, які не змогла пояснити СТЕ.

Помітними подіями у сфері розробки “стрибкоподібної” теорії еволюції стала публікація низки статей відомим російським цитологом Г. Заварзіним, (1997, 2002), а також переклад книги австралійських імуногенетиків Стіла, Ліндлі, Бландлена (2002). Останні довели принципову можливість отримання спрямованої мінливості в процесі соматичних мутацій генів і передачі їх як нової біоінформації в геноми ооцитів, що формується в зародкових шляхах [детальніше див. Зусмановский, 2006].

Незважаючи на те, що теорія “стрибкоподібної еволюції” має раціональні зерна, вона критикується великою кількістю науковців. Нижче наводимо приклад такої критичної оцінки.

Очевидним є той факт, що спроби заповнити археологічні пробіли такими твердженнями, як “походження птахів з яєць плазунів”, – ніщо інше, як безглуздя. Адже перетворення одного виду на інший вимагає великої і корисної генетичної зміни. До того ж, жодна мутація не може поліпшити генетичну інформацію або додати до неї нову. А названа еволюціоністами так звана “величезна мутація” призводить лише до негативних результатів у функціонуванні генетичної інформації. До того ж, як неodarвінізм, так і модель “стрибкоподібної еволюції” зазнають краху ще на своїй початковій стадії, будучи не в змозі відповісти на питання: “Як утворився перший живий організм?” А якщо неможливе випадкове утворення навіть одного білка, чи є сенс міркувати, якої еволюції, “стрибкоподібної” або поступової, зазнав організм, для виникнення якого необхідні мільярди таких білків. СТЕ є моделлю, пануючою в еволюційному світі і на сьогоднішній день.

Окрім того, на думку фахівців, які підкреслюють нові позитивні тенденції в поясненні еволюції організмів, варто зазначити, що із сучасних робіт випадає проблема цілісності, автономності організмів і їх вибіркової активності у стосунках з навколишнім світом. Стала очевидною недостатність використовуваної досі пояснювальної бази еволюції організмів [див. детальніше Кейлоу 2006; Ок-тар, 2006].

Одну із сучасних неदारвіністських “теорій” наводимо детальніше у зв’язку з тим, що її можна розглядати як приклад певної спадкоємності існуючих складових загальної теорії еволюції з еколого-еволюційними закономірностями. Останні доводяться певною групою вчених. Вони не йдуть шляхом повного відкидання та різкої критики положень вчення Дарвіна і СТЕ, а намагаються знайти певне порозуміння з основними складовими загальної теорії еволюції. Отже, такий підхід можна розглядати як ще один напрямок вирішення кризового стану в еволюціонізмі, що спричинило становлення теоретичних узагальнень екології.

Так, пошукам пояснення еволюції біологічних об’єктів присвячена **“Потребно-інформаційна теорія еволюції”** (ПТЕ), пояснювальна база якої охоплює дані фізіології, біоінформатики й біофізики. ПТЕ базується на таких основних ідеях:

1. Кожен організм має “потребно-результативний механізм”.
2. Наявність цього механізму обумовлена фундаментальними потребами організмів “існування” і “розмноження” (при цьому зберігається цілісність і внутрішня впорядкованість організмів).
3. Для реалізації цих потреб накопичується максимум інформації про довкілля.
4. Процес пристосування організмів до довкілля розглядається як “проникнення в єство цих об’єктів (довкілля), що здійснюється за допомогою механізму генетичного пошуку, способів їх нейтралізації і отримання максимальної користі”.

Повний перелік положень ПТЕ наведений за виданням А. Г. Зусмановського “Крах неodarвінізма. Потребностно-информационная теория эволюции» [детальніше див. Зусмановский, 2006], як порівняння з положеннями синтетичної теорії еволюції (за Вороновим), що їх вже було розглянуто вище (див. розділ 4.).

### **Положення ПТЕ**

1. Постулат про популяцію як найменшу одиницю еволюції залишається в силі. Проте величезна кількість організмів, яким не

притаманний статевий процес, залишається за рамками визначення популяції – і в цьому є суттєва неповнота синтетичної теорії еволюції.

2. Природний добір, безперечно, залишається рушійним чинником еволюції, але не єдиним. Так, наприклад, до процесу пошуку й відбору конкретних форм мінливості в умовах дестабілізуючого фактора, що переважає, природний добір не має стосунків. У даному випадку фундаментальні потреби організму є більш значним чинником еволюції. Разом з тим, дарвінівська і “недарвінівська” еволюції не суперечать одна одній.

3. Наявність в органічному світі таких явищ, як симгенез, синтезогенез, симбіогенез, парафілія, трансдукція генетичного матеріалу, свідчить про те, що еволюція далеко не завжди носить дивергентний характер.

4. Еволюція не обов’язково йде поступово. Видоутворення шляхом поліплоїдії, за рахунок хромосомних перебудов, по суті справи, відбувається раптово. Не виключено, що в окремих випадках раптовий характер можуть мати й певні макроеволюційні події.

5. Постулат про те, що вид є генетично замкнутою й цілісною системою, в основному залишається в силі. Проте існують випадки просування потоку генів крізь бар’єри ізолюючих механізмів еволюції, що є неабсолютними; у зв’язку з цим особливої уваги заслуговує вивчення еволюційної ролі трансдукції генетичної інформації (яка здійснюється вірусами та мікроорганізмами).

6. Макроеволюція може йти як через мікроеволюцію, так і своїми шляхами.

7. Уявлення про політипічність виду загалом залишається в силі, але в практиці сучасної систематики з використанням генетичних методів досліджень часто трапляється, що широка концепція виду виявляється непридатною і замінюється детальнішим розумінням об’єму виду. Відбувається це завдяки тому, що різні види, які проживають на одній території, інтенсивно обмінюються різномірною інформацією (не тільки генетичною, але й електромагнітним випромінювання, яким характеризується біополе організмів).

8. Усвідомлюючи недостатність репродуктивного критерію виду, усе ще залишається неможливим запропонувати універсальне визначення виду як для форм зі статевим процесом, так і для агамних.

9. Випадковий характер мутаційної мінливості не суперечить можливості існування каналних (передбачених) шляхів еволюції, які є результатом історії.

10. В еволюції, попри монофілію (походження груп організмів від одного пращура), широко поширена парафілія (виникнення одного і того ж виду від різних предків, що еволюціонують паралельно).

11. Попри колосальну кількість чинників, що впливають на еволюційний процес, еволюція може певною мірою бути прогнозована й передбачена, для чого необхідний синтез або об'єднання досягнень сучасної генетики, фізіології, палеонтології, ембріології, морфології, екології та інших біологічних наук.

Положення ПІТЕ дають підставу А. Г. Зусмановському сподіватися на те, що “Потребно-інформаційна теорія еволюції”, разом з іншими сучасними теоріями еволюції [“Новим синтезом еволюційної біології” Гілберта, Опіца, Рефф (1977); “Синтетичною теорією» Воронцова (1999); “Епігенетичною теорією” Шишкіна-Северцова у співавторстві з Гродніцьким (1987–2000) і “Еволюцією” або “Діатропікою” Чайковського (2003)] (окремі з них ми навели), відкриють можливість колективної участі в роботі теорії еволюції вчених, що представляють всі біологічні й суміжні з ними спеціальності.

\*\*\*

Аналіз шляху становлення теоретичних екологічних узагальнень дає підстави до основних віднести такі:

- концепція біосфери (ноосфери) В. Вернадського;
- концепція біогеоценозу й екосистеми;
- уявлення про закономірності еволюції екосистем.

З огляду на складний шлях їх становлення і закономірності, що вони містять, нам здається можливим розглядати їх як складові загального теоретичного узагальнення з екології – *сучасної концепції біосфери*. Це основне теоретичне екологічне узагальнення має межі застосування – екосистемно-біосферний рівень живого. Воно разом із загальною еволюційною теорією може розглядатися як теоретичний фундамент існування цього рівня. Еволюціонізм й екологія і відповідно їхні основні теоретичні узагальнення демонструють в історії біології не тільки тісний взаємозв'язок, а й взаємопроникнення. Перший доказ тому наявність в останніх загальної складової – уявлень про закономірності еволюції екосистеми. Результатом такого об'єднання на сучасному етапі розвитку біології стало формування другого (після функці-

ональної біології) потужного напрямку дослідження – еволюційно-екологічної біології.

Завершуючи розгляд складових сучасної концепції біосфери, треба наголосити на її особливому статусі в теоретичному біологічному знанні. Вона певним чином, як свідчать вчені, пояснює явище “замикання” рівнів живого завдяки кругообігу речовин. Вона розкриває циклічний характер послідовності рівнів, діалектичну єдність складного й елементарного, цілого й частин, взаємозв’язок “елементарних” (неосновних) і “системних” (основних) рівнів організації живої природи. Так, рівень “біосфери” замикається на атомно-молекулярний, рівень популяційно-видовий на молекулярний, рівень організму на клітинний [детальніше див. Динаміка живої природи, 1984].

Антропогенне втручання в кругообіг речовин біосфери, який здійснює це “замикання” рівнів, наносить велику шкоду біосфері загалом, насичуючи її хімічними речовинами, протидії яким вона не набула в еволюції. Прикладом такого замикання на *клітинно-організмовому рівні* є висвітлення фактів того, що будь-які забруднення та чужорідні речовини, які вносяться людиною в біосферу, згубно впливають на генетичну структуру, мембрани й ферментативні системи клітини. Безліч забруднювачів виявляють надзвичайну мутагенну активність, яка часто посилюється при хімічних змінах чужорідних для біосфери речовин у ланцюгах харчування. У великій кількості в біосфері потрапляють пестициди, пігменти й речовини, які використовують для миття. Більшість з них спроможні вбудовуватися в біологічні мембрани, суттєво змінюючи їх функції, зокрема підвищуючи проникність. У результаті наслідки забруднення стають лавиноподібними – проникнення в клітину одних речовин різко підвищує надходження інших. Циркуляція в біосфері чужорідних речовин порушує і процес індивідуального розвитку організмів. Так само згубно впливає на онтогенез шумове й електромагнітне забруднення.

Наводячи приклади згубної дії людини на біосферу на *популяційно-видовому рівні*, необхідно розглянути статус популяції з позицій глобальних екологічних проблем. Такий вплив спричиняє коливання чисельності популяцій і ту мінімальну величину, у межах якої ще можливе збереження видів. За оцінками вчених, для хребетних вона складає не менш 500 особин, а для безхребетних – близько 50 тис. Зменшення чисельності нижче цих значень – серйозний сигнал небезпеки зникнення виду, безповоротного збіднення генофонду, деградації, інволюції біосфери, “згортання” життя на Землі.

Антропогенний вплив найшвидше відбивається на видах з невеликою тривалістю життя, частою зміною поколінь (комахи – “шкідники”, гризуни, мікроорганізми). Вони представляють “найсильнішу ланку” в екологічних системах. Намагаючись ослабити цю ланку, людина порушує численні слабші ланки – види з великою тривалістю життя, популяції, що мають відносно малу чисельність. Вони, як і сама людина, не встигають дати “оперативну” еволюційну відповідь на швидкі зміни середовища і в першу чергу підлягають загрозі вимирання.

Замикання з третім основним рівнем – *екосистемо-біосферним* – попередніх двох відображається в скороченні видового різноманіття, що суттєво порушує процеси саморегуляції в екосистемах, спрощує їх, знижує можливості подальшої нейтралізації шкідливих впливів людської діяльності. Вплив людини спричинив віднедавна і до зниження продуктивності збіднених екосистем і всієї біосфери приблизно на 20 %. На рівні біосфери цей вплив виявляється у порушенні біохімічних циклів багатьох елементів-органогенів. Підвищується концентрація оксиду вуглецю, що може спричинити потепління клімату. Різкий зріст потоку сполучень азоту, більшість з яких має яскраво виражену мутагенну активність, зумовлюють нестримне розмноження ціанобактерій і водоростей, що призводить до загибелі всього живого у водоймах. Харчові ланцюги через особливості своєї структури виступають як “концентратори” забруднення біосфери. При цьому особливо слабкою ланкою стають організми, розташовані на “верхніх поверхах” екологічної піраміди, у тому числі й сама людина.

Ці організми слугують у якості акумуляторів чужорідних для біосфери речовин. Людина, насичуючи біосферу невластивими для неї сполученнями, насамперед стає тою найслабшою ланкою, яка при цьому пошкоджується.

***Повторити прочитане і виконати такі завдання:***

1. Схематично відобразіть історичну динаміку поняття “біосфера”.
2. Складіть схему передумов вчення про біосферу В. Вернадського за зразком (див. розділ 3).
3. Обґрунтуйте взаємозв’язок понять “екосистема” й “біосфера”.
4. Проаналізуйте текст розділу і доведіть на історичних прикладах докази взаємозв’язку загальної теорії еволюції і сучасної концепції біосфери.



## Р ОЗДІЛ 6

# КОНЦЕПЦІЯ СТРУКТУРНИХ РІВНІВ ЖИВОГО

Це теоретичне узагальнення безпосередньо пов'язане з атрибутами життя, тобто його властивостями, притаманними будь-якій живій системі. На думку групи філософів природознавства, які звертають особливу увагу на наявність широкого різноманіття живих систем, викликає сумнів існування таких **атрибутів** (нагадаємо, що *система – це сукупність елементів, яка виконує певні функції, що не зводяться до суми функцій її компонентів. Ці елементи є взаємопов'язаними і утворюють єдине ціле*). До того ж, деякі вчені, обговорюючи дану проблему, вважають саме різноманіття живої природи тією причиною, яка обумовлює неможливість упорядкування біологічних знань в певні теоретичні, спроможні висвітлити закономірності існування живої природи. Такий висновок не зовсім правильний.

Наукові література свідчить, що в біології існують певні атрибути живого, тобто загальні властивості, притаманні всім живим системам. Це передусім основні властивості життя та системність і ієрархічність будь-якої живої системи. Розглянемо послідовно дві зазначені об'єктивно існуючі особливості організації світу живої природи.

### **6.1. ОСНОВНІ ВЛАСТИВОСТІ ЖИВОЇ МАТЕРІЇ**

Усі властивості живого умовно можна поділити на дві групи. До **першої групи** належать властивості живого, притаманні і об'єктам неживої природи. Основними в цій групі є *чотири властивості*. До **другої групи** належать властивості власне живої матерії, серед них *сім основних*.

#### **I група**

1. **Наявність хімічного складу:** усі об'єкти довкілля мають однакові хімічні елементи. Проте ця властивість живого має кілька відмінностей у живих організмів і об'єктів неживої природи. Так, на відміну від неживого жива система має:

- інший склад основних хімічних елементів.

Поелементний склад неживої природи (разом з киснем) представлений в основному кремнієм, залізом, магнієм, алюмінієм тощо. У живих же організмах 98 % хімічного складу припадає на чо-

тири елементи – вуглець, кисень, азот і водень. Більш того, в організмах ці елементи беруть участь в утворенні складних органічних молекул, розповсюдження яких в неживій природі принципово інше, як за кількістю, так і за вмістом. Переважну більшість органічних молекул навколишнього середовища представляють продукти життєдіяльності організмів.

✎ кілька основних груп органічних молекул, які характеризуються певними специфічними функціями і, здебільшого, є регуляторними полімерами, або **біополімерами**.

До цих полімерів належать ДНК і РНК (забезпечують реалізацію таких властивостей живого як спадковість, мінливість і відтворення), білки (основні структурні компоненти живих систем і каталізатори біологічних процесів тощо), жири й вуглеводи (структурні компоненти живих систем, джерела енергії в них), “малі молекули” (виконують велику кількість різноманітних функцій в живих організмах).

**2. Обмін речовин і енергії:** усі об’єкти живої та неживої природи спроможні обмінюватися речовиною і енергією з навколишнім світом. Проте ця властивість, як і попередня, суттєво відрізняється в об’єктів живої і неживої природи. Обмін речовин і енергії, що здійснюється живими організмами, називається **метаболізмом**. У неживій природі також існує обмін, або **кругообіг, речовин**.

Так, усі живі організми мають здатність до обміну речовин з навколишнім середовищем, поглинаючи з неї речовини, необхідні для живлення, і виділяючи продукти життєдіяльності. Цей процес складається з двох інших процесів: процесів синтезу складних речовин з простіших з поглинанням енергії (**анаболізму**) і процесу розпаду складних органічних речовин на простіші з вивільненням енергії (**катаболізму**). Особливістю метаболізму є тісний взаємозв’язок і нерозривність катаболізму й анаболізму.

Під час кругообігу речовин останні можуть просто переноситися з одного місця на інше або змінювати свій агрегатний стан. Так, прикладами кругообігу речовин можуть бути змивання ґрунтів у водойми під час злив, перетворення води на пару або лід при зміні температури довкілля тощо.

Метаболізм від кругообігу речовин істотно відрізняється не тільки зовнішнім виявом, але і суттю процесів.

**3. Ріст і розвиток:** *ріст* – це збільшення кількісних характеристик об’єкта, *розвиток* – це незворотна, спрямована зміна якісних його характеристик. У результаті розвитку виникає новий якісний стан об’єкта, унаслідок якого змінюється його склад, або структура.

Суттєвою відміною цієї властивості в живих об'єктах від неживих є нерозривність і взаємозв'язок росту й розвитку. Прикладами такого тісного взаємозв'язку є процес індивідуального розвитку організму або онтогенез, та історичний розвиток живого, або філогенез.

Онтогенез – це вся сукупність перетворень організму від моменту його зародження (запліднення яйцеклітини, початку самостійного життя органу при вегетативному розмноженні або поділу материнської клітини одноклітинного організму) і до кінця життя (природної смерті або нового поділу одноклітинного організму). Філогенез – це історичний спрямований і незворотний розвиток світу живих організмів загалом і його окремих таксономічних груп. В ході цих процесів і відбувається обов'язкове чергування процесів росту й розвитку.

У неживій природі ріст і розвиток, здебільшого, не взаємозв'язані.

Так, наприклад, ріст кристалу не супроводжується якісними змінами в ньому. Утворення ярів (розвиток або зміна певної площі) на обмеженій ділянці поверхні Землі, як правило, не обумовлена збільшенням загальної маси ґрунту на ній.

**4. Дискретність** (від лат. *discretus* – *переривистий, розділений*) – це здатність живих і неживих об'єктів складатися із частин. З курсу фізики й загальної хімії відомо, що кожен атом складається з елементарних частинок і що атоми утворюють молекулу. Прості молекули входять до складу складних з'єднань, кристалів тощо.

Життя на Землі також проявляється у вигляді дискретних форм. Це означає, що окремий організм або інша біологічна система складається з окремих ізольованих, тобто відособлених чи обмежених в просторі, але все ж пов'язаних частин, які створюють структурно-функціональну єдність.

Наприклад, будь-який вид організмів складається із окремих особин. Багатоклітинний організм має просторово обмежені органи, які, у свою чергу, складаються з окремих клітин. Клітина складається з окремих компонентів, які, утворюючи групи, виконують різноманітні функції: синтез білка, утворення енергії тощо. Дискретність будови організму – основа його структурної впорядкованості. Ця властивість обумовлює можливість його постійного самооновлення шляхом заміни "зношених" структурних елементів (молекул, ферментів, клітинних компонентів, клітин) без порушення цілісності живої системи і припинення функціонування самого організму.

Основна відмінність дискретності в живих і неживих об'єктів навколишнього середовища, отже, полягає в тому що заміна частин в останніх, як правило, призводить до порушення їхньої цілісності і, врешті решт, до їх руйнування, у той час як заміна складових в організмі або іншій живій системі – це запорука його існування, і тому відбувається без втрати цілісності.

Так, витягання окремого достатньо крупного каменя з гори і заміна його навіть на повністю подібний стане причиною розхитування гори та її руйнування. У організмі ж, наприклад, постійне оновлення або заміна клітин шкіри обов'язковий, необхідний для існування останнього процес, без якого неможливе його благополучне існування на Землі.

## II група

1. **Самопідтримка, або самооновлення:** здатність тільки живих об'єктів замінювати зношені частини без руйнування цілісності організму. Ця властивість тісно пов'язана з властивістю – дискретністю, проте не є її аналогом у живих системах.

2. **Самовідтворення або репродукція (розмноження):** здатність тільки живих систем відтворювати собі подібних, що забезпечує безперервність і спадкоємність життя. Існує кілька способів відображення цієї властивості в живих системах, які пов'язані з відповідними способами розмноження: вегетативним, безстатевим і статевим. Репродукція забезпечує відновлення живої системи з рисами, подібними до рис її прашурів.

Ще одним прикладом вияву цієї властивості є подвоєння молекули ДНК, з якої утворюються дві дочірні молекули – копії вихідної. В основі самовідтворення лежать реакції матричного синтезу, тобто утворення нових молекул і структур на основі інформації, закладеної в послідовності нуклеотидів ДНК. Самовідтворення – одна з основних властивостей живого, яка тісно пов'язана з іншою властивістю – спадковістю.

3. **Спадковість:** властивість тільки живих об'єктів, яка полягає в здатності живих істот передавати порівняно точно з покоління в покоління ознаки батьків. Спадковість обумовлена специфічною організацією генетичної речовини – генетичного коду. Виявом спадковості може бути наявність однакових ознак у батьків і дітей.

Під генетичним кодом розуміють єдину систему запису спадкової інформації в молекулах нуклеїнових кислот у вигляді послідовності нуклеотидів; ця послідовність визначає включення амінокислот в поліпептидний ланцюг, що синтезується відповідно до по-

слідовності нуклеотидів в гені. У вузькому сенсі генетичний код – словник кодонів (триплетів мРНК), що кодують ті або інші амінокислоти і знаки пунктуації процесу білкового синтезу. Забезпечується явище спадковості стабільністю молекул ДНК і відтворенням і хімічної будови (редуплікацією) з високою точністю. Спадковість забезпечує матеріальну спадкоємність (потік інформації) між організмами в ряді поколінь.

4. **Мінливість:** *властивість живого, яка виражається в здатності живих систем змінювати свої ознаки під впливом зовнішнього середовища або при передачі з покоління в покоління.* Ця властивість протилежна спадковості, але водночас тісно пов'язана з нею. Наприклад: поряд з властивостями, що їх мають батьки, діти мають і такі, що батькам не притаманні. Ще одним прикладом вияву мінливості є спроможність організмів пристосовуватися до конкретних умов існування в природних умовах, що може призводити до появи нових форм життя, нових видів організмів.

В основі цієї властивості лежить здатність генетичного коду змінюватися в процесі репродукції ДНК і під впливом чинників зовнішнього середовища. Останні дослідження проблеми “білкової спадковості” свідчать, що в реалізації мінливості ознак організмів може брати участь не тільки генетичний код (див. розділ 2).

5. **Подразливість:** *здатність живих систем реагувати на зовнішню або внутрішню дію; лежить в основі їх пристосування до умов середовища, що змінюються.* Усяка зміна умов навколишнього середовища є щодо організму подразненням, а його реакція на зовнішні подразники слугує показником його чутливості та виявом подразливості. Прикладом вияву цієї властивості можуть бути різноманітні адаптації до довкілля, які з'явилися в різних групах організмів у зв'язку з їх пристосуванням до довкілля в процесі еволюції. Рефлекторна діяльність тваринних організмів – це теж приклад вияву подразливості. Нагадаємо, що рефлекс – це відповідна реакція тварин на дію зовнішнього або внутрішнього чинника завдяки роботі нервової системи. Організми, що не мають нервової системи, наприклад, найпростіші або рослини, позбавлені рефлексів. Їх реакції, що виражаються в зміні характеру руху або росту, прийнято називати таксисами, або тропізмами. Отже, останні – це також вияви подразливості.

У багатоклітинному тваринному організмі є особливі утворення (нервові та м'язові), що здатні швидко реагувати на зовнішній вплив, оскільки володіють “підвищеною подразливістю”, або збудливістю.

**6. Саморегуляція:** здатність тільки живих систем, що перебувають у постійно змінних умовах навколишнього середовища, підтримувати сталість свого хімічного складу та інтенсивність перебігу фізіологічних процесів. Прикладом вияву цієї властивості є збереження в організмі людини постійної кількості клітин червоної чи білої крові, концентрації білків, глюкози та інших важливих для організму людини хімічних речовин. Суттєві зміни цих показників, як правило, свідчать про погіршення здоров'я людини.

Саморегуляція забезпечує наступне: нестача надходження будь-яких поживних речовин мобілізує внутрішні ресурси організму, а надлишок зумовлює утворення запасу цих речовин. Подібні реакції здійснюються різними шляхами, наприклад, у тварин – завдяки діяльності регуляторних систем – нервової й ендокринної. Сигналом для включення тієї чи іншої регулювальної системи може бути зміна концентрації будь-якої речовини або стану якої-небудь системи організму.

**7. Ритмічність:** здатність тільки живої системи до повторення тієї ж події або відтворення того ж стану через рівні проміжки часу. Виявом ритмічності є, наприклад, періодичні зміни інтенсивності фізіологічних функцій і процесів формоутворення з різними періодами коливань (від кількох секунд до року і століть); добові ритми сну і стану, за якого організм не спить; сезонні ритми активності і сплячки в деяких ссавців (наприклад, у ховрахів, їжаків, ведмедів). Клітині притаманна ритмічність у процесах поділу, що виражається в постійній тривалості фаз мітозу та інших періодів клітинного циклу (клітинний цикл – час життя клітини від одного мітотичного поділу до іншого).

Ритмічність спрямована на узгодження функцій організму з навколишнім середовищем, тобто на пристосування до періодично змінних умов існування. Відповідно і періодичні зміни в навколишньому середовищі суттєво впливають на живу природу і на власні ритми живих організмів.

\*\*\*

Отже, живі організми (та системи інших рівнів організації живого) суттєво, як свідчать їхні властивості, відрізняються від об'єктів фізики і хімії – неживої природи – своєю винятковою складністю і високою структурною та функціональною впорядкованістю. Ці відмінності зумовлюють розвиток якісно нових властивостей. Тому живе представляє собою особливий ступінь розвитку матерії. Його сутність не може бути зведена лише до фізико-хімічних змін, що є формалізованими. Наявність двох груп

властивостей у живих об'єктів, на відміну від однієї групи властивостей у неживій природі, є вагомим тому доказом.

## **6.2. СИСТЕМНІСТЬ ТА ІЄРАРХІЧНІСТЬ – ПРОВІДНИЙ АТРИБУТ ЖИТТЯ**

Іншим атрибутом життя, як вже зазначалося раніше, є його системність та ієрархічність організації. Вони притаманні живій системі від клітини до біосфери. На рівні біосфери цей атрибут життя відображений у теоретичному узагальненні **“концепції структурних рівнів живого”**. Монографії та посібники з історії біології лише окреслюють шлях її становлення. Більше уваги їй приділяють філософи біології. Але і вони чітко та однозначно не формулюють положення цієї концепції, а лише висвітлюють певні характеристики системності та ієрархічності біосфери (живої системи) як атрибуту життя.

Філософи, що намагалися розробити єдину теорію життя на основі наявності її атрибутів, упродовж ХІХ–ХХ століть визначали поняття **“системність світу живого”** (живої форми матерії) як **комплекс взаємопов'язаних елементів**, що утворює єдине ціле, і **як набір елементів** (речовин, енергії, інформації), виділених разом за будь-яким принципом інших елементів навколишнього світу.

Цікаве розуміння живого як системи дає Микола Костянтинович Кольцов – засновник вітчизняної генетики (перша половина ХХ ст.), праці якого передбачили сучасні уявлення про молекулярні механізми організації хромосом (детальніше див. далі. – Розділ 3). Він розрізняв ознаки життя і організм як живу систему, що є сукупністю цілісності цих ознак. До ознак живого тих форм, які існують на Землі, він відносив такі: обмін речовин та енергії, розмноження, індивідуальний розвиток, клітинну будову і процес еволюції. Учений звертав увагу на те, що в жодній із цих ознак зокрема не відображена характеристика живого організму як цілісної системи. Тільки всі вони, разом узяті, дозволяють відрізнити живі системи від неживих. М. Кольцов сформулював положення про те, що живий організм є відокремленою (відмежованою) системою, яка автоматично підтримує своє існування в умовах середовища, що постійно змінюються. Живий організм, на думку М. Кольцова, – це єдина цілісна система, частини якої володіють іншими властивостями, ніж усе ціле.

**Отже, живі системи – це єдине ціле, розуміння якого не можна зводити до суми його частин.**

Ще одна ознака живої системи, що є мірою її впорядкованості або цілісності, є **інформація**. Що більше інформації несе система, то більше упорядкованості в ній. Значення інформації в біології Іван Іванович Шмальгаузен бачив у такому:

### **1. Інформація як основа діяльності організмів при її передачі від однієї особини до іншої того ж чи іншого виду.**

У цьому випадку її функцію виконують звукові сигнали про небезпеку у тварин, особливо в стадних; світлові та кольорові сигнали, що належать тому ж виду або іншій статі, – пізнавальні мітки, рисунок, забарвлення тощо. Сприйняття цих сигналів, а також різноманітних відомостей з навколишнього середовища відбувається за допомогою органів чуття. Від них інформація передається по чутливих нейронах до центральної нервової системи, переробляється і передається через рухові нерви органам руху, які відповідають руховою реакцією. Ця реакція — результат впливу середовища і може бути проконтрольованою за допомогою тих самих органів.

### **2. Інформація як основа взаємоузгодження в роботі органів і систем органів.**

Ця її функція реалізується при передачі біохімічних та біофізичних сигналів, тобто інформації від однієї частини організму чи органа до іншої, під час нормальної чи ненормальної їх роботи. Та ж функція інформації реалізується при біохімічній передачі під час розвитку кожної особини із яйця або клітинного зачатку (бруньки).

### **3. Інформація як програма життя майбутнього організму, що передається в записаному, тобто закодованому вигляді, від батьків до потомства.**

У цьому випадку мається на увазі спадкова інформація та її код. Розшифрування та перетворення цієї інформації визначає послідовність і форми її реалізації в процесі розвитку.

Окрім цілісності, живій системі притаманна ієрархічність. Саме її **ієрархічна організація** забезпечує цілісність живої системи (*ієрархія* – від грец. *hieros* – священний, *arche* – влада, розташування частин або елементів цілого в порядку від вищого до нижчого). І. І. Шмальгаузен розглядав цю проблему наступним чином: “Ціле, те, що несе в собі загальні функції, розчленовується на частини з більш особливими функціями. Окремі частини отримують свої специфічні функції. Вони ніби автоматизуються (наприклад, кожна клітина різних тканин має мітохондрії, що синтезують енергію). Проте ця автономія виявляється лише у відокремленні своєї специфічної функції. Життя будь-якої частини забезпечується багатьма загальними функціями, і особливо фун-



кціями обміну, без яких немає життя. У цих функціях спеціалізована частина завжди пов'язана з організмом, і що більше вона спеціалізована, то в більшу залежність потрапляє від інших частин організму. Отже, диференціація і спеціалізація обов'язково пов'язані з субпідлеглістю частин, з інтеграцією”.

Щодо проблеми виникнення ієрархії, наприклад, біосфери, інші вчені вважають, що живі системи є надзвичайно складними цілісними утвореннями, здатними до саморозвитку й самоуправління в процесі їх взаємодії і з внутрішнім, і з зовнішнім середовищами. У результаті такої взаємодії і **виникає складна ієрархія живих істот на всіх рівнях існування живої матерії**. Отже, ієрархія біосфери – результат її взаємодії з довкіллям.

Розвиваючи ідею виникнення ієрархічності в живих системах унаслідок взаємодії з довкіллям, учені розглядають її причини.

Наявність у ній систем різного рівня складності, на їхню думку, відображення дійсної еволюції Всесвіту. Кожен етап еволюції Всесвіту виступає, відповідно, як певний ступінь розвитку матерії і водночас як певний рівень її організації.

Еволюція світоутворення характеризується переходом від нижчих, простіших рівнів до вищих, складніших. Отже, різні рівні організації є виявом дійсної історії світу, характеризують різні етапи цієї історії. Сучасне природознавство розглядає рівні організації як ступені розвитку матерії. Знаходячись у тісному взаємозв'язку та взаємообумовленості, ступені розвитку не зводяться один до іншого і кожен наступний рівень складніший, ніж попередній.

Концепція рівнів підводить до висновку, що матерія розвивається і що цей розвиток не вноситься в природу ззовні, а є результатом її еволюції. Тобто причиною виникнення ієрархії біосфери і будь-якої живої системи є еволюційні перетворення.

Особливістю існування цих **ієрархічних рівнів організації живої природи є їх тісна взаємодія**. Цій взаємодії провідний російський молекулярний біолог ХХ ст., який наприкінці свого життя зосередив увагу на проблемах філософії біології, Володимир Олександрович Енгельгард приділяв особливе значення. Він, зокрема, писав: “Життя (біосфера) – це, насамперед, система систем, у якій чітко виражене не паралельне, а поступове поєднання систем за принципом ієрархічної підлеглості”. При цьому кожен вищий рівень ієрархії виявляє спрямовуючу дію на нижче розміщений, підкоряючи його собі, своїм функціям, перетворює його, породжує в компонентах цього рівня нові властивості, які в ізольованому стані їм не притаманні.

Живим системам, таким чином, притаманний ієрархічний контроль, що здійснюється засобом прямих (знизу вгору) і зворотних (зверху вниз) зв'язків. “Саме двобічна взаємодія між вищими та нижчими ланками ієрархії, – пише В. Енгельгардт, – ... є **типовою відмінною ознакою біологічних ієрархій** і надає їм головної специфічної відмінності – можливості здійснювати контролюючий вплив. **В ієрархічних системах неживого світу ця риса набагато менше виражена, і в цьому можна бачити одну із характерних особливостей живого світу**”.

Отже, сучасна наука переконливо доводить, що *біологічні системи різних рівнів органічно пов'язані між собою, є ієрархічною системою і можуть існувати лише одночасно*. Більш того, характер міцності зв'язків у цих системах – наступний доказ відмінності живих систем від неживих, і тому закономірності існування перших не можуть бути описані тільки фізико-хімічними законами й теоріями. Вони ще мають власні біологічні закономірності організації та існування.

Зазначений вище ієрархічний контроль полягає в тому, що, **співіснуючи в такій ієрархії, ці біологічні системи знаходяться в послідовній субординації**. Наприклад, організм – як складова виду, вид – як складова біогеоценозу або екосистеми, екосистема – як складова біосфери. Послідовна субординація біологічних систем різних рівнів виявляється в співвідношенні законів, що діють на різних рівнях організації живого: загальний напрямок дії законів систем і певного рівня визначається, у кінцевому результаті, більш загальними законами системи наступного рівня. Наприклад, характерним процесом організмового рівня організації є обмін речовин. Процеси метаболізму протягом життя організму спрямовані не лише на збереження життя та цілісності організму, а й на виконання ним певної ролі в житті виду (його відтворенні та збереженні). Це означає, що загальний напрямок процесів метаболізму зрештою визначається дією природного добору, який уже є законом наступного, видового рівня.

Наступною характеристикою системності та ієрархічності живого є відповідь на питання, **скільки рівнів в ієрархії та що вони собою являють**. На це питання в дослідників немає єдиної відповіді. Так, одні вчені відокремлюють як рівні організації організму: молекули ДНК і РНК; комплекси білкових молекул; одноклітинні системи, що складаються з підсистем: ядра, цитоплазми, оболонки тощо; багатоклітинні системи, до яких входять тканини, органи; функціональні системи – нервова, кровоносна, травна, газообміну тощо; організм у цілому.

До надорганізованих систем ця ж група вчених відносить: родини організмів; колонії; різноманітні популяції; види; біоценози – системи, що об'єднують організми різних видів; біогеоценози – системи, що складаються з різних видів і абіотичного середовища їх існування; біосферу – систему живої частини матерії на Землі; космосферу (що охоплює біосферу і космічний простір).

Інша група вчених виділяє тільки 3 рівні організації живого: саморегульовані комплекси; біомакромолекули й одноклітинні та багатоклітинні організми. П'ять рівнів живої природи відокремлює Кирило Михайлович Завадський – видатний російський еволюціоніст та історик біології: організм; популяція; біоценоз; біографічна сфера; біосфера.

Окрім цього, у науковій літературі міститься висновок про існування інших 5 рівнів організації живих систем: жива молекула (протоплазма); клітина; організм; вид (популяція); біоценоз; біогеосфера [див. детальніше Степанюк, 1998].

На нашу думку, найбільш правомірним є підхід Володимира Івановича Вернадського, який виокремлює тільки три рівні організації життя (біосфери):

- клітинно-організований;
- популяційно-видовий;
- біоценозично-біосферний (або екосистемно-біосферний, виходячи із сучасних уявлень про біоценоз).

До певного єдиного підходу у вирішенні питання кількості рівнів живої природи вчені доходять, якщо розглядають проблему з позицій наявності кількісно-якісних переходів у живій матерії. Так, у комплексному дослідженні вчених з філософії біології “Діалектика живої природи” (1984) наголошується на тому, що процес розвитку та становлення кожного рівня в свою чергу складається часто з низки дрібніших ступенів розвитку, які також відображають перехід від кількісних змін до якісних, від старої якості до нової, круті підйоми, вирішальні повороти в розвитку цього явища. Суттєва відміна між цими двома різновидами ступенів розвитку полягає в тому, що у першому випадку ми маємо справу з докорінним переходом від одного явища до іншого, принципово відмінного від нього; у іншому – перехід одного і того ж явища від одного якісного стану до іншого якісного стану.

Учені – філософи, які розглядають проблеми сучасної біології, поділяють рівні на **основні** й **неосновні**. Перші – це якісно специфічні форми життя, її матеріальні носії, зв'язок між якими носить характер ступеневої послідовності. До них вони і відносять клітинно-організований, популяційно-видовий, екосистемно-

біосферний рівні. Так, наприклад, перехід від клітинно-організмового рівня до популяційно-видового свідчить про існування двох різних живих систем (організм і вид) у складі живої природи, які входять одна до складу іншої. Перехід з одного рівня до іншого – це перехід від однієї форми (організм) до іншої форми (вид) життя.

Неосновні рівні організації – це структурні одиниці кожного з основних рівнів, або фази, ступені його розвитку. До них відноситься, наприклад, уся градація структурних одиниць першого рівня – клітинно-організменого: система органів – органи – тканини – клітини.

Характерно, що кожен рівень організації має специфічні ознаки, суттєві риси життя і при просуванні від нижчих рівнів до вищих розширюється коло цих ознак, їх набір доповнюється, збагачується і досягає максимальної повноти лише на рівні біосфери.

Загальні риси біологічних систем по-різному реалізуються на кожному рівні їх організації, оскільки кожен рівень має лише йому властиві закони такої організації та функціонування. Детальніше про теорії і концепції, що описують закономірності існування кожного рівня, йтиметься в наступних розділах.

Отже, аналіз філософської і наукової біологічної літератури довів, що атрибут життя – його системність та ієрархічність організації має такі характеристики:

1. Жива природа (біосфера) – це цілісність із системною та ієрархічною організацією.
2. Така організація є результатом взаємодії живого з довкіллям і відображає поступовість його еволюції у Всесвіті.
3. Біосфера має три основні рівні організації: клітинно-організмений, популяційно-видовий, екосистемо-біосферний, які представлені системами різного рівня складності.
4. Кожний з основних рівнів теж є системними та ієрархічними утвореннями і складається з неосновних рівнів.
5. Між цими рівнями панують тісний взаємозв'язок і взаємодія (ієрархічний контроль), які й обумовлюють існування живої природи як цілого.
6. Ці взаємозв'язки суттєво відрізняються від аналогічних у неживій природі, що і доводить неможливість зведення уявлень про механізми життя до тільки фізико-хімічних закономірностей.

\*\*\*

Ознайомлення з атрибутами життя дозволило відокремити кілька суттєвих відмінностей між об'єктами живої та неживої природи, які можна розглядати як докази неможливості зведення уявлень про механізми живого до суто фізико-хімічних подій, що підкоряються відповідним формальним законам і теоріям. До них, на наш погляд, можна віднести наявність:

1. Загальних і суто індивідуальних властивостей в живих системах порівняно з об'єктами неживої природи.
2. Вертикальних міцних зворотних зв'язків в живих ієрархічно побудованих системах, які визначають не тільки існування цих систем в цілому, але і властивості субпідлеглих їй рівнів.

### ***6.3. КОНЦЕПЦІЯ СТРУКТУРНИХ РІВНІВ ЖИВОГО ЯК ОСНОВА РОЗУМІННЯ ЖИТТЄЗДАТНОСТІ БІОСФЕРИ***

Наявність рівнів організації живого знайшла своє відображення в концепції або вченні про структурні рівні живої природи (не плутати з еволюційними рівнями живого). Необхідно звернути увагу на те, що поняття “концепція” і “вчення” як складові теоретичного знання не є рівнозначними (див Передмову). Виходячи з філософських визначень цих понять у сучасній науці про життя, треба розглядати швидше концепцію, а не вчення про структурні рівні живої природи, з якою пов'язане теоретичне поняття “системність та ієрархічність живого”. На думку фахівців, як теоретичне узагальнення, що в цілому описує особливості існування живої матерії, вона дає можливість виявити багаторівневність та ієрархічність поняття “біологічна система”, яке змінює свій зміст на кожному з рівнів організації.

Різні підходи до трактування кількості рівнів живої природи визначили неоднозначний статус цієї складової теоретичного знання: відсутність чітких положень, що відображають системність та ієрархічність організації будь-якої живої системи. Але це не може стати, на наш погляд, причиною вилучення цього узагальнення біології зі складових теоретичного біологічного знання.

Беручи до уваги зазначене вище (див. п. 5. 2.), ми вважаємо, що **концепція структурних рівнів** живого може мати такі положення:

1. Усе живе є цілісним утворенням, яке має системну та ієрархічну організацію.

2. У живій природі виокремлюють основні й неосновні рівні життя, які взаємопов'язані різноманітними зв'язками.

3. Основні рівні живого пов'язані з формами життя, що відрізняються якісною специфічністю, неосновні рівні організації – це структурні одиниці кожного з основних рівнів, ступені його розвитку

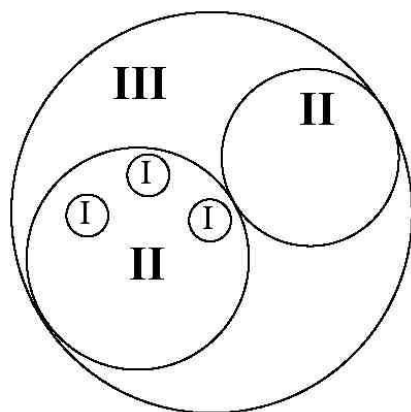
4. До основних рівнів живої природи відносять клітинно-організмовий, популяційно-видовий, екосистемно-біосферний.

5. Для благополучного існування біосфери, у ній повинна виконуватися така головна закономірність: нижні її рівні повинні існувати за законами вищих рівнів.

6. Якщо ця закономірність не дотримана, то в біосфері можуть виникнути порушення, які є результатом впливу вищих рівнів на нижчі (*причина локальних екологічних криз і катастроф*).

7. Ці порушення можуть досягти такої сили, що призведуть до незворотного руйнування живої природи загалом (*причина виникнення загрози глобальної екологічної катастрофи*).

Такий тісний вплив різних рівнів один на одний стає зрозумілим, якщо подати структурні рівні організації біосфери як концентричні кола різного діаметру, що розташовані одне в одному (рис. 26).



*Рис. 26. Схема структурних рівнів організації живої природи (біосфери). I – клітинно-організмовий, II – популяційно-видовий, III – екосистемно-біосферний рівні живої природи (за Степанюк, 1998, з доповненнями автора).*

Отже, виходячи з взаємозв'язку і взаємовпливу **I рівня**, сформованого із сукупності всіх організмів на планеті (до нього входить і все людство, яке активно займається господарською діяльністю), і **II рівня**, сформованого всією сукупністю видів живих істот на планеті, стає зрозумілим негативний вплив екологічно неграмотної діяльності людини. У цій ситуації спочатку **II рівень**

виявить свій вплив на людину. Ми є свідками такого впливу – це різноманітні локальні екологічні катастрофи, наприклад: замори риб або викидання на сушу китів, підвищення рівня захворювання людей окремих територій на онкологічні, серцево-судинні, дихальні та інші захворювання та народження нездорових або ослаблених нащадків. Але все це лише перші, хоч і тривожні дзвіночки.

Якщо людство (**I рівень**) “не отямиться”, то виявиться дія **III** рівня, який утворений сукупністю екосистем, що в свою чергу формують сферу життя, або біосферу. У цьому разі глобальна екологічна криза, про загрозу якої вже кілька десятиріч йде мова, стане реальністю. Тиск **III** рівня, спочатку на **II**, а потім і **I рівень**, тобто безпосередньо на нас, людей, може бути таким сильним, що стане причиною суттєвих порушень у біосфері, навіть знищення життя на Землі.

Отже, концепція структурних рівнів живого розкриває нам головну причину так званої “поганої екології” – вона в нас самих, у біологічно неграмотній господарській діяльності, недодержанні людиною під час цієї діяльності вже відомих основних закономірностей існування живої природи, у відсутності в кожній людині і у людства загалом відчуття кінечності існування біосфери, або світу живого, за умов нехтування його законами, що об’єктивно існують.

***Повторити прочитане і виконати такі завдання:***

1. Згадайте властивості живого, що відносяться до **II** групи. Наведіть приклади їх вияву в живій природі на кожному з основних структурних рівнів біосфери.

2. Згадайте, які еволюційні рівні біосфери вам відомі. Порівняйте їх з виокремленими основними структурними рівнями і зробіть висновок про причини її розбіжності. Використайте для висновку ваші знання про теоретичний фундамент галузей біології.

3. Дайте порівняльну характеристику основних і неосновних структурних рівнів живого. Зробіть висновок про причини наявності в них рис подібності та відмінності.

## ПІДСУМОК

Завершуючи розгляд процесу становлення основних концепцій і теорій сучасної біології, ще раз звертаємо увагу на особливості, з одного боку, їх взаємозв'язку з основними рівнями організації життя, з іншого – на поєднання останніх у єдине ціле завдяки кругообігу речовин. (Цілісність біосфери крізь взаємозв'язок її основних рівнів відображена в концепції структурних рівнів життя.) Так, на клітинно-організмовому рівні обмін речовин є основним, а загальні клітинна й генетичні теорії описують закономірності його існування. На рівні організму існує кілька механізмів, що обумовлюють існування організму (і відповідно, клітинно-організованого рівня) як єдиного цілого. Наприклад, у тварин – це наявність, окрім системи тісно взаємопов'язаних не-основних рівнів, які утворюють, відповідно, клітинний, тканинний, органічний і системний рівні організму, ще і гомеостазу та нейрогуморальної регуляції функцій, яка здійснюється за допомогою нервової та ендокринної систем.

На популяційно-видовому рівні основним теоретичним узагальненням є загальна еволюційна теорія. Виходячи з неї, з усіх основних форм існування життя вид є єдиною формою, здатною бути полем діяльності природного добору. Цілісність виду розбивається внаслідок структурної та функціональної диференціації різних внутрішньовидових угруповань. Це результат певної структури та організації виду в його складних співвідношеннях з абіотичними та біотичними факторами середовища. Розвиток та вдосконалення самоконтролюючих систем популяції є причиною і наслідком розвитку їх цілісності й розглядається як основний зміст прогресивної еволюції видів. На думку групи вчених, визначення ідеї цілісності виду передбачає вивчення виду як одиниці життя, яка внутрішньо пов'язана зі стадним життям, але не лише як простої суми індивідумів, а як ієрархії внутрішньовидових одиниць. Дослідження процесу еволюції в ХХ-ХХІ ст. свідчать про те, що теоретичними узагальненнями цього рівня разом із загальною теорією еволюції є ще і загальні генетичні теорії. Завдяки ним стали зрозумілими певні механізми еволюційних перетворень, а уявлення про них набувають подальшого розвитку.

Закономірності існування екосистемо-біосферного рівня, окрім загальної теорії еволюції, описує ще сучасна концепція біосфери, що і дозволяє широке застосування системного підходу під час розгляду певних особливостей видоутворення та еволюції екосистем. Причиною розвитку цього рівня є взаємини видів, що



складають екосистеми. Різні види є ланками, які своєю діяльністю, взаєминами здійснюють кругообіг речовин та енергії в екосистемі. Ці зв'язки, особливо трофічні, і є основними елементами саморегуляції останніх, що забезпечує їх динамічну рівновагу. Всезагальною формою вияву цілісності життя на рівні біосфери є біотичний кругообіг, тобто спосіб організації та існування біоти в цілісності. Він є унікальним способом зв'язку всіх рівнів життя в їх єдності. Функціональною взаємодією структурних компонентів біоти або біотичного кругообігу забезпечується її саморегуляція та самовідтворення.

Філософський аспект біотичного кругообігу полягає в тому, що він є всезагальним способом саморегуляції системи, а причини його розвитку перетворюються на необхідні наслідки і – навпаки. У результаті відбувається взаємоперехід протилежностей, відбувається своєрідне “замикання” на себе компонентів системи, що взаємодіють. Коло переходить в спіраль, розвиток набуває спіралеподібної форми. У системі біотичного кругообігу існує координація та субординація структурних рівнів організації життя з включенням одних рівнів в інші. Залежність цих рівнів взаємна.

Отже, тільки вивчення сукупності всіх рівнів живого в їх діалектичній єдності і протилежності, їх додатковості і супідлеглості дозволяє отримати широку, всеохоплюючу панораму життя, систему життя загалом, яка і відображається концепцією структурних рівнів життя.

Стислий опис генезису (процесу становлення) основних теоретичних узагальнень в історії біології дозволив схематично представити особливості цього процесу, які висвітлюють становлення біології як наукової системи, що поступово нарощувала теоретичний фундамент на основі методологічних принципів природознавства. На рис. 27 відображені шляхи становлення фундаментальних галузей біології крізь формування її основних теоретичних узагальнень.

Як видно з рис. 27, становлення теоретичного фундаменту науки про життя відображає тісний взаємозв'язок і взаємовплив не тільки окремих фундаментальних біологічних дисциплін, а й окремих складових фундаментальних концепцій і теорій. Ця особливість їх становлення відображена в наявності:

а) загальних передумов виникнення, що в свою чергу базуються на античній філософії;

б) постійно існуючого взаємовпливу однієї на одну фундаментальних галузей вже після їх виникнення як окремих гілок біології;

в) поступовості становлення фундаментальних узагальнень окремої галузі не тільки на основі існуючих у власній галузі, але і на базі таких самих узагальнень іншої фундаментальної дисципліни.

Усе зазначене вище відображає загальнофілософські закономірності становлення теоретичного знання і є одним з доказів процесу “теоретизації” в біології.

Запропонована схема дозволила зробити такі висновки про певні аспекти сучасного теоретичного фундаменту науки про життя, про що йшлося в Передмові, а саме:

а) біологія є наукою, що має теоретичний статус;

б) з огляду на це, у ній можна виокремити фундаментальні дисципліни: клітинна біологія (цитологія), генетика, еволюціонізм і екологія, які на сучасному етапі розвитку формують два наукові напрямки – функціональну й еволюційно-екологічну біологію;

в) основними теоретичними узагальненнями сучасної біології є загальна клітинна теорія, загальні генетичні теорії (загальна теорія спадковості і загальна теорія мінливості), загальна теорія еволюції, сучасна концепція біосфери і концепція структурних рівнів живого; перші чотири пов’язані з відповідними фундаментальними дисциплінами, остання, що відображає атрибут життя, – з біологією загалом;

г) кожне з основних узагальнень має складові, які виникали поступово, їх склад відображає генезис цього узагальнення; він охоплює всі елементи теоретичного знання: поняття, закони, закономірності тощо;

г) генезис кожного основного узагальнення в історії біології відбувався у тісному взаємозв’язку з іншими аналогічними процесами, йому притаманне виникнення певних кризових станів;

д) причиною виходу з кризових станів, як правило, було застосування синтетичного підходу до вирішення суперечливих питань; можливість його застосування обумовлена взаємозв’язками узагальнень;

е) зазначені узагальнення, окрім тісного взаємозв’язку між собою, мають зв’язки і з основними рівнями живого. До того ж, одне теоретичне узагальнення може відобразити закономірності існування не тільки окремого, а і двох сусідніх рівнів живого, що є ознакою цілісності біосфери не тільки крізь єдність цих рівнів, але й крізь теоретичні біологічні узагальнення; висвітлення існування у біосфері різнорідних зв’язків (структурних, функціональних, розвитку тощо) свідчить про її системну цілісність з позицій системології.



Рис. 27. Взаємозв'язок головних біологічних теорій у контексті історичного становлення фундаментальних галузей біології, де:

- – галузь біології;
- ▤ – складова окремого основного теоретичного узагальнення;
- – власний шлях формування узагальнення в історії окремої галузі біології;
- ⇒ – результат взаємодії окремих узагальнень (галузей) біології;
- ⇔ – взаємодія окремих узагальнень (галузей) біології.

*ДЛЯ ПОДАТОК*

# ЛІТЕРАТУРА ДЛЯ САМОСТІЙНОГО О ПРАЦЮВАННЯ

1. Альбертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Молекулярная биология клетки: В 3-х т. – Москва: Мир, 1993. – Т. 2. – 539 с.
2. Альбертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Молекулярная биология клетки: В 3-х т. – Москва: Мир, 1994. – Т. 1. – 517 с.
3. Альбертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Молекулярная биология клетки: В 3-х т. – Москва: Мир, 1994. – Т. 3. – 504 с.
4. Аносов И. П., Кулинич Л. Я., Кулинич Р. Л., Гавенаускас Б. Л., Мацюра А. В. Курс истории биологии. – Київ: Твим интер, 2003. – 440 с.
5. Афанасьев В. П. Мир живого: системность, эволюция и управление. – Москва: Политиздат, 1986. – 334 с.
6. Ахлибинский Б. В., Храленко Н. И. Основные концепции современного естествознания: Учебное пособие. – Москва: Вузовская книга, 2000. – 228 с.
7. Биологи. Библиографический справочник / Т. И. Бабий, Л. Л. Коханова, Г. Г. Костюк и др. – Київ: Наукова думка, 1984. – 814 с.
8. Браун А. Д., Моженок Т. П. Неспецифический адаптационный синдром клеточной системы. – Ленинград: Наука, 1987. – 192 с.
9. Быков В. Л. Цитология и общая гистология: функциональная морфология клеток и тканей человека. – Санкт-Петербург: СОТИС, 2000. – 520 с.
10. Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. – Москва: УНЦ ДО МГУ, Прогресс-Традиция, АБФ, 1999. – 640 с.
11. Гайсинович А. Е. Зарождение и развитие генетики. – Москва: Наука, 1988. – 424 с.
12. Георгиевский А. Б. Дарвинизм: Учеб. пособие для студентов биол. и хим. спец. пед. ин-тов. – Москва: Просвещение, 1985. – 271 с.
13. Гердон Дж. Регуляция функции генов в развитии животных. – Москва: Мир, 1977. – 196 с.
14. Гершензон С. М. Еволюційна ідея до Дарвіна. – Київ: Наукова думка, 1974. – 197 с.
15. Голубець М. А. Біосфера і охорона навколишнього середовища. – Київ: “Знання” УРСР, 1982. – 48 с.
16. Голубець М. А. Від біосфери до соціосфери. – Львів, 1997. – 126 с.
17. Горелов А. А. Концепции современного естествознания: Учеб. пособие для студ. высш. учебн. заведений. – Москва: ВЛАДОС, 2000. – 512 с.
18. Гутина В. Н. Еще раз об учении В. И. Вернадского // Биология в школе, 1997. – № 3. – С. 12–16.
19. Диалектика живой природы / Под ред. Н. П. Дубинина, Г. В. Платонова. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1984. – 360 – с.

20. Дюв К. Путешествие в мир живой клетки. – Москва: Мир, 1987. – 278 с.
21. Жерихин В. В. Основные закономерности фенотипогенетических процессов (на примере морских сообществ мезозоя и кайнозоя). Автореф. дис. ... д-ра биол. наук в форме научного доклада. – Москва, 1997. – 56 с.
22. Зусмановский А. Г. Крах неodarвинизма. Потребностно-информационная теория эволюции. <http://ugsha.narod.ru/pub/nauka/zysmanovskii.html>.
23. Імунологія: Підручник / А. Ю. Вершигора, Є. У Пастер, Д. В, Колибо та ін. Передм. С. Комісаренко. За заг. ред. Є. У Пастер. – Київ: Вища школа, 2005. – 599 с.
24. Инге-Вечтомов С. Г. Генетика с основами селекции: Учеб. для биол. спец. ун-тов. – Москва: Высшая школа, 1989. – 591 с.
25. Инге-Вечтомов С. Г. Прионы дрожжей и центральная догма молекулярной биологии // Вестник Российской академии наук, 2000. – Т. 70. – № 4. – С. 299-306.
26. Иорданский Н. Н. Эволюция жизни: Учеб. пособие для студ. высш. пед. учеб. заведений. – Москва: Академия, 2001. – 432 с.
27. Канке В. А. Концепции современного естествознания: Учебник для вузов. Изд. 2-е, испр. – Москва: Логос, 2007. – 368 с.
28. Карери Дж. Порядок и беспорядок в структуре материи: Пер. с итал. – Москва: Мир, 1985. – 232 с.
29. Кейлоу П. Принципы эволюции. [http://www.erudition.ru/referat/printref/id.24511\\_1.html](http://www.erudition.ru/referat/printref/id.24511_1.html)
29. Комиссаров Б. Д. Методологические проблемы школьного биологического образования. – Москва: Просвещение, 1991. – 160 с.
30. Льюин Е. Гены. – Москва: Мир, 1987. – 544 с.
31. Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Экологическое равновесие в экосистеме // Биология в школе. – 1998. – № 3. – С. 13-19.
33. Моисеев Н. Н. Логика универсального эволюционизма и кооперативность // Вопросы философии. – 1989. – № 8. – С. 52-66.
34. Морган Т. Г. Экспериментальные основы эволюционизма: Пер. а англ. – Москва – Ленинград: Биомедгиз, 1936. – 250 с.
35. Одум Ю. Основы экологии. – Москва: Мир, 1975. – 254 с.
36. Октар А. Коротко об истории эволюции. [http://www.evolutiondeceit.com/russian/chapter3\\_1.php](http://www.evolutiondeceit.com/russian/chapter3_1.php)
37. Пригожин А. И. Философия нестабильности // Вопросы философии. – 1991. – № 6. – С. 46-52.
38. Свенсон К., Уэбстер П. Клетка / Пер. с англ. Т. Днепроvской. – Москва: Мир, 1980. – 303 с.
39. Северцев А.С. Теория эволюции: Учеб. для студентов вузов, обучающихся по направлению 510600 Биология. – Москва: ВЛАДОС, 2005. – 380 с.
40. Сидоренко Л. І. Сучасна екологія. Наукові, етичні та філософські ракурси. Навчальний посібник. – Київ: ПАРАПАН, 2002. – 152 с.
41. Солопов Е. Ф. Концепции современного естествознания: Учеб. пособие для вузов. – Москва: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 1999. – 232 с.

42. Степанюк А. В. Методологічні основи формування цілісних знань школярів про живу природу. – Тернопіль: Навчальна книга-Богдан, 1998. – 164 с.
43. Стрельчук С. І., Демидов С. В., Бердишев Г. Д., Голда Д. М. Генетика з основами селекції. – Київ: Фітосоціоцент, 2000. – 291 с.
44. Тюрюканов А. Н., Федоров В. М., Тимофеев – Ресовский Н. В. Биосферные раздумья. – Москва: Биосфера и человечество, 1996. – 368 с.
45. Тыщенко В. П. Введение в теорию эволюции: Курс лекций / Под ред. Полянского Ю. И. – Санкт-Петербург: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та, 1992. – 240 с.
46. Чайковский Ю. В. Эволюция. С чем входим в новый век // Биология в школе. – 2001. – № 1. – С. 9-14.
46. Ченцов Ю. С. Общая цитология: Учебник. – Москва: Изд-во МГУ, 1995. – 384 с.
47. Фильченко А. А., Стойка Р. С. Апоптоз и рак. – Київ: Морион, 1999. – 184 с.
48. Шевченко В. А., Топорникова Н. А., Стволинская Н. С. Генетика человека. – Москва: ВЛАДОС, 2004. – 240 с.
50. Хакен Г. Синергетика. – Москва: Мир, 1980.
51. Юсуфов А. Г., Магомедова М. А. История и методология биологии: Учеб. пособие для вузов. – Москва: Высшая школа, 2003. – 238 с.
52. Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение: Учеб. пособие для студентов ун-тов. – Москва: Высшая школа, 1981. – 343 с.

*Наукове електронне видання*

**М. М. Сидорович, Є. С. Сидорович**

**ОСНОВНІ КОНЦЕПЦІЇ  
І ТЕОРІЇ БІОЛОГІЇ:  
ІСТОРІЯ СТАНОВЛЕННЯ ТА РОЗВИТКУ**

*навчальний посібник для студентів  
біологічних і педагогічних спеціальностей*

**ISBN 978-617-7783-58-8 (електронне видання)**

Підписано до видання з готового оригінал-макету 22.02.2020 р.

Формат 60×84/8.

Гарнітура Times.

Ум. друк. арк. 12,8. Обл.-вид. арк. 13,76.

Замовлення № 1411.

Книжкове видавництво ФОП Вишемирський В. С.

Свідоцтво про внесення до Державного реєстру суб'єктів  
видавничої справи: серія ХС № 48 від 14.04.2005 р. видано Управлінням  
у справах преси та інформації 73000, Україна, м. Херсон, вул. Соборна, 2,  
тел. (050) 133–10–13, e-mail: printvvs@gmail.com, vish\_sveta@rambler.ru