

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ДВНЗ “УЖГОРОДСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ”
БІОЛОГІЧНИЙ ФАКУЛЬТЕТ

ЕВОЛЮЦІЙНА ЕКОЛОГІЯ

Навчально-методичний посібник

В.Г. Рошко

Ужгород-2023

Рошко В.Г. Навчально-методичний посібник «Еволюційна екологія». Ужгород: Видавництво УжНУ "Говерла", 2023. – 56 с.

Навчально-методичний посібник з курсу ЕВОЛЮЦІЙНА ЕКОЛОГІЯ розкриває зміст однойменної науки, що досліджує екологічні аспекти еволюції. Загальний науковий підхід полягає в розробці ключових теорій на основі раніше зібраних відомостей описового характеру, прогностичні можливості яких могли б бути використаними для передбачення подій реального світу. А головні задачі у змісті Еволюційної екології базуються на кардинально нових інтерпретаційних підходах до трактування центральної функціональної структури еволюційного процесу – біологічного угруповання. В посібнику висвітлена сучасна позиція стосовно появи фітофагії в процесі еволюції та її біологічного значення. Особлива увага звертається на роль, значення та механізми міжвидової гібридизації в еволюційному процесі та симпатричному видоутворенні.

Навчально-методичний посібник складено відповідно до робочої програми навчальної дисципліни «Еволюційна екологія» для здобувачів другого (магістерського) рівня вищої освіти галузі знань 09 Біологія, спеціальності 091 Біологія та біохімія, освітньої програми «Біологія». Видання містить методичні вказівки для виконання лабораторних робіт, що супроводжуються завданнями до виконання, основними питаннями по темах лабораторних робіт, ілюстраціями.

Рецензент: к.б.н., с.н.с. Різун В.Б.,
завідувач Відділу документування біоресурсів
Державного природознавчого музею НАНУ

*Рекомендовано до друку
методичною комісією біологічного факультету
ДВНЗ «Ужгородський національний університет»
(протокол № 6 від 28.06.2023 р.)*

ЗМІСТ І ЗАВДАННЯ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ ЕКОЛОГІЇ

Еволюційна екологія – це галузь біології, що досліджує екологічні аспекти еволюції.

Еволюційна екологія розглядає зміни, пов'язані з розвитком життя на нашій планеті, і дозволяє зрозуміти основні закономірності, діючі в екосфері до того моменту, коли важливим екологічним фактором, що впливає на більшість організмів і фізичне середовище, стала діяльність людини. Еволюційна екологія пробує реконструювати екосистеми минулого, використовуючи як палеонтологічні дані, так і відомості про сучасні екосистеми. Еволюційна екологія вивчає зв'язок еволюції видів і відповідних екологічних умов. Еволюція живого відбувалася і відбувається не тільки у напрямку ускладнення та удосконалення загальної організації, але й у напрямку пристосування до змінних умов середовища. Геоеволюція планети – це постійні зміни широченного спектру параметрів довкілля, які вимагають змін організації живих істот для їх же можливості існування в цих нових умовах. Еволюцію неможливо розглядати ізольовано від екології. Бо за своєю суттю, еволюція біологічних систем різних рівнів визначається змінами екологічних умов. Природний добір виявляється тим процесом, що регулює взаємозв'язки генотипів із конкретними параметрами конкретного середовища. Відбір особин здійснюється на основі їх екологічної толерантності. Еволюційний процес відбувається за загальною схемою: генофонд (алелофонд)-мутації-селективний відбір генотипів.

Щоб наочно показати масштаби еволюції у часі, весь еволюційний період Землі можна представити «річним» циклом, якщо період розвитку планети – приблизно 4 мільярди років скоротити до одного року. В такому випадку кожен день буде еквівалентним 11 мільйонам років. До середини серпня тривала еволюція примітивних організмів, вроді бактерій. Приблизно 1 вересня з'явилися перші складні клітини (еукаріоти). Вересень-жовтень відповідає появі основних типів морських безхребетних. В листопаді з'явилися перші хребетні – попередники риб. У грудні – гігантські рептилії, до середини грудня вони розвивались і до кінця третього тижня вони вимерли. Їх змінили птахи і ссавці. 31 грудня біля 16⁰⁰ год. з'явилася перша людина. Нинішнє сільське господарство існує протягом останніх двох хвилин року, а науково-технічна революція триває дві секунди.

Використовуючи різні підходи, можна виявляти довготривалі екологічні тенденції, встановити які тільки шляхом вивчення сучасних екосистем неможливо; такі, наприклад, як: зміни клімату, конвергентна еволюція, розселення видів тварин і рослин.

Екологія зародилась переважно як описова наука і її засновники та реалізатори витрачали більшу частину часу на опис, визначення і класифікацію різноманітних екологічних явищ. В основі класичної еволюційної науки лежать ті самі засади – нагромадження і узагальнення даних. Сучасний науковий підхід полягає в розробці загальних теорій на основі раніше зібраних відомостей

описового характеру, прогностичні можливості яких могли б бути використаними для передбачення подій реального світу. Науковці намагаються в загальних рисах зрозуміти і пояснити походження та механізми взаємозв'язків організмів між собою та з неживою природою. Створюються моделі явищ, на основі котрих можуть робитися прогнози, доступні для перевірки. Але надзвичайна складність біолого-екологічних систем вимагає застосування графічних і математичних моделей в такій мірі, що сучасні екологи нерідко використовують математику в своїй роботі не менше, ніж біологію.

Еволюційна екологія – відносно молода наука, активний розвиток якої здійснювався в другій половині 20 століття і триває донині. Становлення еволюційної екології припадає на період від початку до другої половини 19 століття, коли розпочалися поглиблені екологічні дослідження і початок вивчення взаємозв'язків живих організмів та середовища (Рулье, Северцев, Дарвін, Геккель, Вармінг).

В сучасних умовах еволюційну екологію розвивали і розвивають американський еколог Піанка і російський еколог С.С. Шварц.

Еволюція за своїм змістом екологічна, тобто – це явище екологічного характеру. Еволюцію рухає не тільки добір. Малоімовірно, щоб людина набула розум завдяки випадковій мутації. Адже мутації не мають визначеної наперед направленості.

Функціональні структури еволюційного процесу. Клітина, організм, популяція, екосистема, біосфера – це не ізольовані дискретні одиниці, а єдине дуже складне ціле. Рослини і тварини в екосистемі можна розглядати на кількох різних рівнях, наприклад на рівні особини, родинної групи (сім'я, прайд, клон), популяції і угруповання. Жоден з цих рівнів організації неможливо по справжньому зрозуміти ізольовано від інших, оскільки вони взаємопов'язані і впливають один на одного. Кожна особина одночасно входить до складу популяції виду і угруповання. В такому випадку вона повинна бути пристосована до функціонування на кожному з цих рівнів і повинна розглядатися у відповідному контексті. На кожному рівні організації з'являються нові важливі властивості, не характерні попередньому рівню. Наприклад, особини характеризуються своєю незмінною генетичною природою і тим, що вони живуть чи помирають. Тоді як популяції характеризуються частотами алелів, темпами народжуваності і смертності. Ці та інші властивості популяції змінюються в часі, в міру того як із змінами середовища змінюється склад популяції. Функціонування біологічного угруповання визначається сукупністю видів (видове багатство), взаємодією між популяціями (симбіотичними і конкурентними зв'язками) і потенційними можливостями кожної окремої популяції вижити чи процвітати в умовах угруповання та змінних умовах довкілля.

Еволюційний і екологічний статус кожного виду в угрупованні визначає його місце серед комплексу видів біоугруповання. Це характеристики чисельності і конкурентної потенції, що визначаються ступенем екологічної

спеціалізації (еволюційним віком), репродуктивної потенції, але й рівнем різноманіття угруповання.

Стійкість угруповання залежить від рівня біорізноманіття і навіть від частки домінантів в угрупованні. Втрата якогось виду в екосистемі – це не завжди наслідок його знищення (зникли дятли, посохли від наслідків антропоїзації сосни). Тут треба оцінювати продуктивність всієї екосистеми. Розглядаючи еволюцію, необхідно завжди керуватись принципами адаптацій: морфологічних, анатомічних, біохімічних, фізіологічних. Адаптації організмів направлені на те, щоб баланс із середовищем зберігався. Одні тварини використовують поведінковий механізм – із жару переходять у тінь. Інші використовують вищий рівень – фізіологічний і посилюють потовиділення.

Але існують і складніші механізми адаптації: високо в горах популяціям треба підтримувати свою чисельність. Одні популяції різко інтенсифікують процеси своєї життєдіяльності: швидке статеве дозрівання, кілька генерацій на рік, підвищення плодючості самок – тут дуже висока смертність. Поряд існуюча інша гірська популяція будує свій адаптивний механізм на мінімізації енергетичних затрат: особини мало пересуваються, низька плодючість, менший прес хижаків і нижча смертність.

Аналізуючи весь спектр рівнів організації живого, важливо розуміти, що біологічні угруповання – це унікальні комплекси живих істот, які є наслідком еволюційно-екологічних процесів.

Популяції – одна з важливіших проблем екології і еволюції. Особливості її стійкості, стратегії відновлення, поширення в просторі, поведінки її членів у різних ділянках популяційної території (особливості організмів та їх метаболізму в умовах стресу на периферії). Специфічність структури популяції в різних екологічних умовах (периферія і центр ареалу) визначає різне співвідношення статі (навіть перерозподіл статевих груп), різні способи розмноження (партеногенез, із заплідненням, вегетативне), співвідношення вікових груп, зміни показників народжуваності і смертності, зміна балансу репродуктивної потенції.

ЗАГАЛЬНІ ПРИНЦИПИ ФУНКЦІОНУВАННЯ БІОЛОГІЧНИХ СИСТЕМ

Біологічні системи усіх рівнів організації підпорядковані єдиному, генеральному закону функціонування життя. У межах цього закону важливим елементом є (виступає) біологічна циклічність. Циклічність полягає у постійному повторенні послідовних життєвих етапів: поява-ріст і розвиток-розквіт-зникнення-елімінація. Важливість розуміння цієї загальної властивості живого дозволяє об'єктивно підходити оцінки стану біорізноманіття різних рівнів і масштабів на різних хронологічних етапах еволюції біосфери і всього спектру змінних умов (параметрів) довкілля.

На фоні традиційного трактування біологічної циклічності, як властивості живого на онтогенетичному і, рідше, на цитологічному рівнях, ми ризикуємо

неадекватно сприймати реальний стан надорганізованих систем – популяцій, видів, угруповань і екосистем. Загальні принципи існування живого поширюються на всі біологічні системи. В такому випадку поява чи зародження, ріст чи розвиток, старіння чи зникнення, елімінація чи зникнення властиві для популяцій, видів, угруповань і екосистем на різних етапах їх існування. Така наступність етапів існування є базовою еволюційною характеристикою живого. Відповідно, стан популяцій, видів, угруповань і екосистем слід оцінювати якісними еволюційними параметрами – молоді, зрілі, старі. Тому природні зміни популяцій, угруповань і екосистем, аж до їх елімінації – це закономірний процес еволюційних змін, який необхідно сприймати як звичайне, обов'язкове біологічне явище.

Процес суцесійних змін в природних екосистемах, який призводить до випадання популяцій окремих видів із складу біологічного угруповання, також слід розглядати з позиції еволюційної та екологічної. Нерідко наукова кон'юнктурність (популізм) в екології превалює в оцінці звичайних екологічних явищ. Деградація болотних екосистем у Європі трактується рядом екологів як результат антропогенного впливу. Та ніякі методи ревіталізації або реанімації не в змозі зупинити незворотні суцесійні процеси, керовані законами життя.

БАЗОВІ ПРИНЦИПИ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ ЕКОЛОГІЇ

Закономірності еволюційної екології

- I).** Життя, зародившись на Землі, продовжується безперервно. Незважаючи на глобальні кризи і масові вимирання, життя постійно виявляє тенденцію до зростання і збагачення – росту і розвитку.
- II).** Головне завдання життя – відтворення, репродукція з передачею інформації.
- III).** Форма функціонування життя (нуклеїново-білкових структур) – пристосувальний і структурний розвиток (еволюція).
- IV).** Стратегія життя – концентрація ресурсів і забезпечення умов репродукції.
- V).** Форма і засоби реалізації головного завдання – утворення функціональної біологічної автономної структури – екосистеми (біологічне угруповання) для підтримання максимально ефективного і надійного функціонування життя. Мінімізація втрат екосистемою. (ефективне використання потоку енергії, біогенів та інформації).
- VI).** Загальні закономірності життя:
 - 1). адаптації (коадаптації – основа еволюції), спеціалізація, енергетична ефективність;
 - 2). перманентність суцесії – від піонерних до клімаксових;
 - 3). спеціалізація видів в біологічному угрупованні: від генералістів до спеціалістів (від ценофобів до ценофілів);

4). максимальне заповнення біологічної ємності середовища – підвищення біорізноманіття і зниження конкурентного тиску (конкурентних взаємодій);

5). ідіоадаптації та ароморфози у міжкризовий та кризовий періоди еволюції, чергування стабілізуючого та рушійного добору, динаміка інтенсивності мутагенезу в період стагнації та екологічних криз;

6). підвищення стійкості екосистем через ускладнення трофічних ланцюгів; поява продуцентів – редуцентів – консументів (фітофагія, зоофагія, хижацтво, паразитизм; (збільшення рівнів консументів); ключове значення фітофагії і роль консументів вищих порядків.

7). Через регуляцію приросту фітомаси стабілізується екосистема і мінімізуються незворотні втрати енергії та біогенів;

8). енергетичні жертви екосистеми для утримання регуляторів чисельності – консументів (підвищення стабільності, стійкості, зменшення втрат енергії та біогенів); значення целюлози, лігніну, геміцелюлоз, нектару, як вимушені жертви рослин; висока плодючість консументів I порядку, як вимушена жертва для хижаків;

9). Пристосувальний характер коеволюції організмів-антагоністів, взаємні жертви для підтримання рівноваги в системі рослина-фітофаг, хижак-жертва, паразит-господар.

10). Еволюційна елімінація суперпродуцентів, суперфітофагів, суперхижаків, суперпаразитів через природний добір;

11). Еволюційне зниження напруги міжвидової конкуренції та міжвидового антагонізму в процесі розвитку екосистем;

зростання біорізноманіття угруповання через звуження екологічної спеціалізації, звуження реалізованих ніш, заповнення екологічних вакансій, зниження напруженості конкурентного тиску, ослаблення антагоністичних взаємодій, розвиток симбіотичних взаємодій (лишайники, жуйні); трансформація трофіки в ізольованих екосистемах (варани – крупні хижаки, рослиноїдні птахи – хижаки);

12). Коеволюційна суть еволюційного процесу; еволюція біологічних угруповань;

13). міжвидова гібридизація, як захисна та еволюційна реакція біоти на екологічні зміни;

14). Подолання гібридного дисгенезу – конфлікту різних геномів на рівні мейозу; а). подвоєння хромосомних наборів (алича x терен = слива – $2n+2n$); в). частковоклональне або мероклональне утворення статевих клітин, де один із хромосомних наборів елімінується, а інший подвоюється; ініціація дробіння яйцеклітини з подвоєнням n ;

15). Гібридне видоутворення (симпатричне видоутворення) шляхом поліплоїдизації; гібридизація з наступним подвоєнням числа хромосом; фрагментація, злиття хромосом, хромосомні перебудови, що протікають всередині ізольованої популяції;

16). Еволюційна поява різних типів і способів розмноження для збереження життя і видів у змінних екологічних умовах;

17). енергетична економія популяцій видів через зміни співвідношення статі;

18). зміни структури біологічних угруповань в залежності від змін ємності середовища; зміни співвідношення домінантних, звичайних і рідкісних видів у різних екологічних умовах (широтний градієнт);

19). Морфо-фізіологічні адаптації рослин і тварин до існування в різних екологічних умовах.

ЕВОЛЮЦІЯ БІОТИ, ЯК ЕВОЛЮЦІЯ БІОЛОГІЧНИХ УГРУПОВАНЬ

Достатньо великий пласт нагромадженої інформації палеонтологічних даних дозволив нині надійно констатувати, що в основі еволюції живого на нашій планеті, визначальна роль належить біологічним угрупованням, а не, як раніше вважалось – популяціям окремих видів. Дарвінівське трактування популяції, як структурної одиниці еволюційного процесу, виявилось помилковим. Сучасні технології та інформаційні можливості однозначно виявили, що біологічне угруповання є функціональною структурою, що у загальному забезпечує еволюційний процес на нашій планеті.

Види і популяції видів в природі ніколи не існують і не можуть існувати ізольовано від інших видів та їх популяцій. Форма існування видів на Землі єдина – екосистемна. Функціонально і структурно екосистема представлена сукупністю популяцій видів на специфічній території, що співіснують завдяки складним взаємозв'язкам між собою та елементами середовища. Такі екосистеми відзначаються складними динамічними процесами, що породжуються первинно – геохімічною еволюцією планети і відповідними змінами окремих територій та вторинно – еволюцією живих істот і відповідними змінами компонентів угруповань. Така відносна і динамічна стійкість угруповань в екосистемі забезпечена природними еволюційними процесами.

Біологічне угруповання – це комплекс видів (продуцентів, консументів різних порядків та редуцентів) який сформувався на обширній, відносно однорідній території в результаті тривалого еволюційного процесу під впливом місцевих екологічних факторів та екологічних взаємодій між видами. Біологічне угруповання – це відносно автономна еволюційно-екологічна структура. Відповідно, еволюційні процеси і явища відбуваються в межах окремих екосистем та їх біологічної складової – біологічних угруповань. Виходячи із зазначеного, логічно виникає найважливіше питання: Як біологічне угруповання впливає на еволюцію виду?

У сформованому угрупованні види тісно "притерті" один до одного, взаємно адаптовані; всі ніші зайняті; "вільних місць" немає (або мало). Видам просто нікуди еволюціонувати. Таким чином, угруповання уповільнює еволюцію видів. Точніше кажучи, сповільнюється їх хаотична, непередбачувана, "некогерентна" еволюція. Види продовжують змінюватися,

але зміни ці вже не хаотичні: вони направляються і регулюються угрупованням – стабілізуючий добір. Найважливіші напрямки еволюції видів в стійкому угрупованні – це екологічна спеціалізація і коадаптації.

Тут варто повернутися до дарвінівської теорії еволюції. Помилка Ч.Дарвіна полягала в його трактуванні, що кожен таксон, від видового і вище, еволюціонують незалежно. Але слід згадати, що види у природі не ізольовані один від одного. Реально ж відбувається тільки коеволюція у складі біологічних угруповань екосистем.

Черговим недоліком виявився Дарвінівський висновок, що єдиним процесом, який міг створити систематичні закономірності в літописі скам'янілостей і біогеографічному розподілі видів, був процес повільної трансформації одних видів у інші. Але ж геоеволюція Землі не протікала рівномірно. Ці трансформації, які мали ендегенну і екзогенну природу здійснювалися найчастіше вибухово, спонтанно із різною амплітудою, що на пряму впливало на біоту.

Еволюція видів, згідно з дарвінізмом, спричинена взаємодією трьох принципів: 1) мінливість, причини якої сам Дарвін не пояснював; 2) спадковість — консервативна сила, що передає риси від батьків нащадкам; 3) боротьба за існування, яка визначає переваги одних особин над іншими.

Як пояснював Дарвін, біологічні види складаються з особин, котрі мало відрізняються одна від одної, та мають тенденцію до розмноження протягом поколінь за геометричною прогресією. Розмноження стримують обмежені ресурси, хвороби, хижаки тощо, що породжує боротьбу за виживання серед представників виду. Деякі особини мають особливості, що дають їм невелику перевагу в цій боротьбі, ефективніше споживання чи кращий доступ до ресурсів, більший опір хворобам, більший успіх у уникненні хижаків тощо. Ці особини, як правило, краще виживають і залишають більше потомства. Потомство, відповідно, успадковує особливості своїх батьків. Таким чином відбувається природний добір – найбільш пристосовані особини з вищими шансами виживають, а їхні корисні риси поширюються в популяції. Через тривалий період часу нащадки стають так відрізнитися від предків, що їх можна класифікувати як новий біологічний вид. В той же час, трактування “боротьби за існування” Дарвін чітко не сформулював і не пояснив. Не привів наукових підтверджень теорії і прикладів “макроеволюції” (переходу від одного виду до іншого).

Повертаючись до питання впливу угруповання на еволюцію видів, слід відзначити наступне. Види, що потенційно претендують на одні й ті ж ніші (найчастіше це близькоспоріднені види, що входять в один старший таксон) прагнуть розділити екологічний простір, щоб знизити перекривання ніш і послабити конкуренцію. Звуження ніші дає можливість краще до неї пристосуватися, підвищити ефективність використання ресурсів. Таким чином, угруповання стимулює екологічну спеціалізацію видів.

Стале угруповання сприяє екологічній спеціалізації ще й тим, що воно певною мірою підвищує стабільність умов існування для видів, що в нього

входять (адже сусіди по угрупованню складають найважливіший елемент зовнішнього середовища для кожного виду; якщо ці сусіди завжди одні й ті ж, до них легко пристосуватися, як до постійних факторів середовища). Крім того, угруповання "кондиціонує середовище" (наприклад, кожен стійкий тип рослинного угруповання створює і підтримує певний склад ґрунту, затіненість, вологість, свій мікроклімат). Стабільність умов веде до стабілізації "адаптивної норми" і все більш глибокої спеціалізації видів.

У стійкому угрупованні, одночасно зі спеціалізацією, відбувається все більш точна "притирка" видів один до одного, виникають коадаптації і симбіотичні відносини. У граничному випадку високоорганізований симбіотичний "блок" угруповання може навіть перетворитися на новий організм. Це сталося, наприклад, з деякими археобактеріями, які в результаті симбіозу з еубактеріями перетворилися в еукаріот; з деякими грибами, які в результаті симбіозу з водоростями перетворилися на лишайники; І цілком зрозуміло, що всі симбіотичні організми розвинулися з "шматочків" угруповань, з комплексів добре "притертих" один до одного видів.

Ідіоадаптації у міжкризовий та ароморфози у кризовий періоди. Якщо під впливом якихось різких змін угруповання руйнується, велика частина видів гине разом з угрупованням, причому в першу чергу вимирають самі екологічно спеціалізовані, тобто найбільш пристосовані і конкурентоспроможні в недавньому минулому. При цьому звільняється безліч ніш. Стабілізуючий добір, який утримував кожен вид в строгих рамках і визначається структурою угруповання, різко слабшає. Зростає мінливість (мутагенез); починається вибух формоутворення, що призводить до рушійного добору. Це продовжується до тих пір, поки екологічний простір знову не заповниться і не відбудеться самоорганізація знову зрослої різноманітності видів у нові структуровані угруповання. Після цього еволюція знову стане "когерентною", але угруповання будуть вже іншими, і спрямованість еволюційних процесів, що задається новою структурою угруповання, може відрізнитися від колишньої (хоча головні загальні тенденції – спеціалізація і коадаптації (спільні пристосування один до одного) – в будь-якому випадку збережуться).

Еволюція угруповань. Ми розглянули тільки одну сторону питання: як угруповання впливає на еволюцію видів (ціле впливає на елементи)? Але самі угруповання теж здатні еволюціонувати як особливі цілісні живі системи. Окремі угруповання як елементи входять до складу систем ще більш високого порядку – біномів, біот, які теж мають свою структуру і свої закономірності еволюційного розвитку.

Цінний матеріал для вивчення цих закономірностей дає кількісний аналіз динаміки різноманіття. Для угруповань і цілих біот характерні періоди тривалого "стазису" – порівняно повільних, спрямованих, "когерентних" змін, змінювані короткочасними кризами, під час яких структура угруповань руйнується і відбуваються швидкі, "некогерентні", малопередбачувані еволюційні процеси. Утворена після кризи нова структура угруповань зазвичай виявляється більш складною і більш стійкою, ніж колишня.

Очевидно, високоорганізоване угруповання здатне підтримувати стійкість входячих до нього видів за рахунок механізмів зворотного зв'язку (в системі, де всі елементи підігнані один до одного, зниження чисельності якогось виду негайно веде до виникнення потужних стимулів для відновлення його чисельності: стає більше корму, менше хижаків і паразитів і т.д.). Безсумнівно, існують і інші, невідомі поки механізми взаємодії між цілим (спільнотою) і його елементами (видами).

Окремі види організмів існують у біосфері не самі по собі. Хочуть вони того чи ні, але їм доводиться жити в оточенні величезної безлічі інших організмів, з якими їх пов'язують тисячі різноманітних ниток. Ці нитки-взаємодії утворюють складну мережу, що об'єднує окремі популяції різних видів тварин і рослин в більш-менш цілісні конструкції – екосистеми. Одні з цих зв'язків – слабкі, мінущі; інші – міцні і стійкі. Оскільки таких зв'язків дуже багато, часом важко сказати заздалегідь, які наслідки може мати навіть невелика зміна якого-небудь угруповання. Загибель одного виду може пройти практично непоміченою, тоді як загибель іншого може зруйнувати всю структуру угруповання і призвести до незворотних, навіть катастрофічних наслідків.

Еволюція екосистем. Піонерні угруповання – "рихлі", безструктурні і бідні. Їх складають види, що не виносять тісноти й конкуренції і готові заради цього перенести будь-які труднощі: бідний ґрунт, різкі коливання вологості і температури. Види-піонери (такі як кульбабки, мати-й-мачуха, іван-чай, подорожник, багато злаки, переважно куничник, на наступний рік – шипшина, осика, береза) ні від кого не залежать і ні в кому не потребують, вони самі собі господарі. Насіння їх розносяться вітром, а не птахами, і запилюють їх часто теж вітер, а не комахи.

Стадіальні (проміжні) угруповання, змінюючи один одного, стають все багатшими, складнішими і більш згуртованими. Клімаксне угруповання – найскладніше і цілісне, в ньому тварини і рослини максимально взаємопов'язані і взаємозалежні. Саме в клімаксних угрупованнях процвітають самі високорозвинені і конкурентоспроможні(?) організми. Але вони ж – і самі вимогливі до умов зовнішнього середовища.

Сучасне трактування клімаксних екосистем, як найстійкіших і найефективніших, дуже суперечливе і нелогічне. Адже «старі» екосистеми дуже крихкі по відношенню до дистурбанцій. І зрозуміло, що будь-яка криза, будь-яке зовнішнє збурення в першу чергу позначається саме на клімаксних угрупованнях. Саме тому під час великих екологічних катастроф минулого – масових вимирань – в першу чергу руйнувалися верхні "поверхи" сукцесії. І разом з ними гинули "господарі життя" – найсильніші і "приспосовані" організми (ті ж динозаври, наприклад).

Піонери, яким все дарма, звичайно виживали, і після кризи починали заново формувати зруйновані верхні рівні сукцесійної системи. Якщо ж важкі, "кризові" умови діють довго, то й угруповання може міцно "застрягти" на піонерній стадії. Що і відбувається, наприклад, на міських пустирях.

Генералісти – спеціалісти, ценофоби – ценофіли. "Сукцесійна система" досить стійка. "Стороннім" видам буває досить важко в неї вбудуватися, навіть якщо вони в чомусь досконаліші і прогресивніші за її учасників. Наприклад, покритонасінні (квіткові) рослини, що з'явилися в кінці першої половини крейдового періоду, спочатку довго не могли широко поширитися, тому що все довкола було "зайнято" сукцесійними системами, що складаються з голонасінних. Тільки коли квітковим вдалося "захопити" піонерні стадії сукцесійного циклу, вони зуміли витіснити старі угруповання з більшості місцеперебувань. Панування голонасінних збереглося лише в зоні хвойних лісів.

Сформована "сукцесійна система" не тільки підтримує рівновагу в природі, здійснюючи найбільш ефективний кругообіг речовин і енергії, але і помітно гальмує еволюційний поступ. Щоб вдале еволюційне нововведення змогло поширитися і вбудуватися в цикл, часто доводиться чекати екологічної кризи. З іншого боку, високорозвинені угруповання, особливо клімаксні, часто стають ареною дивовижних еволюційних експериментів. Тісні взаємовигідні відносини, що складаються в клімаксних угрупованні між різними видами, можуть призвести до появи зовсім нових форм життя.

Поява нових форм життя в результаті симбіозу – тобто шляхом злиття угруповання або якогось його фрагмента в єдиний організм – зовсім не якась екзотика чи рідкість, а один з магістральних шляхів еволюції. Наприклад, жуйні ссавці ніколи б не навчилися харчуватися грубою рослинною їжею (а значить, і не стали б жуйними), якби не обзавелися цінними співмешканцями – одноклітинними симбіонтами, які живуть в них у шлунку і перетравлюють за них целюлозу, яку жодне ссавець перетравити фізично не може. Поява ссавців, здатних харчуватися такими кормами, змінило не тільки їх самих, але обличчя планети, тобто структуру біосфери. Багато вчених вважають, що тільки завдяки цим ссавцям з'явилися і поширилися на різних континентах трав'яні екосистеми – степи, савани і прерії. Великі рослиноїдні звірі, виїдаючи (прикусуючи молоді пагони) і витоптуючи пагони дерев, зуміли в кінці кінців зупинити сукцесію на ранній "трав'янистої" стадії. А поява степів і саван, в свою чергу, сприяло зростанню різноманітності інших звірів, для яких покриті травою простори представляють більш сприятливе середовище, ніж густі ліси. Ще зовсім недавно (до великого вимирання великої фауни на всіх континентах близько 10.000 років тому) по степах і преріях всіх великих континентів бродили такі ж величезні стада різноманітних великих тварин, які зараз можна побачити тільки в деяких африканських національних парках на зразок Серенгеті. І у всьому цьому зовсім не останню роль зіграли мікроскопічні джгутикові і інфузорії, які так вдало оселилися в шлунках трав'яних звірів.

Угруповання спрямовують і регулюють еволюцію організмів. У розвиненому угрупованні всі можливі ніші зазвичай зайняті, і новим видам просто нікуди поткнутися. Якщо ж якийсь вид зникне (наприклад, в результаті короткочасного похолодання), то спорожніла ніша, немов вакуумний насос, "втягує" в себе якусь популяцію (зазвичай споріднену вимерлому виду) із

сусідньої ніші. І ця популяція, поступово пристосовуючись до нових умов, швидко набуває схожості зі зниклим видом. Так може з'явитися новий вид, дуже схожий на вимерлий. Угрупування, таким чином, підтримує свою структуру і цілісність.

Цікаві еволюційні експерименти виходять в тих випадках, коли екосистема сильно розріджена, і відповідних кандидатів на порожні ніші взяти ніде. У цьому випадку (наприклад, на ізольованих островах, куди випадково занесло всього декілька видів організмів) можуть відбуватися дивні речі. Порожні ніші починають освоюватися зовсім "невідповідними" кандидатами. Оскільки ссавці (за винятком кажанів) не вміють долати морські протоки, на багатьох островах ніколи не було хижих звірів. Порожні ніші хижаків заповнювалися ким попало. На деяких островах Індонезії з'явилися гігантські хижі ящірки – варани. Самим звичайним явищем стала поява на островах гігантських хижих нелітаючих птахів, таких як мадагаскарські епіорніси і новозеландські моа (здатність до польоту у острівних птахів часто зникає теж по причині відсутності хижих звірів – ні ворогів, від яких потрібно відлітати). Згадаймо, що такі птахи в безлічі розплодилися і на материках в палеоценову епоху, коли великі хижі динозаври вже вимерли, а великі хижі звірі ще не з'явилися.

Буває і так, що порожня ніша "втягує" в себе і зовсім вже несподівані тварин. Чи може папуга перетворитися в орла? Виявляється, може. Якщо, звичайно, поблизу немає справжніх орлів і ніша пустує. Новозеландський папуга кеа, що мирно харчувався фруктами і насінням, на подив учених і обуренню фермерів навчився нападати на свійських овець і вбивати їх, розриваючи гострим дзьобом шийні артерії. Цікаво, що не всі папуги кеа, а тільки деякі старі самці володіють мистецтвом полювання на овець. Решта зграї сидить і чекає, поки ватажок наодинці зробить свій «попугайський» подвиг і вб'є здобич, яка в десятки разів перевершує його за вагою та силою. А потім, звичайно, всі злітаються і бенкетують.

Величезна роль угруповань в еволюції і в структурі біосфери говорить про те, як важливо людині намагатися зберегти не тільки окремі види тварин і рослин, а й цілісні угруповання, без яких багато видів просто не можуть існувати. В основному це самі високорозвинені і прогресивні види, характерні для угруповань клімаксної фази. Клімаксні угруповання – найдосконаліші і ефективні, але вони ж і найбільш вразливі та беззахисні перед обличчям антропогенної кризи. Зруйнувавши їх, людина ризикує залишитися на планеті наодинці з "піонерними" формами – мухами, мишами і кульбабами. Яким, як і йому, немає діла до проблем високорозвинених спільнот.

Взаємозв'язки в угрупованні. Основу виникнення та існування екосистем представляють відносини організмів, їх зв'язки, в які вони вступають, населяючи один і той же екоотп. Міжвидові відносини підрозділяються на чотири типи: трофічні, топічні, форичні і фабричні.

Трофічні зв'язки виникають, коли один вид харчується іншим (або живими особинами, або їх залишками чи продуктами життєдіяльності).

Топічні зв'язки характеризують будь-яку, фізичну або хімічну зміну умов існування одного виду в результаті життєдіяльності іншого. Вони полягають у створенні одним видом середовища для іншого, у формуванні субстрату, у впливі на рух води, повітря, у зміні температури, насиченні середовища продуктами виділення і т. п.

Форичні зв'язки – участь одного виду в поширенні іншого.

Фабричні зв'язки - коли один вид використовує для будівництва своїх споруд продукти виділення або останки або навіть живих особин іншого виду.

Не тільки теоретичний, але і в значній мірі практичний інтерес представляють принципи функціонування екосистем. Деякі з них:

- принцип (правило) різноманітності умов біотопу: чим різноманітніші умови життя в межах біотопу, тим більше число видів у складі біологічного угруповання;

- принцип відхилення умов існування від норми: чим більше відхилення умов існування від оптимуму (норми) в межах біотопу, тим бідніше видами стає біологічне угруповання, що його заселяє і тим відносно більше особин має кожен присутній вид. Чисельність особин виду і кількість видів в угрупованні обернено пропорційні;

- принцип щільної упаковки: види, об'єднані в угруповання (екосистему), використовують усі можливості для існування, що надаються середовищем, з мінімальною (але не нульовою) конкуренцією між собою і максимальною біологічною продуктивністю в умовах конкретного місця проживання (біотопу). При цьому простір заповнюється з найбільшою можливою щільністю.

Від екватора до високих широт зростає відносна частка вітрозапильованих рослин. У тропічній зоні 98-99% видів рослин запилюються за допомогою тварин. У помірній зоні, навпаки, до 80%, а у високих широтах до 100 запилюються вітром. У тропічній зоні запилення можливе цілий рік, або майже цілий рік.

Еволюційні події початкових етапів становлення біологічного угруповання (узагальнення до еволюції угруповань). На початкових стадіях до складу біологічного угруповання входять переважно види з широкою екологічною пластичністю – політопи і поліфаги. Для них характерні широкі біоценотичні зв'язки і низькі вимоги до факторів середовища. Реалізовані екологічні ніші перших поселенців широкі. Конкурентна здатність цих піонерних видів висока.

Невибагливість до умов довкілля, широкий спектр харчових ресурсів, конкурентна агресивність, визначають чисельну та інтенсивну контактність видів на ранніх стадіях біологічного угруповання. Реально проявляється безпосереднє контактування великої кількості видів між собою. Екологічні взаємодії багаточленні та інтенсивні. Загальне наповнення екосистеми переважно за рахунок видів низьких трофічних рівнів. Тому трофічні ланцюги молодих біологічних угруповань виявляються короткими.

За стабільних умов еволюція біологічного угруповання визначається низьким темпом і незначними змінами. Головні вектори еволюційних змін біологічного угруповання:

- Загальне звуження екологічної спеціалізації (високі вимоги до факторів середовища, вибагливість до умов довкілля, напрям вектору еволюції виду – від політопії до стенотопії, спеціалізація трофіки);
- Звуження реалізованих ніш (звуження вимог до умов довкілля – вища екологічна вибірковість, звуження харчової спеціалізації);
- Зменшення чисельності популяцій видів;
- Зменшення кількості безпосередніх екологічних зв'язків (контактів);
- Зменшення інтенсивності конкурентних взаємодій;
- Продовження трофічних ланцюгів за рахунок вищих трофічних рівнів;
- Збільшення кількості видів за рахунок різних трофічних рівнів;
- Підвищення стійкості біологічного угруповання за рахунок збільшення кількості видів-регуляторів консументів: хижаків, паразитів і паразитоїдів.

ФІТОФАГІЯ, ЇЇ ПОЯВА ТА ЗНАЧЕННЯ

Фітофагія – це явище поїдання тваринними організмами живих частин рослин або поїдання їх цілком. Фітофаги – тварини, що харчуються рослинами. Різні фітофаги різняться своїми потребами і різні рослини суттєво відрізняються в якості харчового ресурсу. Малорухомим і ростучим організмам необхідно більше пластичних речовин – білків, із яких вони будують своє тіло. Тварини з активним способом життя вимагають підвищеного вмісту енергоресурсів – полісахаридів і жирів. Так, малорухливі сисні комахи, що харчуються бідним на білки і багатим цукрами соком рослин, майже не використовують цукри і викидають їх із кишечника. Навпаки, більшість активно літаючих комах поглинають багатий цукрами нектар і часто не використовують ніякої іншої їжі. Наземні рослини з точки зору їх харчової цінності значно відрізняються від водних. Водні складаються переважно з білка протоплазми, вони можуть бути досить повно перетворені в біомасу фітофагів. Зате у наземних рослин основна частина біомаси складається із полісахаридів – лігніну та целюлози. Тому їх використання фітофагами ускладнене.

Спосіб харчування, коли продуцент поглинається консументом цілком – голофагія. Найчастіше це характерно для водних екосистем, де консумент значно більший за продуцента. Рідше таке буває на суші, коли копитні виривають трав'янисті рослини з ґрунту. Консумент тут виступає як фактор еволюції і регулятор чисельності продуцента, перешкоджаючи пере експлуатації ресурсу.

Спосіб харчування фотосинтезуючими частинами рослин називається філлофагією, незважаючи на те, чи є ці частини листками. Тут консумент впливає на щільність популяції і стан екосистеми в цілому, знижуючи продукційні можливості. Важливою особливістю такої взаємодії є здатність

рослин до відновлення стану фотосинтезуючого органу. У спорових і голонасінних листки містять багато целюлози і харчування ними мало чим відрізняється від споживання мортмаси. Консументу необхідно спожити велику кількість зеленої маси, заради отримання необхідної кількості білка. Листки Гнатових і покритонасінних значно багатші білками і швидше відновлюються після об'їдання. Отримання одної і тої ж кількості білка принесе в середньому значно менше біди покритонасінним в порівнянні з голонасінними. Ще менше страждають трав'янисті рослини, особливо злаки.

Ризофагія – харчування коренями рослин, але в цьому аспекті палеонтологічні відомості відсутні.

Лімфофагія – висисання рідин живих рослин з допомогою різних сисних апаратів. За такого способу живлення може висисатися вміст клітин, коли консумент отримує весь її вміст, залишаючи клітинну стінку, що важко засвоюється. В іншому випадку висисаються соки із судин, флоєми і ксилеми, хоча останні значно бідніші. Часто консумент споживає тільки білки, викидаючи інше разом із цукрами. В пізньому мезозої і кайнозої поширеним стало висисання нектару, спеціально продукованого рослинами для приваблення запилювачів. Затрати на виробництво нектару може сягати 10% всіх затрат на розмноження. За такого способу живлення, рослини пошкоджуються консументами найменше.

Гіменофагія – це харчування генеративними органами рослин. Цей спосіб живлення дуже вигідний для консумента, оскільки ембріональні тканини цих органів значно ближчі за складом до тваринних клітин. Рослини досить легко миряться з таким способом споживання, отримуючи послуги запилювачів та поширювачів спор. У комах цей спосіб живлення був поширений в палеозої і мезозої, а хребетних – в кайнозої.

На суші головними споживачами рослин виступають детритофаги – споживачі мортмаси. Сюди зазвичай відносять і споживачів живої деревини, бо вона відноситься до недихаючої біомаси і суттєво від мортмаси не відрізняється. Екосистема зацікавлена у чим швидшій переробці мортмаси і поверненню біогенів в кругообіг.

Первинна взаємодія продуцентів і редуцентів виникла ще в глибокому докембрії у вигляді досконалого утвору – водорослево-бактеріального мату. Проте еволюція пішла в сторону все більшої ролі в екосистемах консументів, вибудованих у декілька порядків. Екосистема із споживачами живої речовини у своєму складі виявляється кращою і стійкішою ніж без них. І це не дивлячись на те, що консументи їй обходяться не дешево. Особливо це стосується вищих трофічних рівнів. Адже існування навіть незначного за біомасою вищого трофічного рівня вимагає на кілька порядків вищої біомаси продуцентів, що забезпечують їх існування.

Ролей, які відіграють в екосистемі споживачі живої речовини дві: консументи підвищують стійкість екосистеми за рахунок розділення центрів продукції і центрів дихання і здійснюють регуляцію щільності популяцій.

Перше – це один із важливіших способів підтримання стійкості біогеохімічних кругообігів. Друге – знижує незворотні втрати органіки в ході кругообігу.

Регуляція здійснюється за рахунок вилучення частини біомаси екосистеми або перешкоджанням її появи (зниження числа репродуктивних особин і зниження темпу наростання біомаси). Система перешкоджає наростанню в геометричній прогресії чисельності продуцентів і, відповідно, здатність продукувати більше мортмаси, ніж її можуть переробити редуценти. Особливо великий надлишок мортмаси може бути у випадку масової загибелі чи катастрофічній пере експлуатації ресурсів. Екосистема старається зменшити мортмасу, оскільки при неможливості переробки її редуцентами, значна частина біогенів і вільної енергії у вигляді відновленого вуглецю незворотно відійде за межі екосистеми. Ще шкідливіший надлишок мортмаси в екосистемах з обмеженим притоком кисню, що обмежує процес окислення мортмаси.

Значення фітофагії. Важливим еволюційним аспектом розвитку фітофагії можна назвати формування біорізноманіття. С. Стенлі (1976), аналізуючи проблеми макроеволюції, пише, що поява більш високого трофічного рівня здатне підвищити різноманітність на попередньому рівні. Коеволюція рослин і рослиноїдних комах – найважливіший механізм, що забезпечує зростання видового багатства обох цих груп протягом усього їхнього еволюції. Так, близько 600 млн. років тому поява перших рослиноїдних організмів призвела до виїдання монокультур водоростей і могло спровокувати потужний за всю історію Землі спалах еволюційної активності, званий еволюціоністами «кембрійських вибухом», коли всього за кілька мільйонів років різко підвищилося біорізноманіття.

А розквіт квіткових рослин збігся з появою лускокрилих. Хімічна дивергенція засобів захисту рослин знижує ефективність харчування поліфагів і призводить до прискорення еволюції стенофагів. Відзначено також, що оскільки споріднені види містять подібні метаболіти, еволюція рослиноїдних комах, особливо метеликів, йде паралельно філогенії рослин-господарів (Е. Піанка, 1981).

Фітофаги (і паразити) зазвичай знищують і ушкоджують лише частину особин фітоценозу, але при цьому можуть сильно змінювати конкурентну обстановку в угрупованнях. Ці важливі посередники багато в чому визначають результат конкуренції рослин: вони можуть настільки ослабити вид, що під впливом конкурентів він буде витіснений із угруповання.

Наслідки взаємодії з паразитами сильно залежать від еволюційної коадаптованості партнерів. Наприклад, в США рослини природних пасовищ уражаються грибами в 3-5 разів менше, ніж посіви люцерни (*Medicago*) і конюшини (*Trifolium*). Особливо великої шкоди завдають паразити, привнесені з інших регіонів. З цієї причини, наприклад, протягом 50 років з широколистяних лісів Північної Америки практично випав поширений домінант – зубчастий каштан (*Castanea dentata*), що становив 40% біомаси лісів в районі Аппалачів (Одум, 1986). Це сталося після того, як в 1904 р. з Китаю

разом з інтродукованими деревами був завезений вражаючий кору гриб *Endothia parasitica*. За Б. Небелом (1993), в результаті цієї найбільшої ботанічної катастрофи загинуло близько 3,5 млрд. дерев. Загибель каштана прискорювалася тим, що ослаблені паразитом рослини програвали в конкуренції іншим домінантам.

ЦЕЛЮЛОЗА, ЛІГНІН, ГЕМЦЕЛЮЛОЗИ У СКЛАДІ РОСЛИННИХ ОРГАНІЗМІВ

Вищі наземні рослини відзначаються високою різноманітністю морфологічної та анатомічної будови. Широченний спектр цього різноманіття, разом із величезним видовим багатством – це результат еволюції зелених рослин в самих різних екологічних умовах Землі. Важливо розуміти, що особливості будови сучасних рослин не забезпечують найвищий фотосинтезуючий ефект з такої площі поверхні рослинного організму і, тим більше, не відповідають ефективному співвідношенню біологічного об'єму до кількісного показника фотосинтезу. Тут мається на увазі великий вміст біологічного баласту, який не використовується для безпосередніх життєвих потреб рослини. Асимілююча тканина рослин становить часто незначну частину від загальної кількості живих клітин. Виникає питання: Чому рослини-продуценти синтезують відносно велику частку органічних речовин, які реально не приносять безпосередньої користі рослині в своєму головному завданні – фотосинтетичній діяльності?

Для того, щоб пояснити такий еволюційний шлях рослинних організмів на планеті, варто розглянути ці, так звані баластні речовини та їх частку у складі різноманітних таксонів.

Целюлоза (клітковина) – основний структурний полісахарид рослин. Це найпоширеніша органічна сполука на Землі. Частка целюлози в клітинних стінках рослин становить 40-50%. Масова частка целюлози в деревині – 50%. Волокна бавовни містять до 95% целюлози, волокна льону та конопель – до 80%.

Організм людини не пристосований до перетравлювання целюлози, так як не має ферментів, необхідних для розриву зв'язків між залишками β-глюкози в макромолекулі целюлози. Лише у термітів і жуйних тварин (наприклад, корів) в травній системі живуть мікроорганізми, що виробляють необхідні для цього ферменти.

Целюлоза виступає будівельним і конструкційним матеріалом рослинного організму. Целюлоза – обов'язковий елемент клітинної оболонки рослин. Вона надає рослинним тканинам механічну міцність і еластичність, утворюючи ніби скелет рослини. У сухій деревині міститься від 40 до 60% так званої а-целюлози.

Вміст целюлози у деяких трав'янистих рослинах:

райграс високий – *Lolium multiflorum* Lam. – 35,0%

полин звичайний – *Artemisia absinthium* L. – 40,3%
топінамбур – *Helianthus tuberosus* L. – 43,3%
люцерна посівна – *Medicago sativa* L. – 44,7%
лангас прекрасний (*Languas speciosa* Small.) – 49,9%;
арундо тростниковий (*Arundo donax*) – 50%;
мелоканна бамбукова (*Melocanna bambusoides*) – 63%.

Крім целюлози в деревині міститься до 25-30% лігніну. **Лігнін** – характерний хімічний і морфологічний компонент тканин вищих рослин, таких, як голонасінні і покритонасінні. Його присутність типова для тканин, які проводять рідини (наприклад, для ксилеми) і надаючих механічну міцність. У нижчих рослин (водорості), мохів і грибів лігнін виявлений незначних кількостях. Кількість лігніну в деревині досить сильно варіює, наприклад, для хвойних порід вона складає 27-30%, для листяних – 18-24%. Лігнін – обов'язковий компонент клітинних стінок. На відміну від целюлози та інших полісахаридів, виділений з деревини лігнін не є індивідуальною речовиною, а являє собою суміш ароматичних полімерів спорідненого будови. Процес лігніфікації має велике значення для життя дерев і відіграв важливу роль в еволюції рослин. Саме лігніфікація рослинних тканин дозволила здійснити перехід рослин від водного до наземного способу життя. Лігнін надає механічним волокнам і провідним елементам рослин, що живуть на суші, необхідні жорсткість і гідрофобність клітинних стінок. Завдяки лігніну і виникли на Землі деревні форми рослин. В процесі утворення лігніну одночасно виникають хімічні ковалентні і міжмолекулярні, у тому числі водневі, зв'язки лігніну з вуглеводами – геміцелюлозами, і таким чином будується лігнін-геміцелюлозна матриця, в якій укладені мікрофібрили целюлози. Приклад: Міскантус китайський

Целюлоза – 36,3%

Лігнін - 40,0%

Геміцелюлози – це полісахариди, що містяться поряд з целюлозою і лігніном в клітинній стінці рослин. У рослинах геміцелюлоза служать опорним конструкційним матеріалом і, можливо, резервною поживною речовиною. Зміст геміцелюлоз в деревині та інших рослинних матеріалах – соломі, лушпинні насіння, кукурудзяних качанах становить 13-43%. Геміцелюлоза (ГМЦ) являє собою сполуку, що відноситься до неперетравлюваних полісахаридів.

Явище шкідництва. Резюме до вищевказаного – величезна частка енергетичних затрат йде у рослинних організмів на утримання організмів-фітофагів, тобто, рослиноїдних тварин. Зелені рослини утримують (годуєть) тварин для вищого завдання. Для підвищення стійкості екосистеми, для зниження незворотних втрат органіки в ході кругообігу. Тварини тут виступають ще й регуляторами фітомаси екосистеми, перешкоджаючи можливій втраті мортмаси у кризові періоди чи події.

Еволюційне співжиття рослин і тварин породило явище взаємовигідного співіснування, на перший погляд, абсолютно антагоністичних груп – продуцентів і консументів. Результатом таких взаємодій стала ентомофілія, стимулювання ростових процесів і галуження у рослин після пошкодження живих тканин тваринами. Тривалі еволюційні взаємоадаптації призвели до кооперативних взаємодій. На планеті немає такого виду рослин, тканинами якого б не живилися тварини. У зв'язку з коеволуцією рослин і фітофагів, термін тварина-шкідник є нелогічним і біологічно некоректним. Некоректним є і твердження, що рослини захищаються від поїдання фітофагами. Рослини просто виявляють вибірковість до коеволуційних видів поїдачів. Тут стає зрозумілим синтез рослинами значної кількості целюлози, лігніну та геміцелюлоз для отримання ефекту ситості у фітофагів. На користь синтезу непотрібних для фізіологічних процесів рослинних організмів свідчить і приклад, що 10% енергетичних затрат ентомофільних квіткових рослин припадає на продукування нектару у нектарниках.

Коли мова заходить про тварин – шкідників рослинних організмів, то це оцінка значення з позиції господарської діяльності людини. А біологічне значення поїдання тваринами рослин – це обов'язків, корисний елемент для підсилення стійкості та ефективності природних екосистем.

ХИЖАЦТВО І ПАРАЗИТИЗМ

Поява хижаків означала наступний важливий етап ускладнення екосистем і типу біосфери. Відбулося це близько 542 мільйони років тому. Рівень консументів “розшарувався” на кілька підрівнів. Стали з'являтися консументи другого, третього і, в принципі, будь-якого порядку. Стали формуватися багаторівневі екосистеми, кожен наступний рівень яких за біомасою не міг бути, в силу закону збереження, більший від попереднього [Feder, Lauder, 1986]. Стійкими виявлялися такі екосистеми, в яких споживання речовини та енергії в кожному наступному трофічному, або харчовому рівні не перевищувало приросту в попередньому рівні, що за біомасою становить у середньому близько 10% від біомаси попереднього рівня. Зрозуміло, що при цих обмеженнях екосистема неспроможна складатися з нескінченної і навіть просто скільки-небудь значної кількості трофічних рівнів. Однак можливості ускладнення таких систем дуже великі за рахунок того, що кожен рівень може складатися з безлічі видів. До консументів відносяться не тільки хижаки, але і паразити, які не вбивають свої жертви, багато видів (наприклад, кабан) є одночасно консументами першого, другого та навіть третього порядків, і для ускладнення системи зв'язків між видами – компонентами складної екосистеми, практично немає обмежень. Поява нових типів угруповань у свою чергу створило екологічні ніші для нових типів тварин. Ключовим елементом у становленні тваринного угруповання є хижацтво, через яке складається харчова піраміда.

Явище хижацтва в біологічних системах відіграє дуже важливу роль в еволюційному процесі підвищення біорізноманіття. Цей механізм полягає у тому, що хижаки харчуються жертвами, які мають найвищу чисельність у даній місцевості, тобто найбільш звичайними, фоновими видами. В цьому випадку хижаки діють як фактор розрідження. Тому вони дають можливість локального співіснування видів, ослаблюючи конкуренцію між ними і приводячи до появи вільних екологічних ніш і збільшення різноманітності жертв.

Іноді процес копіювання ДНК може піти невірно, копія виходить неточною, а створений нею білок може бути зовсім іншим. У той час, коли це вперше сталося з живими організмами, на Землі почалася еволюція. Вона й призвела до створення багатомільйонної армії різноманітних організмів, зокрема паразитів. Явище паразитизму настільки широко поширене в сучасному органічному світі, що практично не існує виду тварин чи рослин, який не піддавався б впливу кількох або багатьох видів паразитів. Так, віруси, будучи абсолютними паразитами, вражають усі без винятку групи рослин, тварин та людини. Прокаріоти та гриби вражають більшість груп живих організмів. З-поміж найпростіших організмів паразитичний спосіб життя властивий багатьом видам джгутикових, саркодових, споровиків, інфузорій. Явище паразитизму притаманно деяким групам водоростей. Нарешті, гельмінти і членистоногі представлені великою групою паразитів, які вражають рослин, тварин і людину. Гельмінти – сисуні, цестоди, нематоди, п'явки паразитують і на рослинах, і на тваринах. Членистоногі – ракоподібні, павукоподібні (кліщі) та комахи – види, походження яких відноситься до часу 500-300 млн. років тому, паразитують на ссавцях всіх видів дикої і домашньої фауни і на людині.

Хижацтво і паразитизм виникли після появи на планеті фітофагів, як наступні трофічні ланки консументів. Першочергова біологічна задача появи хижаків полягала у регуляції чисельності рослиноїдних тварин і, відповідно, посилення стійкості екосистем. Паразитизм, як біологічне явище, став вінцем надбудови консументів. Він виявився кінцевим і загальним елементом регуляції чисельності як продуцентів, консументів різних порядків (фітофагів і зоофагія), так і навіть редуцентів. З позиції біологічної ефективності, паразитизм виступає найбільш дієвим механізмом регуляції чисельності всіх груп і типів живого на планеті. Розріджуючи найбільш чисельні популяції видів, паразити ослаблюють напругу конкурентних взаємодій, створюють вільні екологічні ніші і підвищують біорізноманіття, посилюючи стійкість екосистем, підвищують енергетичну ефективність екосистем в природі. В еволюційному відношенні хижаки і паразити з'явилися як наслідок появи фітофагів [Feder, Lauder, 1986].

Узагальнюючим прикладом складної взаємодії продуцентів, консументів різних порядків та редуцентів, можуть служити вологі тропічні ліси. Займаючи лише 7% від площі суходолу, вологі тропічні ліси виділяються найбільшим різноманіттям видів. Тут локалізовано понад 50% від усіх, існуючих на планеті видів. Але на фоні високого біорізноманіття, більшість цих спеціалізованих видів характеризується низькою чисельністю, тобто, невеликими розмірами видових популяцій. У той же час чисельність цих популяцій рослин, тварин,

грибів і мікроорганізмів стабільна протягом тривалого часу (незначні коливання чисельності). В результаті ефективної діяльності рослиноїдних тварин, хижаків і паразитів, конкурентні взаємодії, як не парадоксально, дуже низькі.

ПРИРОДНА ГІБРИДИЗАЦІЯ ВИДІВ

У природних умовах основною перешкодою міжвидової гібридизації найчастіше виступають причини не стільки фізіологічного порядку, скільки екологічного: різні місця проживання, різні періоди розмноження, статева несумісність (відраза) тощо. Проте відомо про велику кількість міжвидових гібридів, багато з яких дають цілком плідне потомство і могли б, отже, взяти участь в еволюції видів, що їх породили, якщо плідне схрещування було б єдиною причиною, що визначає можливість еволюції даного комплексу форм як цілого [Arnold, 1997].

Типовим прикладом наукового невігластва в галузі біології є трактування явища міжвидової гібридизації. У вітчизняних шкільних і вузівських підручниках чітко прописана незаперечна біологічна істина – в природі міжвидова гібридизація завжди призводить до появи неплодних нащадків, якщо вони таки появляться. Всі це знають і щиро вірять цьому. Але не треба далеко ходити, щоб заперечити цей біологічний блуд. Добре відома всім слива, яка зростає в Україні практично на кожному кроці – це природний міжвидовий гібрид аличі і терену. Із царства тварин у нас під ногами постійно плутаються, скачуть жаби з роду *Rana*. Гібридом ставкової жаби (*Rana lessonae*) з озірною жабою (*R. ridibunda*) є їстівна жаба (*R. esculenta*), яка повсюдно зустрічається в Закарпатті і не тільки.

Поряд з цим добре відомо, що в неволі велика кількість видів схрещується між собою з отриманням плідних гібридів.

Світова біологічна наукова література описує тисячі прикладів природної гібридизації видів, потомство яких достовірно плідне. Тисячі публікацій присвячені цій цікавій проблемі. І лише треба почитати хоч невеличку частину з них. У світі для біологів це зовсім не секрет і відомості про гібридизацію публікуються, без перебільшення, вже кілька століть.

Трактування виду і гібридизації. Згідно біологічної концепції, вид – це група популяцій, в межах яких особини вільно схрещуються одна з одною, але ці групи популяцій репродуктивно відокремлені від інших видів. Цю концепцію сформулював Ернст Майр, який в більш пізніх своїх дослідженнях зробив поправки, що ця репродуктивна ізоляція, як з'ясовується, далеко не абсолютна. І навіть при наявності міжвидової гібридизації ми все одно можемо говорити, що маємо справу з видами, тобто, види дискретні.

Стандартне визначення виду, що у підручниках – група тварин, що утворює популяцію, здатну до відтворення.

Іншими словами, приналежність двох різностатевих особин до одного виду визначається за тим, чи виробляють вони в природних умовах здатне до розмноження потомство.

На жаль, цей стандартний критерій визначення виду виявився неправильним. Як було доведено, насправді тварини, що належать до різних видів, і в природних умовах часто схрещуються між собою, виробляючи здатне до розмноження потомство. Як зазначає професор Коледжу-Університету в Лондоні Джеймс Моллет, приблизно чверть усіх видів качок, фазанів та іншої пернатої дичини схрещуються між собою в природних умовах. Для риб у коралових рифах це співвідношення становить 20%. Голубі кити схрещуються з фінвалами. Чверть всіх метеликів роду *Heliconius* продукують гібридів в природних умовах.

Д. Моллет підкреслює, що відтоді, як було визнано широко поширену в природі гібридизацію, на все тваринне царство довелося поглянути зовсім по-новому: «... магістральна течія біологічної науки тривалий час ігнорувала це генетичне просочування, що призвело до помилкового погляду на процес еволюції».

Природна гібридизація тварин. Міжвидове схрещування дає плідних нащадків: глушець і тетерук, білий ведмідь з бурим ведмедем, олень плямистий з благородним. У плазунів гібридизація зустрічається, але не часто. Зате у земноводних і риб – це дуже часте явище.

Загалом, міжвидові гібриди зустрічаються у всіх рядах ссавців і велика частина з них плодовита. Схожа ситуація спостерігається і у птахів. Особливо у прикордонних зонах гібридизація є звичайним явищем. Нормальним є спарювання, коли один вид проникає в ареал іншого, близького виду. Але в такому випадку, з часом, гібридизація стає рідшою, або зупиняється, оскільки виробляються ізолюючі механізми.

Зниження життєздатності міжродових і міжвидових гібридів є наслідком морфофізіологічної дивергенції, а генетична ізоляція, це явище вторинне, а не первинне. І навіть при наявності міжвидової гібридизації ми все одно можемо говорити, що маємо справу з видами, тобто, види дискретні. Види в природі не змішуються, це не борщ.

Серед ссавців плідних гібридів дають різні види родини собачих (*Canis lupus* (вовк сірий) × *C. aureus* (шакал звичайний), *C. latrans* (койот) × *C. aureus* (шакал звичайний), *C. familiaris* (собака як підвид вовка) × *C. aureus* (шакал звичайний), роду кіз (відомо 7 міжвидових гібридів), роду овець (відомо 3 міжвидових гібрида), роду лама (4 міжвидових гібрида), родини биків (8 міжвидових і навіть міжродових гібридів) тощо. Варто підкреслити, що у ссавців (подібно птахам і нижчим хребетним тваринам) відомі гібриди форм, які важко визнати близькородинними. Так, наприклад, відомий гібрид бурого ведмедя з білим (*Ursus arctos* × *Thalassarctos maritimus*), потомство якого виявилось плідним при розмноженні «в собі». У Лондонському зоопарку була отримана плодюча самка від схрещування *Elaphurus davidianus* (олень Давида) × *Cervus elaphus* (олень благородний), яка при спарюванні завжди вибирала

самця благородного оленя. Ще з 19 століття відомі плідні гібриди *Cervus elaphus* (олень благородний) з *Cervus nippon* (плямистий олень). Описано гібрид лані і благородного оленя. По всій імовірності, гібриди ці плідні, так як в літературі вказується на зустрічі гібридних самок з дитинчатами. Краще вивчена природна гібридизація плямистого оленя *Cervus nippon* з ізюбром *C. elaphus xanthopygus*. У неволі гібриди цих видів виходять легко і цілком плідні. Доведена і повна плодючість природних гібридів, відомих китайцям під назвою «чін-дагуйза». Наскільки звичайні ці гібриди в Уссурійському краї, видно з того, що Р.К. Маак і Н.М. Пржевальський вважали їх самостійним видом. Гібриди між іншими видами оленів спостерігалися як у природі, так і в зоопарках. Життєздатне потомство дають гібриди білохвостого і чорнохвостого оленів (*Odocoileus virginianus* × *O. hemionus*). Принциповий інтерес представляють дослідження гібридизації оленів, які показують, що число хромосом не завжди є вирішальним чинником, що визначає можливість гібридизації. Вивчення гібридизації зубра з домашньою худобою, проведене в Польському інституті ссавців у Біловежі, показало, що гібриди досить далеких форм (різних родів) можуть володіти високою життєздатністю. В цілому можна сказати, що міжвидові гібриди є у всіх рядах ссавців і чимала частина з них плодovита.

Із ссавців, мабуть, найбільшою популярністю користується кідус – гібрид соболя і куниці (*Martes zibellina* × *M. martes*). Доведено, що кідус при схрещуванні з вихідними формами цілком плідний. Плодючість кідусів-самок використовується в практиці звірівництва для отримання так званих вторинних помісей (кідус - собель). В умовах неволі отримані гібриди світлого тхора з африканським (*Putorius evermanni* × *P. furo*). Біологам відомо про гібридизацію тхора і норки. Нині в Америці біологам доводиться враховувати існування гібридних популяцій, в утворенні яких беруть участь вовк, койот, рудий вовк і здичавілі собаки. Деякі ознаки печерного лева нагадують гібриди «лев Х тигр». Деякі автори вважають за можливе допустити гібридне походження цього вельми численного виду. Мисливці добре знають гібридів зайців-русаків з біляками (так звані тумакі, зрідка зустрічаються в районах спільного проживання обох видів). Серед мишоподібних гризунів міжвидові гібриди відзначаються порівняно рідко, але окремі випадки зафіксовані (наприклад, гібрид *Microtus californicus* (каліфорнійська полівка) × *M. montanus* (полівка гірська). Відомі гібриди ховрахів *Citellus pygmaeus* (ховрах малий) × *C. major* (ховрах великий), *C. major* (ховрах великий) × *C. fulvus* (ховрах жовтий), *C. armatus* (ховрах уінтський) × *C. beldingi* (ховрах Белдінга) та інших видів.

У рамках східноєвропейської фауни гібридизація описана для ряду алопатричних пар, у тому числі:

- у роду серна (*Capreolus*) – між серною європейською і серною азійською в місцях штучного вселення одного виду в ареал іншого (переважно в межиріччі Дону і Волги)

- у роду ховрах (*Spermophilus*) – між більшістю пар видів, зокрема в межах території України між ховрахом європейським і ховрахом подільським в межиріччі Прута і Дністра

- у роду полівка (*Microtus*) – між полівкою європейською і полівкою алтайською в зоні стику їх ареалів у верхів'ях Волги і Оки;

- у роду тхір (*Mustela*) – між тхором лісовим і тхором степовим в зоні розселення останнього в ареалі першого на усьому проміжку між Доном і Карпатами, а також між тхором лісовим і норкою європейською на Поліссі;

- у роду нічниця (*Myotis*) – між нічницею великою і нічницею гостровухою в зоні перекривання їх ареалів в Закарпатті і на Буковині.

У зонах симпатрії рід Борсук *M. meles* та *M. leucurus* можуть утворювати гібридні форми, які за результатами краніометричного аналізу займають проміжне положення між *M. meles* та *M. leucurus*.

Багато цілком плідних міжвидових гібридів існує серед птахів. Із 1000 гібридів птахів, 44 – міжродові. Плодовитими виявляються гібриди домашніх курей з різними видами диких курей. Доведена також плодючість різних гібридів голубів. У рядах курячих, горобиних, пластинчатодзьобих і денних хижих птахів налічується не менше 20 гібридів. Дуже велике число природних гібридів у колібрі, причому, більша частина їх плодовита. Г.П. Дементьєв [1939] наводить велике число прикладів про гібридів у пластинчатодзьобих птахів. Два дятли – *Colaptes auratus* (золотистий шилоклювий дятел) і *C. cafer* (зозулевий дятел) дають гібридів всюди, де вони зустрічаються спільно. Поряд з цим відомі гібриди і між дуже далекими в філогенетичному відношенні видами.

Серед рептилій міжвидових гібридів менше. Ланцу [Lantz, 1926] в результаті проведених схрещувань 17 видів ящірок роду *Lacerta* вдалося отримати лише один міжвидовий гібрид – *Lacerta fuimana* × *L. muralis*. Проте і серед рептилій відомі плодючі міжвидові гібриди. Описано гібриди *Lacerta trilineata* × *L. viridis* [Nettmann, Silke, 1974]. Плідні гібриди двох видів полозів: *Elaphe guttata* × *E. quadrivittata* [Lederer, 1950]. Мертенс [Mertens, 1950, 1956, 1963] наводить дані про гібриди черепах, ящірок, змій. Ним описано 14 міжвидових гібридів, багато з них плідні. Гібридогенне походження доведено для окремих видів скельних ящірок. Деякі види кавказьких ящірок, що мають гібридогенне походження – це триплоїди і розмножуються за допомогою партеногенезу.

Гібриди гадюк східної степової *Vipera renardi* та звичайної *V. berus* виявлені у Поволжі (Спаському районі Республіки Татарстан). Гібридизація даних видів у природних умовах підтверджується результатами аналізу ядерних генів *ВАСН-1* та *Rag-1*, а також біохімічними та морфологічними даними та, швидше за все, має інтрогресивний характер. Обговорюються причини руйнування репродуктивної ізоляції поблизу північного кордону ареалу степової гадюки та її можливе значення для походження гадюки Башкирова – *V. renardi bashkirovi*.

Серед ряду *Anura* (жаби) відомо близько 400 міжвидових гібридів. Типовий приклад гібрид озерної і ставкової жаби (рід *Rana*), який у природі зустрічається дуже часто. У Середній та Східній Європі поширені три їх основні форми: ставкова жаба (*Rana lessonae*), озерна жаба (*R. ridibunda*) та їх гібрид – їстівна жаба (*R. esculenta*). Їстівні жаби можуть виникати при схрещуванні ставкових та озерних.

Спеціально поставлені експерименти показали [Montalenti, 1938], що принаймні 7% відомих міжвидових гібридів амфібій є плідними. Плідних гібридів дають багато видів жаб (рід *Bufo*).

Гібриди риб часто зустрічаються в наших водоймах, і саме вони ускладнюють визначення видової приналежності спійманої риби. При цьому гібриди найчастіше виходять природним шляхом, а не результат роботи селекціонерів.

Найчастіше гібриди зустрічаються серед коропових риб, які поширені у всьому світі, крім Південної Америки. Причому в Австралію, наприклад, коропові (голландський короп) були завезені людиною, і досі в деяких водоймах вони витісняють аборигенну іхтіофауну. Хоча у коропових спостерігається велика різноманітність способів нересту: одні відкладають ікру на ґрунт і каміння (лімнофіли), інші – на рослини (фітофіли), треті – в товщу води, всі вони ікрометні. Незважаючи на таку різноманітність, між різними видами і навіть пологами у коропових риб досить часто відбувається схрещування. Це можливо тому, що у більшості видів коропових однакове число хромосом та подібні умови нересту. Риб, що виходять в результаті такої гібридизації, іноді сприймають самостійні види, особливо складно в подібних гібридних варіаціях розібратися рибалкам.

Відомі, наприклад, суміші плотви і краснопірки, плотви і верховодки, плотви і тарані, краснопірки і верховодки, краснопірки і густери, густери і рибця, густери і ляща та ін., суміші між коропом і карасем, між лящем і пліткою.

Як правило, в екологічно стабільні роки кількість гібридів, що з'являються, в середньому менше. За несприятливих умов зовнішнього середовища гібриди мають більш виражені відмінності від батьківських форм і відхилення зустрічаються значно частіше. Особливо це проявляється у сильно забруднених водоймах та при перевищенні природного радіаційного фону.

Із 256 гібридів ссавців тільки 11% відносяться до різних родів, з 1000 гібридів птахів 44 – міжродові.

Хромосомна еволюція ссавців протікала в 20 разів швидше, ніж у жаб – *Anura*. Це наводить на думку, що рекомбінація генів визначає зміни в системі регуляції генів і створює основу для зміни в анатомії і здатності давати гібридів.

У птахів хромосомні числа відносно стабільні. Серед птахів вже наприкінці минулого століття спостерігалися сотні природних міжвидових гібридів [Gray, 1958]. Сюшет [Suchetet, 1890], що вказує на природну обумовленість процесу гібридизації.

Віддалена гібридизація здійснюється у всіх класах тварин – у ссавців, амфібій, риб, птахів, комах тощо. У ссавців віддалені гібриди отримані в 27 родинях з 29, при цьому міжродових гібридів 52 і міжвидових – 259.

У всіх подібних випадках гібридизація розглядається як порушення просторової ізоляції близьких видів, які до того мали статус географічних вікаріатів і не формували зон симпатрії.

Якщо між видами зберігається досить високий рівень репродуктивної ізоляції, то гібридизація проявляється тільки у формі випадкових міжвидових шлюбів. Такий варіант гібридизації називається «спонтанна гібридизація». Спонтанна гібридизація виникає незакономірно, часто в порушених природних умовах або в штучних умовах, зазвичай в ситуації, коли має місце нестача шлюбних партнерів. Таким шляхом, зокрема, формуються гібриди між вовком і псом, що характерно і для популяцій вовка на півдні України.

Історія гібридизації. Розрізняють природну (спонтанну) гібридизацію і штучну. Про природну гібридизацію відомо з часів появи писемності. Наприклад, мули (гібрид осла і кобили) існували за кілька тисяч років до н. е. Природна гібридизація може відбуватися в зоні контакту ареалів (напр. модрина сибірської і даурской – модрина Чекановського, ялини сибірської і європейської) або особин двох генетично відокремлених видів в межах однієї географічної області (напр. гібрид осики і тополі білої – тополя сіра).

Можливість штучного отримання гібридів вперше припустив німецький учений Р. Камераріус в 1694 році. Вперше штучну гібридизацію здійснив англійський садівник Томас Фейрчайлд, схрестивши в 1717 році різні види гвоздик.

Засновником вчення про гібридизацію у рослин вважається Кельрейтер, він отримав гібриди двох видів тютюну (1760).

Спонтанно виникаючі природні гібриди між двома видами рослин відомі ботанікам з початку XVIII ст. У 1716 р. К. Мезер (Cotton Mather) спостерігав природну гібридизацію між двома видами гарбузів.

Гібридизація рослин. До початку 1970-х років в літературі були відомості про 23675 міжвидових гібридів у рослин (природних і штучно отриманих), 2993 (12,6%) з них були гібриди між видами різних родів.

За матеріалами американських вчених, селекціонерами отримано 76 міжвидових гібридів верби. В Німеччині в 1918 році були отримані гібриди верби козячої (*Salix caprea* L.), прутоподібної (*S. viridis* L.), американської (*americana hort.*), червоної (*S. purpurea* L.).

Триплоїди перевищують диплоїдні дерева одного й того ж віку в однакових умовах зростання за об'ємом деревини на 36%, за розмірами листків, пилку та сережок на 27,3-31,7%. Вже стали відомі поліплоїдні форми дуба, тетраплоїдна форма секвої гігантської, модрина, ялини та інших лісових видів.

Якщо міжвидовий гібрид поєднує геноми А і В в одиничних копіях (АВ), то це аллодиплоїд (амфігаплоїд), а гібрид з подвоєними геномами (ААВВ) – аллотетраплоїд (амфідиплоїд).

В еволюції самоzapильних рослин більше значення має автополіплоїдія, а в перехресноzapильних рослин – аллополіплоїдія. Значна частина поширених у природі поліплоїдних рослин, що розмножуються за природних умов насінням, є аллополіплоїдами. До них належать більшість видів пшениці, вівса, тетраплоїдної вики, бавовнику, тютюну, бруква, ріпак, суниця звичайна, слива тощо.

Згідно з даними агростолога Н.Н. Цвельова (1976) (Агростологія — галузь ботаники, що вивчає трави; наука про трави.), не менше третини видів злаків у природі мають гібридне походження.

За підрахунками професора Коледжу-Університету в Лондоні Джеймса Моллета, (2005), 25% видів рослин Британських островів мають гібридне походження. Близько 3% від 605 видів рослин Британської Колумбії (Канада) – диплоїди гібридного походження, крім того, 12,3% видів – гібриди-аллоплоїди. К. Уїтні з співавт. (Whitney et al., 2010) зібрали відомості про зустрічність гібридів серед 37 тис. видів флори Європи, Північної Америки та частини Австралії, що відносяться до 3 212 родів 282 родин судинних рослин. Види гібридного походження були відзначені в 40% родин і 16% родів із середньою частотою – 9 гібридів на 100 видів негібридного походження. Частота зустрічності гібридогенних видів у природі була різною в різних філогенетичних гілках рослин. Більшість зареєстрованих гібридів – це гібриди між видами одного роду, міжродових гібридів зареєстровано 3,5%.

Видоутворення – це процес виникнення нових біологічних видів і зміни їх у часі. При цьому генетична несумісність новоутворених видів, тобто їх нездатність продукувати при схрещуванні плідне потомство або взагалі потомство, називається міжвидовим бар'єром, або бар'єром міжвидової сумісності.

Згідно синтетичної теорії еволюції (СТЕ), основою для видоутворення є спадкова мінливість організмів, провідний фактор – природний добір. У СТЕ виділяють два способи видоутворення: географічне, або алопатричне, і екологічне, або симпатричне.

Симпатричне видоутворення (від грец. *syn* – разом і *patris* – батьківщина) – спосіб видоутворення в процесі еволюції, при якому нові види організмів походять від споріднених груп із значно перекриваними або співпадаючими ареалами, тобто відсутня географічна ізоляція. Симпатричне видоутворення можливе у випадках, коли 2 форми, співіснуючи в межах загального ареалу або його частини, не змішуються.

Симпатричне видоутворення може протікати кількома способами. Один з них – виникнення нових видів при швидкій зміні каріотипу шляхом поліплоїдизації. Відомі групи близьких видів, зазвичай рослин, з кратним числом хромосом. Інший спосіб симпатричного видоутворення – гібридизація з наступним подвоєнням числа хромосом (алопатрія). Зараз відомо чимало видів, гібридогенне походження і характер генома яких може вважатися експериментально доведеним. Третій спосіб симпатричного видоутворення – виникнення репродуктивної ізоляції особин всередині, спочатку єдиної

популяції, в результаті фрагментації або злиття хромосом та інших хромосомних перебудов. Цей спосіб поширений як у рослин, так і у тварин. Особливістю симпатричного шляху видоутворення є те, що він призводить до виникнення нових видів, завжди морфологічно близьких до вихідних видів. Лише у разі гібридогенного виникнення видів з'являється нова видова форма, відмінна від кожної з батьківських.

Результатом еволюції кожного виду є формування адаптивного комплексу генів – взаємозалежного набору їх вдалих поєднань.

Гібридогенне видоутворення є одним із типів симпатрії і властиве для значної частини рослин та в меншій мірі для тварин.

При схрещуванні різних видів, потомство зазвичай буває стерильним. Це пов'язано з тим, що число хромосом у різних видів різне. Несхожі хромосоми не можуть нормально сходитися в пари в процесі мейозу, і новоутворені статеві клітини не отримують нормального набору хромосом. Однак, якщо у такого гібрида відбувається геномна мутація, що викликає подвоєння числа хромосом, то мейоз протікає нормально і дає нормальні статеві клітини (слива=алича x терен). При цьому гібридна форма набуває здатність до розмноження і втрачає можливість схрещування з батьківськими формами. Крім того, міжвидові гібриди рослин можуть розмножуватися вегетативним шляхом.

Існуючі в природі природні ряди гібридних видів рослин виникли, ймовірно, саме таким шляхом (автополіплоїдія). Так, відомі види пшениці з 14, 28 і 42 хромосомами, види троянд з 14, 28, 42 і 56 хромосомами і види фіалок з числом хромосом, кратним 6 в інтервалі від 12 до 54. Відомі багато випадків видоутворення з допомогою гібридизації та поліплоїдизації у таких рослин як конопля, кропива, первоцвіт, редька, капуста, а також у різних видів папоротей. У ряді випадків видоутворення у рослин відбувалося без гібридизації та поліплоїдизації (кукурудза, стефаномерія *Stephanomeria malheurensis* з родини айстрових).

Біологи у наш час вважають природну гібридизацію не випадковим проявом збоїв у нормальному процесі розмноження, а фактором формоутворення, оскільки вона призводить до зростання генетичної мінливості і до видоутворення – до головного завдання еволюції.

Аллотетраплоїд – це гібридний організм, в клітинах якого поєднуються повні диплоїдні набори хромосом двох видів. На відміну від простих міжвидових гібридів (амфігаплоїдів).

Значна частина поширених у природі поліплоїдних рослин, що розмножуються за природних умов насінням, є аллополіплоїдами. До них належать більшість видів пшениці, вівса, тетраплоїдної вики, бавовнику, тютюну, бруква, ріпак, суниця звичайна, слива тощо.

За віддаленої гібридизації рослин можна отримати організми, які несуть різні геноми, так звані аллоплоїди. Це узагальнена назва алодиплоїдів, алотриплоїдів, алотетраплоїдів тощо.

Алоплоїдія – кратне збільшення набору хромосом у міжвидових та міжродових гібридів. Стерильність міжвидових гібридів обумовлена тим, що

їхній хромосомний набір представлений різними хромосомами, які в мейозі не утворюють пари (не кон'югують). В результаті алоплоїдії всі хромосоми міжвидових гібридів стають парними і можуть кон'югувати в мейозі, що призводить до утворення ефективних гамет.

Аллотетраплоїд – ААВВ.

Аллоплоїдія є одним із шляхів симпатричного видоутворення. За деякими даними, гібридогенне походження мають не менше третини всіх видів квіткових рослин.

Міжвидова гібридизація має велике позитивне значення. Навіть у тих випадках, коли міжвидові гібриди лише частково плодючі при схрещуванні з батьківськими формами, гібридизація служить механізмом горизонтального, або латерального перенесення адаптивних генів та генних комплексів (супергенів і навіть цілих хромосом) від одного виду до іншого. Процес включення окремих генів у геном будь-якого виду, що при цьому зберігає свою самостійність, називається інтрогресивною гібридизацією. Внаслідок процесу інтрогресії в генетичну архітектуру одного виду між видами виникають генні потоки («генні струмки»), які не порушують цілісність видів. Таким чином, з погляду генно-комбінативної концепції видоутворення, види в ході еволюції «мали знайти розумний компроміс» між повною міжвидовою ізоляцією та можливістю хоча б часткової гібридизації.

При суттєвих генетичних відмінностях схрещуваних форм може виявлятися **гібридний дисгенез**, добре вивчений на дрозофілі, конфлікт різних геномів, що проявляється у великих або менших порушеннях розвитку. Нарешті, у дуже далеких видів через порушення мітозу та життєдіяльності клітини, розвиток не йде взагалі. Втім, для того, щоб гібридизація втратила своє еволюційне значення, достатньо і блокування мейозу, яке означає, що гібриди не залишають потомства.

Проблеми гібридизації нерозривно пов'язані з проблемою видоутворення – по суті, із центральною проблемою біології. Оскільки процес еволюції безперервний, логічно припустити, що окрім добре вищоблених видів, у природі завжди існують усілякі перехідні форми на різних етапах вищоблення або, навпаки, злиття.

Популяцію будь-яких рослин чи тварин не можна розглядати тільки як індивідуумів, що вільно схрещуються. Розвиток популяційної екології неминуче призвів до розуміння популяції, як просторово обмеженої частини в ареалі будь-якого виду, де існує рівень щільності населення, своя вікова і статева структура і рівень відтворення. У той самий час ясно, що здебільшого між окремими популяціями немає чіткої ізоляції, і провести якусь певну межу з-поміж них неможливо.

Жоден з наявних критеріїв виду не має непереборного значення. Ненадійність морфологічного критерію (індивідуальна мінливість призводить до безперервного ряду перехідних форм) зумовила виникнення критерію репродуктивної ізоляції, але й він не став універсальним. Представники деяких “хороших” видів і схрещувалися, а іноді давали плідне потомство.

На думку орнітолога Л.С. Степаняна, кількість форм тварин і рослин, до яких не застосовується біологічна концепція виду (яким, зокрема, властиві явища безстатевого розмноження – розвиток зародка з незаплідненої жіночої статевої клітини), настільки велике, що вважати їх існування лише на заваді під час аналізу проблеми виду – це безпідставно.

Гібридогенне видоутворення потребує особливих умов – виникнення в потомстві від природного гібрида нової генетичної лінії, яка б розмножувалася в ізоляції від батьківських видів. Крім того, існує спадкова зміна (поліплоїдія), яка полягає у кратному збільшенні числа наборів хромосом. В еволюції рослин міжвидова гібридизація та поліплоїдія відіграли дуже важливу роль.

Гібридний дисгенез. При істотних генетичних відмінностях схрещуваних форм може проявлятися гібридний дисгенез – конфлікт різних геномів, що виявляється в більших чи менших порушеннях розвитку. Нарешті, у зовсім далеких видів, через порушення мітозу і життєдіяльності клітини, розвиток не йде взагалі. Однак існує два можливі виходи з цього глухого кута. Один з них – подвоєння хромосомних наборів. Так, наприклад, вийшла (і природним шляхом, і в експериментах) культурна слива – гібрид аличі і терену. У клітинах сливи є два хромосомні набори аличі і два – терену, і завдяки цьому кожна хромосома в ході мейозу може знайти свою пару. Поліплоїдні гібриди звичайні серед природно зростаючих рослин, а серед тварин зустрічаються набагато рідше.

Інший вихід – частковоклональне, або мероклональне (від грец. *meros* – частина, частка), утворення статевих клітин. Якщо в клітині два різних хромосомні набори, які не можуть утворити пари при мейозі, можна один з них викинути, а той, що залишився подвоїти. Як не парадоксальне таке рішення, воно не унікальне і зареєстровано у деяких риб (яльців і пеціліопсісов), комах (палічників), амфібій (зелених жаб) і ряду інших видів. Якщо наші пращури використовували якийсь із цих двох способів подолання гібридної стерильності, ясно, що вони пройшли шляхом жаби, а не шляхом сливи, – в порівнянні з шимпанзе наш геном НЕ подвоювався, адже різниця в наших хромосомних наборах – всього-то одна пара хромосом.

Мероклональне розмноження найзручніше розглянути на прикладі зелених жаб. Це ті ефекти, які виникають в природі при гібридизації жаб. Як з'ясувалося вже кілька десятиліть тому, в Середній і Східній Європі поширені три їх основні форми: ставкова жаба (*Rana lessonae*), озерна жаба (*R. ridibunda*) і їх гібрид – їстівна жаба (*R. esculenta*). Їстівні жаби можуть виникати при схрещуванні ставкових і озерних. Оскільки їхні батьки мають досить серйозні відмінності, в розвитку гібридних жаб можна знайти як прояви гетерозису, так і цілий ряд порушень. Але найдивовижніше – це відтворення гібридів. Перед мейозом вони викидають з клітинного ядра один з батьківських наборів хромосом. Який з геномів буде викинутий – залежить від оточення, в якому живуть гібриди. Де-небудь в Західній Європі вони зазвичай мешкають разом з ставковими жабами, а, скажімо, під Харковом – з озерними. Розглянемо докладніше другий варіант. Фактично, гібрид виробляє статеві клітини

батьківського виду, відсутнього в даному місці проживання. Якщо в популяцію озерних жаб потрапляють гібриди, то вони виробляють статеві клітини ставкових. Все потомство від їх схрещування з батьківським видом буде гібридним.

У рослин віддалена гібридизація значно більше поширена, ніж у тварин. Віддалена гібридизація має місце і серед мікроорганізмів. У багатоклітинних організмів віддалена гібридизація досягається природним чи примусовим схрещуванням. У мікроорганізмів вона здійснюється дуже різними способами утворення гібридних клітин – в результаті трансформації, трансдукції та кон'югації.

Гібридизація людини. Згідно з ДНК-дослідженням 2013 року, денисівці поряд з неандертальцями передали частину геному сучасним людям; також встановлено, що неандертальці схрещувалися з кроманьйонцями та денисівцями, кроманьйонці — з денисівцями, крім того, денисівці схрещувалися з якимось четвертим, раніше невідомим видом людей. Таким чином, дані про походження *Homo sapiens* (куди входили відомості про африканську популяцію — *Homo sapiens africanensis*, європейську — *Homo sapiens neanderthalensis*, східноазіатську — *Homo sapiens orienthalensis*) були доповнені четвертою, сибірською гілкою — *Homo sapiens althaiensis* (людиною алтайською або денисівською).

Коли йшло поширення основної гілки людини сучасного анатомічного типу з Африки, відбувалося його схрещування з корінним населенням тієї чи іншої місцевості. Ці люди отримували від корінного населення захист від хвороб, гени, які допомагають їм швидше адаптуватися до нових умов. Приклад підтвердження цієї гіпотези: у тибетців у геномі знайдено ген адаптації до великої висоти, які вони свого часу отримали від денисовців. Предки денисівців почали розселятися 400–500 тис. років тому з Близького Сходу. До Алтаю вони дійшли близько 300 тис. років тому, а розвиток їхньої матеріальної та духовної культури датується періодом 60–40 тис. років тому.

Вчені Принстонського університету (США) виявили переконливі докази, що ДНК неандертальців, зафіксована в сучасних африканців. До цього часу було відомо, що ДНК неандертальця зустрічається лише в американців, європейців та азіатів. Неандертальці та сучасні люди утворили гібрид після міграції *Homo sapiens* з Африки. Неандертальці вигинули приблизно 40 000 років.

ЕВОЛЮЦІЙНІ ПЕРЕДУМОВИ СПІВВІДНОШЕННЯ СТАТІ В ПОПУЛЯЦІЯХ

Особливості репродукції в природних популяціях різних видів визначає різне співвідношення статевих груп і специфіка розмноження. Широкий спектр статевих форм і характеру розмноження залежить від умов середовища, як абіотичних, так і біотичних.

Гамільтон (Hamilton, 1948) наводить огляд диференціальної смертності статей для 70 видів, включаючи такі різні форми життя, як нематоди, молюски, ракоподібні, комахи, павукоподібні, птахи, рептилії, риби та ссавці. Згідно з цими даними, у 62 видів (89%) середня тривалість життя самців коротша, ніж у самок; більшість інших немає різниці, і лише в окремих випадках тривалість життя самців більше, ніж в самок [20]. Можна зробити висновок, що підвищена смертність чоловічої статі – загально біологічне явище, воно спостерігається у рослин, тварин і людини для всіх рівнів організації від усіх екстремальних значень факторів середовища.

Співвідношення статей у популяціях різних видів організмів внаслідок різноманітних впливів на характер розвитку, а також неоднакового рівня смертності особин чоловічої та жіночої статі в ході онтогенезу може коливатися у значних межах. У межах ареалу видів статева структура популяцій рослин більш менш постійна, проте зміна зовнішніх умов змінює співвідношення статей. Так, у посушливий 1975 р. в Заураллі різко зменшилася кількість жіночих форм, наприклад у степового шавлії в 10 разів, у спаржі лікарської в 3 рази.

Нерідким явищем є виникнення єдиної статі в популяціях окремих видів – жіночої. Велика кількість видів, особливо серед безхребетних, представлена виключно партеногенетичними самками. Зустрічаються також види, представлені як партеногенетичними, так і двостатевими формами (метелики-мішочниці *Solenobia triquetrella* і жуки довгоносики *Otiorrhynchus scaber*). Перший із цих видів утворює в Центральній Європі звичайні двостатеві популяції, тоді як в Північній Європі зустрічаються диплоїдні і триплоїдні партеногенетичні популяції, що складаються виключно із самок. Аналогічно, довгоносик у Альпах утворює звичайні диплоїдні двостатеві популяції, а в інших регіонах триплоїдні і тетраплоїдні партеногенетичні популяції.

Дафнії *Daphnia magna* за оптимальної температури розмножуються партеногенетично, але при підвищеній або зниженій температурі в популяціях з'являються самці.

Пильщик *Eutomostetus ephippium* в британських популяціях має тільки самок, тоді як на півдні Європи – і самців і самок. В популяціях багатоніжки *Polyxemus lagurus* у Фінляндії не зустрічається самців взагалі, в Швеції їх 5,6%, в Данії 8,7%, у Франції – 41,6%. Популяції тонкого ківсяка (*Nemasoma varicorne*) в центрі ареалу (від півдня Данії до півночі Балкан) двостатеві, а по периферії ареалу на півночі (Скандинавія), заході (Франція, Англія) і сході (Україна, Румунія) – партеногенетичні. Безсамцеві популяції риб у окремих видів риб були відкриті для північноамериканських пецілій і для сріблястого карася у Європі та Азії.

Цікава особливість розподілу статі спостерігається у рослини білокопитника (підбіл) *Petasites hybridus*. За винятком Центральної Англії, де в популяціях цього виду зустрічаються і чоловічі, і жіночі особини, на решті території популяції білокопитника сформовані на 100% чоловічими рослинами, що розмножуються вегетативно.

На вторинне співвідношенні статі (формується при народженні) можуть активно впливати екологічні фактори. Наприклад, у коренеплода *Arisaema japonica* вирішальним фактором у вторинному визначенні статі є маса бульб. Тільки найбільш великі бульби дають початок рослинам з жіночими квітками. Личинка морського кільчастого черва *Boniella viridis* розвивається в самку, якщо після періоду вільного життя вона осідає на дно. Якщо ж їй вдається прикріпитися до іншої, вже дорослої самки, то із неї утворюються самець-паразит. Число цариць (самок, що розмножуються) у суспільних комах регулюється робочими особинами через специфічність харчування.

Зміна вторинного співвідношення статі в залежності від кліматичних та біотичних умов нині добре документована вченими для десятків видів як хребетних, так і безхребетних тварин. Показовим у цьому плані є зміна статі у європейських популяцій трав'яної жаби *Rana temporaria*, де всі молоді гермафродитні особини фенотипово виявляються самками, а до кінця другого року життя половина з них перетворюється на самців.

Доведена можливість гормональної регуляції вторинного співвідношення статі практично у всіх крупних груп хребетних тварин – риб, амфібій, рептилій, птахів і ссавців.

Третинне співвідношення статі визначається на період настання статевої зрілості. Динамічність цього показника ускладнює об'єктивну оцінку кількісного розподілу статевих форм.

У благородного оленя кількість самців варіює від 21 до 49%, у дрозоді – від 0 до 50%, у прудкої ящірки від 33 до 54%, у лося від 40 до 58% у окуня річкового від 10 до 70%, у срібного карася – від 0 до 50%.

Хмелева попелиця – безкрилі самки розмножуються партеногенетично на головній кормовій рослині (хвойні), а на другорядних рослинах розмножуються обидві статі.

Турбота про нащадків визначає зменшення частки самців.

Для цілого ряду видів птахів характерна моногамія, що визначає співвідношення статей – 50 : 50.

ПРОГРАМА НАВЧАЛЬНОЇ ДИСЦИПЛІНИ «ЕВОЛЮЦІЙНА ЕКОЛОГІЯ»

Метою вивчення навчальної дисципліни «Еволюційна екологія» є формування у майбутніх науковців теоретичних знань і практичних умінь та навичок по застосуванню сучасних відомостей про закономірності виникнення, розвитку та функціонування біоти для розробки і реалізації завдань з подолання кризових ситуацій локального, регіонального та глобального масштабів в екосистемах та їх біорізноманітті.

Відповідно до освітньої програми, вивчення дисципліни сприяє формуванню у здобувачів вищої освіти таких компетентностей:

Здатність використовувати інформаційні та комунікаційні технології;

Здатність проведення досліджень на відповідному рівні;

Здатність користуватися сучасними інформаційними технологіями та аналізувати інформацію в галузі біології і на межі предметних галузей;

Здатність аналізувати і узагальнювати результати досліджень різних рівнів організації живого, біологічних явищ і процесів;

Здатність діагностувати стан біологічних систем за результатами дослідження організмів різних рівнів організації;

Здатність використовувати результати наукового пошуку в практичній діяльності.

ЗМІСТ НАВЧАЛЬНОЇ ДИСЦИПЛІНИ

Тема 1. Еволюційна екологія, як синтетична біологічна наука.

Стратегія життя, форми і засоби її реалізації. Концентрація ресурсів і забезпечення умов репродукції. Загальні закони і закономірності в еволюції біоти.

Тема 2. Екосистема, як функціональна і автономна біологічна структура, що забезпечує еволюційний процес.

Ефективність використання потоку енергії, біогенів та інформації в біологічному угрупованні. Мінімізація втрат екосистемою. Стійкість екосистеми на різних етапах розвитку та існування.

Тема 3. Коеволюційна суть еволюційного процесу, еволюція біологічних угруповань.

Адаптації організмів до змін умов середовища. Коадаптації, як основа еволюції видів в екосистемах. Спеціалізація видів в екосистемах, звуження реалізованих екологічних ніш, підвищення видового різноманіття та енергетична ефективність екосистем на різних етапах їх становлення.

Тема 4. Перманентність сукцесії від піонерної до клімаксової екосистеми. Від генералістів до спеціалістів та підвищення біорізноманіття біологічного угруповання.

Імплантація ценофобів та ценофілів в біологічне угруповання на різних етапах сукцесії екосистеми. Наповнення біологічної ємності середовища новими видами. Підвищення біорізноманіття і зниження напруженості конкурентних взаємодій.

Тема 5. Ідіоадаптації та ароморфози у міжкризовий та кризовий періоди, чергування стабілізуючого та рушійного добору.

Динаміка мутагенезу у міжкризовий та кризовий періоди еволюції біоти. Еволюційні процеси в період стагнації біологічних угруповань. Еволюційні події за масового вимирання видів та значних порушень структури біологічних угруповань.

Тема 6. Еволюція екосистем від бактеріальних матів до сучасних форм. Поява фітофагії.

Підвищення стійкості екосистем через ускладнення трофічних ланцюгів. Еволюційна поява продуцентів, редуцентів і консументів. Вбудова у водорослево-бактеріальні мати рослиноїдних тварин та екологічне значення цього явища. Поява консументів вищих порядків в екосистемах. Роль консументів вищих порядків у підвищенні стійкості екосистем.

Тема 7. Значення консументів в еволюції екосистем. Взаємодія фітофаг-рослина, хижак-жертва, паразит-господар.

Фітофаги, зоофаги і паразити. Антагонізм у взаємодіях фітофаг-рослина, хижак-жертва, паразит-господар, еволюційне та екологічне значення цих взаємодій. Зростання енергетичного навантаження на екосистему для утримання консументів. Трофічні рівні та масштаби вилучення біомаси на кожному рівні. Пристосувальний характер коеволюції організмів-антагоністів, взаємні жертви для підтримання рівноваги в системі рослина-фітофаг, хижак-жертва, паразит-господар.

Тема 8. Еволюційні коадаптації рослин і фітофагів. Морфофізіологічні пристосування рослин до поїдання.

Біологічне значення фітофагії в екосистемах. Коеволюція рослин і рослиноїдних тварин, як їх тривала коадаптація до співіснування. Морфофізіологічні адаптації рослин до поїдання їх тваринами. Кількісне співвідношення целюлози, геміцелюлоз, лігніну та нектару в рослинних організмах та значення цих сполук для рослин. Пристосування рослин до поїдання тваринами – це не захист від поїдання, а взаємоадаптація до взаємодії з окремими групами чи видами фітофагів.

Тема 9. Міжвидова і віддалена гібридизація, як захисна та еволюційна реакція біоти.

Міжвидова і віддалена гібридизація у тваринному світі та її масштаби. Міжвидова і віддалена гібридизація у рослинному світі та її масштаби. Біологічне значення природної міжвидової гібридизації і екологічні передумови виникнення цього явища в процесі еволюції. Явище накладання видових ареалів і розрідження популяцій в екстремальних умовах. Значення погіршення екологічних умов для виникнення природної міжвидової гібридизації.

Тема 10. Подолання гібридного дисгенезу – конфлікту різних геномів, поліплоїдизація та мероклональне утворення гамет.

Природні форми подолання молекулярних (хромосомних) перешкод – конфлікту різних геномів при спорідненій міжвидовій та віддаленій гібридизації організмів. Явище подвоєння хромосомних наборів у гаметах при гібридизації різних видів за умови гібридного дисгенезу. Частково клональне або мероклональне утворення статевих клітин, де один із хромосомних наборів елімінується, а інший подвоюється – гібридизація жаб з роду *Rana* в Європі і в Закарпатті. ініціація дробіння яйцеклітини з подвоєнням n.

Тема 11. Гібридне (симпатричне) видоутворення в процесі еволюції.

Гібридизація з наступним подвоєнням числа хромосом; фрагментація, злиття хромосом, хромосомні перебудови, що протікають всередині ізольованої популяції. Симпатричне видоутворення, його еволюційне та біологічне значення. Масштаби симпатричного видоутворення у рослинному і тваринному світі. Явище поліплоїдизації в природі, механізми та значення.

Тема 12. Еволюційна поява різних типів і способів розмноження як захисна функція існування біоти.

Поява різних типів і способів розмноження, як захисна реакція біоти на існування в різних екологічних умовах і забезпечення головного завдання стратегії життя – репродукції. Особливості нестатевого і статевого розмноження в оптимальних та екстремальних умовах. Регуляція співвідношення різних статевих груп в межах видового ареалу.

ЗАВДАННЯ ТЕСТОВОГО КОНТРОЛЮ

ВАРІАНТ I

1. Гібридний організм, в клітинах якого поєднуються повні диплоїдні набори хромосом двох видів називається:

- 1). Амфігаплоїд;
- 2). Аллотетраплоїд;
- 3). Амфідиплоїд;
- 4). Дигетероплоїд;
- 5). Диамфігаплоїд.

2. Пандемія коронавірусної інфекції COVID-19, викликана збудником SARS-CoV-2, приведе до:

- 1). Поступового вимирання людської популяції;
- 2). Поступового вимирання близько 50% людської популяції;
- 3). Поступового вимирання близько 75% людської популяції;
- 4). Виживання тих людей, які мають до неї антитіла;
- 5). Зниження агресивності вірусу і зниження кількості летальних наслідків;
- 6). Загасання пандемії через перехід SARS-CoV-2 на іншого господаря;
- 7). Поступове вимирання вірусу SARS-CoV-2.

3. Яка причина елімінації одного з двох типів гамет при мероклональному гаметогенезі?

- 1). Для зниження енергетичних затрат при гаметогенезі;
- 2). Один із типів має спадкове порушення – генетичний брак;
- 3). Для підвищення ефективності одного набору, за рахунок використання матеріалу іншого набору;
- 4). Неможливість утворення пари при мейозі;
- 5). Бо такий тип уже є у статевого партнера.

4. Яка причина виникнення вегетативного розмноження в процесі еволюції?

- 1). Захист від вимирання видів;
- 2). Розширення, урізноманітнення можливостей репродукції;
- 3). Забезпечення розмноження у нестатевих форм;
- 4). Забезпечення розмноження у безквіткових рослин;
- 5). Для підвищення ефективності географічного поширення видів;
- 6). Для компенсації репродукції у видів, що не мають гермафродитних форм.

5. Які типи гамет буде продукувати *Rana esculenta* при спарюванні з *Rana lessonae*?

- 1). E;
- 2). R;
- 3). L;

- 4). E, R;
- 5). E, L;
- 6). E, R, L;
- 7). R, L.

6. Вид слива культурна за генетичною оцінкою є:

- 1). Амфігаплоїд;
- 2). Аллотетраплоїд;
- 3). Амфідиплоїд;
- 4). Дигетероплоїд;
- 5). Диамфігаплоїд.

7. Який хромосомний набір має слива, як гібрид терену ($2n=32$) і аличі ($2n=16$)?

- 1). 12;
- 2). 20;
- 3). 24;
- 4). 48;
- 5). 72.

8. Що характерно для кризового періоду в процесі еволюції?

- 1). Рушійний добір;
- 2). Некогерентні зміни;
- 3). Ідіоадаптації;
- 4). Стабілізуючий добір;
- 5). “Стазис” угруповань.

9. До піонерних угруповань входять:

- 1). Види спеціалісти;
- 2). Екологічно пластичні види;
- 3). Види з вузькими реалізованими нішами;
- 4). Малочисельні види;
- 5). Ценофіли.

10. Яку частку становить річний приріст біомаси рослин в екосистемах планети?

- 1). 100%;
- 2). 75%;
- 3). 50%;
- 4). 25%;
- 5). 10%;
- 6). 1%.

11. У який історичний період на Землі виникли перші екосистеми з продуцентів і редуцентів?

- 1). Ранній мезозой;
- 2). Пізній кембрій;
- 3). Ранній кембрій;
- 4). Пізній докембрій;
- 5). Ранній докембрій.

12. З чого склалися перші ефективні екосистеми Землі?

- 1). З археобактерій та еубактерій;
- 2). З синьо-зелених бактерій і гетеротрофних бактерій;
- 3). З сапротрофних і сапрофітних бактерій;
- 4). З синьо-зелених водоростей і сапрофітних бактерій;
- 5). Із зелених водоростей і синьо-зелених водоростей;
- 6). Із зелених водоростей і сапротрофних бактерій.

13. Чим характеризуються коадаптації?

- 1). Когерентною еволюцією;
- 2). Формуванням широких реалізованих ніш;
- 3). Рушійним добором;
- 4). Домінування ценофобів;
- 5). Інтенсивним мутагенезом.

14. У чому полягала еволюційна необхідність появи рослиноїдних організмів на Землі?

- 1). Необхідності не було, бо консументи – це шкідники;
- 2). Підвищенні рівня організації живих систем –це еволюційна необхідність;
- 3). Щоб знищувати еволюційно невдалі форми рослин;
- 4). Щоб створити корм для хижаків;
- 5). Щоб не давати розмножуватися рослинам.

15. Що таке мортмаса?

- 1). Жива речовина екосистеми;
- 2). Речовина первинної біологічної продукції;
- 3). Загальна фітомаса біосфери;
- 4). Загальна зоомаса біосфери;
- 5). Продукти життєдіяльності бактерій-редуцентів;
- 6). Жива маса морських організмів;
- 7). Відмерла органічна речовина.

16. В чому полягає взаємодія в системі “рослина-фітофаг”?

- 1). У знищенні бур'янів;
- 2). У вилученні слабих або хворих рослин;
- 3). Для забезпечення поживи тваринам;

- 4). У вилученні із природи шкідливих рослин;
- 5). Для зниження продукції мортмаси.

17. Яка роль рослиноїдних тварин в біосфері?

- 1). Шкодять рослинам;
- 2). Шкодять екосистемам;
- 3). Знижують число репродуктивних особин рослин;
- 4). Розділяють центри репродукції і центри дихання;
- 5). Порушують потік енергії та біогенів.

18. Яка приблизна частка целюлози міститься у наших злакових травах (райграс)?

- 1). 0%;
- 2). 2,5%;
- 3). 12%;
- 4). 20%;
- 5). 35%;
- 6). 60,7%;
- 7). 90%.

19. Яку частку в деревині хвойних порід складає лігнін?

- 1). 4%;
- 2). 8%;
- 3). 12%;
- 4). 20%;
- 5). 28%;
- 6). 35%;
- 7). 50%.

20. Яка мета синтезу целюлози, геміцелюлоз та лігніну зеленими рослинами?

- 1). Для забезпечення поживними речовинами потомства;
- 2). Для забезпечення ситості тварин;
- 3). Для забезпечення тварин поживними речовинами;
- 4). Для захисту рослин від поїдання тваринами;
- 5). Для відкладання про запас поживних речовин рослиною.

21. Як пристосувалися рослини до співжиття з рослиноїдними тваринами?

- 1). Утворюють шипи та колючки для захисту;
- 2). Формують тверду деревину;
- 3). Формують тверду кору;
- 4). Синтезують велику кількість целюлози, геміцелюлоз та лігніну для тварин;
- 5). Синтезують отруйні речовини для захисту.

22. Яку кількість біомаси фітофагів можуть вилучати консументи II порядку без порушення стійкості екосистеми?

- 1). 75%;
- 2). 50%;
- 3). 40%;
- 4). 20%;
- 5). 10%;
- 6). 5%;
- 7). 2,5%.

23. У який період еволюційної історії органічного світу з'явилися гігантські рептилії (динозаври)?

- 1). У першій чвертині еволюційної історії органічного світу;
- 2). У другій чвертині еволюційної історії органічного світу;
- 3). У середині еволюційної історії органічного світу;
- 4). У третій чвертині еволюційної історії органічного світу;
- 5). У останній чверті еволюційної історії органічного світу.

24. Яка роль хижаків в екосистемі?

- 1). Знищують шкідливі види рослиноїдних тварин;
- 2). Знижують біорізноманіття екосистеми;
- 3). Знижують стійкість екосистеми;
- 4). Підвищують кількість синтезованої первинної біологічної продукції;
- 5). Знижують конкуренцію між фітофагами.

25. Які еволюційні події характерні для сформованих, стійких біологічних угруповань?

- 1). Інтенсивний мутагенез;
- 2). Активна сукцесій на діяльність;
- 3). Когерентна еволюція;
- 4). Ароморфози;
- 5). Рушійний добір.

26. У більшості однодольних рослин (злаки, осоки, комиші, пальми) геміцелюлози складають:

- 1). До 20%;
- 2). До 30%;
- 3). До 40%;
- 4). До 50%;
- 5). До 60%.

27. Чим характеризується віддалена (між різними родами чи родинами) гібридизація у природі?

- 1). Відбувається у всіх класах тварин;

- 2). Відбувається тільки у риб;
- 3). Відбувається іноді у птахів;
- 4). Відбувається іноді у ссавців;
- 5). Відбувається тільки у комах.

28. Яка кількість міжвидових і міжродових гібридів відома для птахів?

- 1). 10;
- 2). 50;
- 3). 100;
- 4). 500;
- 5). 1000.

29. Чи зустрічаються в Закарпатті міжвидові плідні гібриди?

- 1). Не зустрічаються;
- 2). Зустрічаються тільки неплідні;
- 3). Зустрічаються серед копитних – оленебизон;
- 4). Зустрічаються серед земноводних – жаба їстівна;
- 5). Зустрічаються серед птахів – журавель бузьковий.

30. Можливість штучного отримання гібридів вперше припустив:

- 1). Н.Цвельов;
- 2). К.Мезер;
- 3). М.Кельрейтер;
- 4). Т.Фейрчайлд;
- 5). Д.Маллет;
- 6). Р.Камераріус.

31. Коли з'явилися перші еукаріотичні організми (клітини)?

- 1). На початку еволюційної історії органічного світу;
- 2). В кінці еволюційної історії органічного світу;
- 3). В середині еволюційної історії органічного світу;
- 4). В кінці першої половини еволюційної історії органічного світу;
- 5). На початку другої половини еволюційної історії органічного світу.

32. До початку 21 століття науці було відомо міжвидових гібридів у рослин:

- 1). Понад 3 десятки;
- 2). Понад 3 сотні;
- 3). Понад 3 тисячі;
- 4). Понад 13 тисяч;
- 5). Понад 23 тисячі.

33. У сформованому біологічному угрупованні переважна більшість видів це:

- 1). Види генералісти;

- 2). Види ценофіли;
- 3). Види ценофоби;
- 4). Масові, багаточисельні види;
- 5). Види з широким адаптивним потенціалом.

34. В основі якого типу видоутворення лежить гібридизація?

- 1). Симпатричного;
- 2). Дивергентного;
- 3). Аллопатричного;
- 4). Перипатричного;
- 5). Жодного.

35. Що таке гібридний дисгенез?

- 1). Порушення гібридизації через відсутність мейозу;
- 2). Поява нового виду за рахунок гетероплоїдії;
- 3). Поява нового виду за рахунок поліплоїдії;
- 4). Генетична сумісність;
- 5). Генетична несумісність.

ВАРІАНТ II

1. Простий міжвидовий гібрид називається:

- 1). Амфігаплоїд;
- 2). Аллотетраплоїд;
- 3). Амфідиплоїд;
- 4). Дигетероплоїд;
- 5). Диамфігаплоїд.

2. Чому, один із хромосомних наборів викидається при частковоклональному гаметогенезі?

- 1). Для зниження енергетичних затрат при гаметогенезі;
- 2). Один із типів має спадкове порушення – генетичний брак;
- 3). Для підвищення ефективності одного набору, за рахунок використання матеріалу іншого набору;
- 4). Неможливість утворення пари при мейозі;
- 5). Бо такий тип уже є у статевого партнера.

3. До якого наслідку призведе пандемія коронавірусної інфекції COVID-19, викликана збудником SARS-CoV-2?

- 1). Поступового вимирання людської популяції;
- 2). Поступового вимирання близько 50% людської популяції;
- 3). Поступового вимирання близько 75% людської популяції;
- 4). Виживання тих людей, які мають до неї антитіла;
- 5). Зниження агресивності вірусу і зниження кількості летальних наслідків;
- 6). Загасання пандемії через перехід SARS-CoV-2 на іншого господаря;

7). Поступове вимирання вірусу SARS-CoV-2.

4. Яка причина виникнення гермафродитизму в процесі еволюції?

- 1). Захист від вимирання видів;
- 2). Розширення, урізноманітнення можливостей репродукції;
- 3). Забезпечення розмноження у нестатевих форм;
- 4). Забезпечення розмноження у безквіткових рослин;
- 5). Для підвищення ефективності географічного поширення видів.

5. Природний гібрид аличі і терену за станом геному називається:

- 1). Амфігаплоїд;
- 2). Аллотетраплоїд;
- 3). Амфідиплоїд;
- 4). Дигетероплоїд;
- 5). Диамфігаплоїд.

6. Який хромосомний набір мають гамети сливи, як гібрида терену ($2n=32$) і аличі ($2n=16$)?

- 1). 12;
- 2). 20;
- 3). 24;
- 4). 48;
- 5). 72.

7. Які типи гамет буде продукувати *Rana esculenta* при спарюванні з *Rana ridibunda*?

- 1). E;
- 2). R;
- 3). L;
- 4). E, R;
- 5). E, L;
- 6). E, R, L;
- 7). R, L.

8. Прокаріотичні організми, як єдині на планеті, панували до:

- 1). Першої четвертини еволюційної історії органічного світу;
- 2). Першої половини еволюційної історії органічного світу;
- 3). Кінця першої половини еволюційної історії органічного світу;
- 4). Кінця еволюційної історії органічного світу;
- 5). Початку другої половини еволюційної історії органічного світу.

9. У який період еволюційної історії органічного світу з'явилися перші хребетні – попередники риб?

- 1). У першій четвертині еволюційної історії органічного світу;

- 2). У другій четвертині еволюційної історії органічного світу;
- 3). У середині еволюційної історії органічного світу;
- 4). У третій четвертині еволюційної історії органічного світу;
- 5). У останній чверті еволюційної історії органічного світу.

10. На ранніх сукцесійних стадіях до складу біологічного угруповання входять:

- 1). Види спеціалісти;
- 2). Види ценофіли;
- 3). Види ценофоби;
- 4). Види монофаги;
- 5). Види з вузькою реалізованою нішею.

11. Які еволюційні події характерні для піонерних біологічних угруповань?

- 1). Ідіоадаптації;
- 2). Стабілізуючий добір;
- 3). Некогерентна еволюція;
- 4). Симбіотичні відносини;
- 5). Коадаптації.

12. Що таке некогерентна еволюція?

- 1). Ідіоадаптації;
- 2). Сповільнена еволюція;
- 3). Спрямована еволюція;
- 4). Передбачувана еволюція;
- 5). Хаотична еволюція.

13. Чим характеризується еволюція угруповань?

- 1). До витіснення слабших видів сильнішими;
- 2). До зростання кількості мутацій;
- 3). До збільшення видів-ценофілів;
- 4). До розвитку непередбачуваної еволюції;
- 5). До підвищення рівня організації видів.

14. Яка кількість споживання речовин та енергії, що виражається у фітомасі продуцентів, буде забезпечувати стійкість екосистеми?

- 1). 100%;
- 2). 75%;
- 3). 50%;
- 4). 25%;
- 5). 10%;
- 6). 1%.

15. У який історичний період на Землі виникли перші водорослево-бактеріальні мати?

- 1). Ранній мезозой;
- 2). Пізній кембрій;
- 3). Ранній кембрій;
- 4). Пізній докембрій;
- 5). Ранній докембрій.

16. Які організми входили до перших ефективних екосистеми Землі?

- 1). Археобактерії та еубактерії;
- 2). Синьо-зелені бактерії і гетеротрофні бактерії;
- 3). Сапротрофні і сапрофітні бактерії;
- 4). Синьо-зелені водорості і сапрофітні бактерії;
- 5). Зелені водорості і синьо-зелені водорості;
- 6). Зелені водорості і сапротрофні бактерії.

17. Яке значення відіграють консументи в екосистемі?

- 1). Підвищують синтез первинної біологічної продукції;
- 2). Здійснюють регуляцію щільності популяцій;
- 3). Вичерпують і зменшують кількість біогенів у ній;
- 4). Ослаблюють її стійкість;
- 5). Підвищують кількість енергії та біогенів у ній.

18. Який зміст терміна мортмаса?

- 1). Маса відмерлої органічної речовини;
- 2). Маса синтезованої речовини тваринами;
- 3). Маса синтезованої речовини сапротрофними бактеріями;
- 4). Маса речовини, яка переноситься на наступний трофічний рівень;
- 5). Маса синтезованої речовини рослинами.

19. Яка роль консументів I порядку в системі “рослина-фітофаг”?

- 1). У знищенні бур'янів;
- 2). У вилученні слабих або хворих рослин;
- 3). Для забезпечення поживи тваринам;
- 4). Для зниження темпу наростання фітомаси;
- 5). Для виведення за межі екосистеми шкідливих продуктів життєдіяльності.

20. Яка приблизна частка целюлози міститься у представника наших трав, у полину звичайного?

- 1). 0%;
- 2). 2,5%;
- 3). 12%;
- 4). 25%;
- 5). 40%;

- 6). 60,7%;
- 7). 90%.

21. Яку частку в деревині листяних порід складає лігнін?

- 1). 2,5%;
- 2). 4%;
- 3). 8%;
- 4). 12%;
- 5). 20%;
- 6). 35%;
- 7). 50%.

22. Для яких потреб синтезується целюлоза, геміцелюлози та лігнін зеленими рослинами?

- 1). Для забезпечення поживними речовинами потомства;
- 2). Для забезпечення ситості тварин;
- 3). Для забезпечення тварин поживними речовинами;
- 4). Для захисту рослин від поїдання тваринами;
- 5). Для відкладання про запас поживних речовин рослиною.

23. Яка величина енергетичних затрат екосистеми для утримання тварин-консументів?

- 1). Понад 2,3;
- 2). Понад 4,2%;
- 3). Понад 10%;
- 4). Понад 25%;
- 5). Понад 50%;
- 6). Понад 80%.

24. Яку кількість біомаси рослин можуть вилучати консументи I порядку без порушення стійкості екосистеми?

- 1). 75%;
- 2). 50%;
- 3). 40%;
- 4). 20%;
- 5). 10%;
- 6). 5%;
- 7). 2,5%.

25. Яка роль консументів II порядку в екосистемі?

- 1). Знищують шкідливі види рослиноїдних тварин;
- 2). Знижують біорізноманіття екосистеми;
- 3). Знижують стійкість екосистеми;
- 4). Знижують конкуренцію між фітофагами;

5). Підвищують кількість синтезованої первинної біологічної продукції.

26. Яка частка сухої маси лігніну міститься в клітинних стінках вищих рослин?

- 1). 8,3%;
- 2). 12%;
- 3). 20%;
- 4). 25%;
- 5). 30%.

27. Явище гібридизації двох різних видів у природі:

- 1). Не відбувається;
- 2). Відбувається з появою безплідних гібридів;
- 3). Відбувається з появою безплідних мутантів (виродків);
- 4). Це звичайне природне явище з появою плідних гібридів;
- 5). Як виняток відбувається з появою плідних гібридів.

28. Чи можлива віддалена (між різними родами чи родинами) гібридизація у природі?

- 1). Неможлива;
- 2). Відбувається зрідка у комах;
- 3). Відбувається зрідка у амфібій;
- 4). У ссавців плідні потомки не утворюються;
- 5). В нормі відбувається у всіх класах тварин.

29. Яка кількість міжвидових і міжродових гібридів відома для ссавців?

- 1). 14;
- 2). 74;
- 3). 112;
- 4). 163;
- 5). 259.

30. Скільки міжвидових гібридів відомо серед представників ряду Anura (жаби)?

- 1). 18;
- 2). 64;
- 3). 149;
- 4). 261;
- 5). 400.

31. Чи можна зустріти в Закарпатті міжвидових плідних гібридів?

- 1). Не можна;
- 2). Можна тільки неплідних;
- 3). Можна між оленем благородним та оленем плямистим;

- 4). Можна між серною альпійською та косулею звичайною;
- 5). Можна між нічницею великою та нічницею гостровухою.

32. Засновником вчення про гібридизацію у рослин вважається:

- 1). Н.Цвельов;
- 2). К.Мезер;
- 3). Р.Камераріус;
- 4). Т.Фейрчайлд;
- 5). М.Кельрейтер;
- 6). К.Уітні.

33. Скільки міжвидових гібридів у рослин було відомо станом на кінець 20 століття?

- 1). Понад 3 десятки;
- 2). Понад 3 сотні;
- 3). Понад 3 тисячі;
- 4). Понад 13 тисяч;
- 5). Понад 23 тисячі.

34. Який тип видоутворення базується на гібридизації?

- 1). Жоден;
- 2). Симпатричний;
- 3). Аллопатричний;
- 4). Перипатричний;
- 5). Дивергентний.

35. Одним із механізмів гібридного дисгенезу є:

- 1). Елімінація однієї хромосоми;
- 2). Елімінація однієї пари хромосом;
- 3). Незавершена поліплоїдія;
- 4). Гетероплоїдія;
- 5). Мероклональний гаметогенез.

ВАРІАНТ III

1. Гібридний організм, в клітинах якого поєднуються гаплоїдні набори хромосом двох видів називається:

- 1). Амфігаплоїд;
- 2). Аллотетраплоїд;
- 3). Амфідиплоїд;
- 4). Дигетероплоїд;
- 5). Диамфігаплоїд.

2. Який хромосомний набір мають соматичні клітини особин *Rana esculenta*?

- 1). Подвійний геном *Rana esculenta* (EE);
- 2). Потрійний геном *Rana esculenta* (EEE);
- 3). Один геном *Rana lessonae* і один геном *Rana ridibunda* (LR);
- 4). Два геноми *Rana lessonae* і два геноми *Rana ridibunda* (LLRR);
- 5). Один геном *Rana lessonae*, один геном *Rana ridibunda* і один геном *Rana esculenta* (LRE);
- 6). Подвійні геноми всіх трьох – (LLRREE).

3. Яка причина виникнення статевого розмноження без запліднення в процесі еволюції?

- 1). Захист від вимирання видів;
- 2). Розширення, урізноманітнення можливостей репродукції;
- 3). Забезпечення розмноження у нестатевих форм;
- 4). Забезпечення розмноження у безквіткових рослин;
- 5). Для підвищення ефективності географічного поширення видів.

4. Що слід чекати від пандемії коронавірусної інфекції COVID-19, викликаній збудником SARS-CoV-2?

- 1). Поступового вимирання людської популяції;
- 2). Поступового вимирання близько 50% людської популяції;
- 3). Поступового вимирання близько 75% людської популяції;
- 4). Виживання тих людей, які мають до неї антитіла;
- 5). Зниження агресивності вірусу і зниження кількості летальних наслідків;
- 6). Загасання пандемії через перехід SARS-CoV-2 на іншого господаря;
- 7). Поступове вимирання вірусу SARS-CoV-2.

5. Для чого у комах паличників при мероклональному утворенні гамет знищується один з хромосомних наборів?

- 1). Для зниження енергетичних затрат при гаметогенезі;
- 2). Один із типів має спадкове порушення – генетичний брак;
- 3). Для підвищення ефективності одного набору, за рахунок використання матеріалу іншого набору;
- 4). Неможливість утворення пари при мейозі;
- 5). Бо такий тип уже є у статевого партнера.

6. Які типи гамет буде продукувати *Rana ridibunda* при спарюванні з *Rana esculenta*?

- 1). E;
- 2). R;
- 3). L;
- 4). E, R;
- 5). E, L;
- 6). E, R, L.

7. Як характеризується *Rana esculenta* за станом геному?

- 1). Амфігаплоїд;
- 2). Аллотетраплоїд;
- 3). Амфідиплоїд;
- 4). Дигетероплоїд;
- 5). Диамфігаплоїд.

8. Першими ефективними екосистемами на планеті були:

- 1). Лишайникоподібні комплекси на межі вода-суша;
- 2). Лишайникоподібні комплекси на прибережних ділянках суші;
- 3). Таломне угруповання продуцентів на мілководді первинного океану;
- 4). Археобактеріально-еубактеріальний мат;
- 5). Водорослево-бактеріальний мат.

9. Яка роль рослиноїдних організмів в екосистемі?

- 1). Вилучення шкідливих рослин;
- 2). Ослаблення стійкості за рахунок виїдання рослин;
- 3). Підвищення загальної біомаси рослин;
- 4). Підвищення незворотних втрат енергії в ході кругообігу;
- 5). Зниження незворотних втрат органіки в ході кругообігу.

10. Для чого рослини синтезують велику кількість целюлози?

- 1). Для захисту від поїдання шкідниками;
- 2). Для відкладання в запас поживних речовин;
- 3). Для скормлювання тваринам;
- 4). Для підвищення ефективності мітозу при утворенні ахромати нового веретена;
- 5). Для забезпечення поживними речовинами потомства.

11. у кількість біомаси фітофагів можуть вилучати консументи II порядку без порушення стійкості екосистеми?

- 1). 75%;
- 2). 50%;
- 3). 40%;
- 4). 20%;
- 5). 10%;
- 6). 5%;
- 7). 2,5%.

12. Яку приблизно частку складають целюлоза та лігнін у декоративному злаку Міскантус китайський?

- 1). 35%;
- 2). 45%;
- 3). 55%;

- 4). 65%;
- 5). 75%.

13 У скількох родин ссавців (із 29) зустрічаються віддалені гібриди?

- 1).3;
- 2).8;
- 3). 13;
- 4). 19;
- 5). 27.

14 В основі гібридного дисгенезу лежить:

- 1). Елімінація однієї хромосоми;
- 2). Елімінація однієї пари хромосом;
- 3). Незавершена поліплоїдія;
- 4). Гетероплоїдія;
- 5). Частковоклональний гаметогенез.

15. Для ранньої сукцесії характерно:

- 1).Активізація коадаптацій;
- 2). Домінування видів ценофобів;
- 3). Ідіоадаптації;
- 4). Домінування видів ценофілів;
- 5). Низька міжвидова конкурентна активність.

16. Чим були репрезентовані перші комплекси із продуцентів і редуцентів на планеті?

- 1). Бактеріально-трилобітний мат;
- 2). Водорослево-трилобітний мат;
- 3). Зеленоводорослевий і нитчастоводорослевий мат;
- 4). Бактеріальний мат;
- 5). Археобактеріально-еубактеріальний мат;
- 6). Водорослево-бактеріальний мат.

17. Яку діяльність здійснюють консументи в екосистемі?

- 1). Розділення центрів синтезу і продукції;
- 2). Розділення центрів дихання і окислення;
- 3). Розділення центрів первинної продукції і репродукції;
- 4). Розділення центрів синтезу і репродукції;
- 5). Розділення центрів продукції і центрів дихання.

18. Яка діяльність здійснюється фітофагами в екосистемі?

- 1). Вилучення шкідливих рослин;
- 2). Ослаблення стійкості за рахунок виїдання рослин;
- 3). Підвищення загальної біомаси рослин;

- 4). Зниження незворотних втрат органіки в ході кругообігу;
- 5). Підвищення незворотних втрат енергії в ході кругообігу.

19. Яка роль хижаків в екосистемі?

- 1). Знищують шкідливі види рослиноїдних тварин;
- 2). Знижують конкуренцію між фітофагами;
- 3). Знижують стійкість екосистеми;
- 4). Підвищують кількість синтезованої первинної біологічної продукції;
- 5). Знижують біорізноманіття екосистеми.

20. Який зміст терміна мортмаса?

- 1). Маса синтезованої речовини рослинами;
- 2). Маса синтезованої речовини тваринами;
- 3). Маса синтезованої речовини сапротрофними бактеріями;
- 4). Маса речовини, яка переноситься на наступний трофічний рівень;
- 5). Маса відмерлої органічної речовини.

21. Яка причина появи на Землі фітофагів в процесі еволюції?

- 1). Продукувати мортмасу для редуцентів;
- 2). Ускладнювати екосистеми;
- 3). Підвищувати біорізноманіття Землі;
- 4). Зменшувати кількість продуцентів;
- 5). Формувати нові симбіотичні зв'язки.

22. Навіщо рослині синтезувати велику кількість целюлози?

- 1). Для захисту від поїдання шкідниками;
- 2). Для скормлювання тваринам;
- 3). Для забезпечення поживними речовинами потомства;
- 4). Для підвищення ефективності мітозу при утворенні ахромати нового веретена;
- 5). Для відкладання в запас поживних речовин.

23. Які органічні сполуки синтезують зелені рослини спеціально для фітофагів?

- 1). Жири;
- 2). Протеїди;
- 3). Протеїни;
- 4). Глюкоза;
- 5). Целюлоза.

24. Яку частку складають геміцелюлози у тілі більшості однодольних рослин (злаки, осоки, комиші, пальми)?

- 1). До 20%;
- 2). До 30%;

- 3). До 40%;
- 4). До 50%;
- 5). До 60%.

25. Гібридний дисгенез це:

- 1). Генетична несумісність;
- 2). Поява нового виду за рахунок гетероплоїдії;
- 3). Поява нового виду за рахунок поліплоїдії;
- 4). Генетична сумісність;
- 5). Порушення гібридизації через відсутність мейозу.

26. Чим характеризується сформоване біологічне угруповання?

- 1). Активною появою мутацій;
- 2). Активізацією конкурентних взаємодій;
- 3). Домінуванням видів ценофобів;
- 4). Зупинкою еволюції видів;
- 5). Активною еволюцією видів;
- 6). Сповільненою еволюцією видів.

27. Що таке коадаптації?

- 1). Пристосування до мутагенезу;
- 2). Взаємоприспособування;
- 3). Активізація міжвидової конкуренції;
- 4). Активне формоутворення;
- 5). Пристосування до різних умов середовища.

28. Головними векторами еволюційних змін біологічного угруповання є:

- 1). Скорочення трофічних ланцюгів;
- 2). Розширення вимог до умов довкілля;
- 3). Підвищення чисельності популяцій видів;
- 4). Зростання кількості безпосередніх екологічних зв'язків між видами;
- 5). Зростання кількості видів хижаків і паразитів.

29. Скільки біомаси продуцентів можуть вилучати консументи, щоб екосистема залишалась стійкою?

- 1). Число, пропорційне кількості видів рослин в угрупованні;
- 2). Число, пропорційне половині кількості видів рослин в угрупованні;
- 3). Число, що відповідає половині річного приросту консументів;
- 4). Річний приріст;
- 5). 50% річного приросту.

30. Масова частка целюлози в деревині становить:

- 1). 0%;
- 2). 2,5%;

- 3). 12%;
- 4). 25%;
- 5). 50%;
- 6). 72%;
- 7). 90%.

31. Чи можлива віддалена (між різними родами чи родинами) гібридизація у природі?

- 1). Не відбувається;
- 2). Відбувається з появою безплідних гібридів;
- 3). Відбувається з появою безплідних мутантів (виродків);
- 4). Це звичайне природне явище з появою плідних гібридів;
- 5). Як виняток, відбувається з появою плідних гібридів.

32. В чому полягає взаємодія в системі “рослина-фітофаг”?

- 1). У знищенні бур'янів;
- 2). У вилученні слабих або хворих рослин;
- 3). Для зниження продукції мортмаси;
- 4). У вилученні із природи шкідливих рослин;
- 5). Для забезпечення поживи тваринам.

33. Прокаріотичні організми, як єдині на планеті панували до:

- 1). Першої чвертини еволюційної історії органічного світу;
- 2). Першої половини еволюційної історії органічного світу;
- 3). Кінця першої половини еволюційної історії органічного світу;
- 4). Кінця еволюційної історії органічного світу;
- 5). Початку другої половини еволюційної історії органічного світу.

34. У який історичний період на Землі виникли перші водорослево-бактеріальні мати?

- 1). Ранній мезозой;
- 2). Пізній кембрій;
- 3). Ранній кембрій;
- 4). Пізній докембрій;
- 5). Ранній докембрій.

35. Яка кількість споживання речовин та енергії, що виражається у фітомасі продуцентів, буде забезпечувати стійкість екосистеми?

- 1). 100%;
- 2). 75%;
- 3). 50%;
- 4). 25%;
- 5). 10%;
- 6). 1%.

РЕКОМЕНДОВАНІ ЛІТЕРАТУРНІ ДЖЕРЕЛА:

1. Бурда Р.І., Ігнатюк О.А. (2011) Методика дослідження адаптивної стратегії чужорідних видів рослин в урбанізованому середовищі. - Київ: НЦЕБМ НАН України, ЗАЕ „Віпол", 112 с.
2. Бурда Р.І., Пашкевич Н.А., Блінкова О.І., Шупова Т.В., Стукалюк С.В., Іваненко О. М.(2018) Адаптивна стратегія популяцій адвентивних видів. – Київ, 190 с.
3. Гончаренко І.В. (2003) Аналіз рослинного покриву північно-східного Лісостепу України. -Київ: Фітосоціоцентр, 204 с.
4. Ігнатюк О.А., Діденко С.Я. (2010) Різноманітність локальних популяцій *Galanthus plicatus*(Amaryllidaceae) у різних умовах довкілля // Укр. ботан. журн., 67(2), С. 208-216.
5. Пашкевич Н.А., Гаврилов С.О. (2012) Трансформація рослинного покриву перелогів на території Шацького національного природного парку // Природа Західного Полісся та прилеглих територій. Збірник наукових праць, №9, С. 139-142.
6. Пашкевич Н.А. (2013) Оцінка адаптації ценопопуляцій *Aegilops ovata* L. в умовах рекреації // Наук. вісник Нац. Лісотехнічного ун-ту України: збірник науково-технічних праць. – Львів: РВВ НЛТУ, Вип. 23(2), С. 130–135.
7. Fox Charles W., Roff Derek A. (2001) Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies. 1st Edition. - Oxford University Press. – 448 pp.
8. Bennett K.D. (1996) Evolution and Ecology: The Pace of Life (Cambridge Studies in Ecology). 1st Edition. – Cambridge University Press. – 260 pp.
9. Smith John Maynard, Szathmáry Eörs (1999) The origins of life: from the birth of life to the origin of language. – Published/Created:Oxford ; New York : Oxford University Press. – 180 pp.
10. Raffaelli David G., Frid Christopher L. J. (2010) Ecosystem Ecology A New Synthesis. – Cambridge University Press. – 162 pp.
11. Grime J. Philip, Pierce Simon (2012) The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems. – First published. – 240 pp.
12. Wilkins John S. (2009) Defining Species: A Sourcebook from Antiquity to Today: 203 (American University Studies) First Edition. – Peter Lang Inc., International Academic Publishers. – 238 pp.
13. Michaelis Michael (2015) Evolution by Natural Selection Confidence, Evidence and the Gap. – Published by CRC Press. – 175 pp., 6 B/W Illustrations.
14. Arnold Michael L. (1997) Natural Hybridization and Evolution (Oxford Series in Ecology and Evolution) 1st Edition. – Oxford University Press. – 232 pp.
15. Fritz Robert S., Simms Ellen L. (1992) Plant Resistance to Herbivores and Pathogens: Ecology, Evolution, and Genetics 1st Edition. – University of Chicago Press. – 600 pp.
16. Feder Martin E., Lauder George V. (1986) Predator-Prey Relationships: Perspectives and Approaches from the Study of Lower Vertebrates. – University of Chicago Press. – 198 pp.
17. Gueux Jean (2016) Retrograde Evolution During Major Extinction Crises. – Springer Cham, Switzerland. – 77 pp.

ІНФОРМАЦІЙНІ РЕСУРСИ В МЕРЕЖІ ІНТЕРНЕТ:

1. <http://www.mon.gov.ua> Офіційний сайт Міністерства освіти і науки України
3. <https://nrfu.org.ua/> Офіційний сайт Національного фонду досліджень України
4. www.irbis-nbuv.gov.ua Наукова періодика України. Бібліотека ім. В. Вернадського
5. <https://www.ieenas.org/> Офіційний сайт Інституту еволюційної екології Національної академії наук України

ЗМІСТ

ЗМІСТ І ЗАВДАННЯ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ ЕКОЛОГІЇ	1
ЗАГАЛЬНІ ПРИНЦИПИ ФУНКЦІОНУВАННЯ БІОЛОГІЧНИХ СИСТЕМ	3
БАЗОВІ ПРИНЦИПИ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ ЕКОЛОГІЇ	4
ЕВОЛЮЦІЯ БІОТИ, ЯК ЕВОЛЮЦІЯ БІОЛОГІЧНИХ УГРУПОВАНЬ	6
ФІТОФАГІЯ, ЇЇ ПОЯВА ТА ЗНАЧЕННЯ	13
ЦЕЛЮЛОЗА, ЛІГНІН, ГЕМІЦЕЛЮЛОЗИ У СКЛАДІ РОСЛИННИХ ОРГАНІЗМІВ	16
ХИЖАЦТВО І ПАРАЗИТИЗМ	18
ПРИРОДНА ГІБРИДИЗАЦІЯ ВИДІВ	20
ЕВОЛЮЦІЙНІ ПЕРЕДУМОВИ СПІВВІДНОШЕННЯ СТАТІ В ПОПУЛЯЦІЯХ	30
ПРОГРАМА НАВЧАЛЬНОЇ ДИСЦИПЛІНИ «ЕВОЛЮЦІЙНА ЕКОЛОГІЯ»	33
ЗАВДАННЯ ТЕСТОВОГО КОНТРОЛЮ	36
РЕКОМЕНДОВАНІ ЛІТЕРАТУРНІ ДЖЕРЕЛА	55