**Лекція 3**

**«Адаптація та її відносний характер. Адаптація, як властивість еволюції. Підходи до визначення адаптації в різних біологічних науках»**

Термін **адаптація** використовується переважно в еволюційному плані як пристосування організмів до певних умов існування в процесі еволюції. Але різні біологічні дисципліни вживають його, вкладаючи свої змістовні навантаження. Так, фізіологи під адаптацією часто розуміють незначні видозміни організму внаслідок безпосередніх пристосувань до тимчасових змін довкілля – акомодація ока, звикання до більш прохолодного (спекотного), вологого (сухого) клімату, до гірських умов тощо. Оскільки перелічені зміни відбуваються в межах норми реакції однієї особини, що для еволюції в цілому вважається непринциповим, подібні адаптації нами взагалі не розглядаються.

В екології термін “адаптація” може використовуватися в кількох аспектах, один з яких є повністю еволюційним – процес змін і пристосування організмів до конкретних умов довкілля; другий – це дійсні взаємовідносини організму та безпосередніх умов існування; останній позначає “ступінь відповідності організму певним умовам його існування”.

У сучасному еволюційному вченні важливим є положення про те, що еволюція організмів є еволюцією пристосувальною, тобто вона полягає в розвитку ознак, які відповідали б умовам їх існування. Таким чином, внаслідок історичного розвитку організмів уся їх організація виявляється глибоко адаптивною (при чому адаптація розуміється достатньо широко і часто не конкретно).

**Найбільш точно адаптацію можна визначити як сукупність морфофізіологічних, поведінкових, популяційних та інших особливостей певного біологічного виду, яка забезпечує можливість специфічного способу життя в конкретних умовах навколишнього середовища. Отже, адаптація в еволюційному смислі – це не дрібні зміни організму і навіть не окремі його властивості, а весь комплекс видоспецифічних ознак (у межах норми реакції), які разом забезпечують існування певного виду тільки в межах відповідних екологічних умов**.

Згідно з поглядами деяких еволюціоністів, будь-які еволюційні зміни – від утворення нових популяцій і до ускладнення або спрощення організації – за своїм змістом є лише різними проявами розвитку адаптацій. Недосконалість адаптацій зумовлює необхідність пристосувальної еволюції під впливом природного добору. Спираючись на це, еволюцію можна розглядати як процес формування адаптацій – адаптаціогенез. Усе це й визначає те місце та значення, які має проблема адаптацій в сучасному еволюційному вченні.

Навіть дуже близькі за своїми екологічними характеристиками види не можуть вважатись ідентичними за своїми адаптивними властивостями. Це пояснюється тим, що, крім екологічної ніші, адаптивний комплекс включає велику кількість інших ознак, починаючи від фізіології і закінчуючи етологічною структурою популяції. Тому ніякі види (так само – популяції й організми) не можуть вважатись рівноцінними за своїми адаптивними властивостями.

Що ж до еволюційного значення такого явища як адаптація, то тут все виглядає ще складніше. В цілому ми можемо вважати адаптацію у певному розумінні результатом еволюційного процесу, завдяки якому конкретний вид має певний набір пристосувань до відповідних умов існування. В той же час цей результат може виявитися марним при навіть незначних змінах довкілля, через що виникне нова потреба еволюційних змін, і коло замкнеться.

В еволюційному процесі найбільше значення має не адаптивний комплекс того чи іншого виду взагалі, а здатність організмів до подальших пристосувань до суттєвих змін або ж стабільності середовища. Тобто, ми повинні відмовитись від розуміння адаптації як чогось незмінного, що виникло раз і назавжди, і знову повернутись до вихідної активності особини. Фенотип, який реалізується у відповідних мікрокліматичних умовах, може значно відрізнятись від особин свого виду, що розвиваються в інших умовах (той самий поліморфізм популяцій). Але в цьому процесі не останню роль відіграє активність особин, які здатні вибрати відповідні мікрокліматичні умови і спрямувати свій онтогенез (або онтогенез своїх нащадків) у відповідному руслі.

**Пристосувальне значення властивостей організмів**

Засобами пасивного захисту ми можемо вважати такі, сама наявність яких забезпечує збільшення імовірності виживання відповідних особин. *До них можна віднести колючки кактуса, шкаралупу горіха, голки їжака, панцир черепахи, черепашку равлика, кутикулу комахи тощо. В той же час, якщо організми з подібними властивостями ще й мають забарвлення, близьке до загального фону оточуючого середовища, виживаність їх значно зростає.*

**За незначними винятками, переважна більшість тварин має криптичне (захисне) забарвлення**, пристосоване до певних умов існування. Причому, досить широко розповсюджена конвергенція забарвлення у тварин різних систематичних груп, які мешкають в однакових умовах. Систематично близькі організми, розходячись по екологічних нішах, дають приклад адаптивної радіації, набуваючи забарвлення під загальний фон оточуючого середовища. Інколи той самий вид у різних місцях існування набуває певних відмінностей у забарвленні (утворюються так звані локальні форми).

Само по собі забарвлення часто виявляється недостатнім, тому необхідною стає ще й відповідна поведінка. *Так, на острові Мартинек в однакових умовах існують три види ящірок роду Anolis, які мають різне забарвлення – бурувате, зелене та світло-сіре. У стані занепокоєння вони ховаються на фоні відповідного забарвлення – зелені у зеленій траві, бурі у засохлих кущах, а світло-сірі на стовбурах дерев, завдяки чому всі вони стають непомітними. Особлива поведінка стає також необхідною птахам, які гніздяться на землі: вони повинні вибрати таку ділянку, щоб забарвлення яєць максимально наближалось до оточуючого тла*.

Ще більш наочними прикладами є здатність багатьох видів тварин змінювати своє забарвлення відповідно до змін довкілля. Ці пристосування можуть бути тимчасовими або постійними, специфічними чи такими, що регулюються, сезонними, здатними до змін тощо. Численними є приклади змін забарвлення у життєвому циклі, що найбільш типово для комах.

*В тому випадку, коли організм на різних фазах розвитку мешкає у відмінних умовах, кожна фаза набуває свого захисного забарвлення. Так, у багатьох видів метеликів гусениці нагадують гілки рослин, якими вони живляться, лялечки зберігаються в ґрунті і мають відповідне забарвлення, а імаго пристосовані до місць схованок (наприклад – на корі дерев).*

*Зміни забарвлення в онтогенезі властиві й хребетним тваринам, що може пояснюватись зміною біотопів мешкання на різних етапах їх розвитку. Так вугри (Anguilla anguilla) і деякі інші риби на стадії пелагічної личинки, як і представники зоопланктону, прозорі й незабарвлені. В дорослому стані вони живуть на літоралі (дно водойм) і набувають відповідної пігментації під своє оточення. У птахів і ссавців молодь може мати плямисте чи смугасте забарвлення (перепілка, фазан, олень, свиня тощо), у той час як у дорослих тварин забарвлення зовсім інше.*

Подібні пристосування організмів до фону оточуючого середовища в ході онтогенезу розвиваються поступово, є незворотними і отримали назву ***морфологічних***. *Зокрема, у багатьох метеликів, таких як павиноочка (Vanessa io), капусниця (Pieris brassicae) та інші забарвлення лялечок зумовлюється високою чутливістю гусениць до кольору загального фону, на якому вони розвиваються. Тому останні, регулюючи процес пігментації своєї кутикули, виробляють відповідне захисне забарвлення.*

*Загальновідомою є також здатність саранових до зміни свого забарвлення у досить широких межах під загальний фон довкілля. Наприклад, акриди навесні зелені і непомітні серед стеблин злаків, а восени вони набувають буро-жовтого забарвлення й нагадують солому.*

*В Африці спостерігались комахи, які набували захисного забарвлення під степові ділянки, що потерпали від пожеж. Таргани, богомоли, цвіркуни, гусениці тощо, які мешкали у подібних умовах, набували чорного кольору різної інтенсивності.*

Здатність до швидкої зміни забарвлення під тло стає важливою для активних тварин. Викликається вона переміщенням пігментних зерен у спеціалізованих клітинах – хроматофорах і отримала назву ***фізіологічної*** зміни забарвлення. *Властива ця здатність відносно високорозвиненим тваринам – молюскам, членистоногим і хребетним. Механізм цей складний, включає рефлекторні дії, що спираються на зорове сприйняття довкілля і гормональну регуляцію, а інколи викликаються прямим впливом світла на шкіру. У той же час, птахам та ссавцям подібні пристосування невластиві, оскільки їх шкіра вкрита пір’ям або волоссям, через що її колір стає непринциповим.*

*Усім відомі приклади швидкої зміни свого забарвлення хамелеонами, але велика кількість видів як хребетних, так і безхребетних тварин має подібні властивості і навіть більш розвинені, ніж у цих плазунів. Представниця безхребетних каракатиця (Sepia officinalis) являє собою зразок надзвичайних здібностей до зміни свого забарвлення – від перламутрово-білого через плямисті варіанти різних відтінків до майже чорного. У багатьох видів риб (особливо представників коралових рифів) здатність до зміни свого забарвлення просто вражає: деякі види за кілька секунд можуть змінити шість-вісім забарвлень. Недивлячись на видові особливості кольорових гам і механізми, що їх створюють, головним результатом подібних властивостей цих організмів є наближення забарвлення і навіть малюнка тіла до загального фону середовища існування, що зменшує їх помітність.*

***Скрадаюча протитінь*** *–* є ще одним принципом створення захисного забарвлення.

Навіть однотонно забарвлений предмет під променями сонця завдяки взаємодії світла і тіні набуває певної рельєфності і сприймається як об’ємне тіло. Через те що верхня частина освітлюється, як правило, інтенсивніше, вона здається світлішою, а нижня, навпаки, – більш темною. Тому навіть організм з повною відповідністю будови і забарвлення тіла оточуючому середовищу може стати помітним.

Принцип протитіні полягає в тому, що шляхом поступового переходу від темнозабарвленої спини до світлішого черева округлена поверхня справляє враження плоскої. Найбільш наочно подібний принцип реалізується у різноманітних видів риб.

Слід зазначити, що за принципом протитіні може “працювати” і певний малюнок (останній відрізняється від забарвлення тим, що його формують принаймні два кольори з чітким протиставленням). В цьому випадку явище протитіні залишається тим же: спина виявляється забарвленою більш інтенсивно порівняно з черевом, що компенсує дію сонячного світла.

Протитінь стає одним з найважливіших принципів у забарвленні тварин і набуває дуже широкого розповсюдження у природі. Вона розвивалася схожими шляхами у багатьох систематичних групах тварин як на суходолі, так і на морі.

Ступінь вираження протитіні багато в чому залежить від умов освітлення: тварини, що мешкають при слабшому освітленні (донні риби, лісові мешканці), мають слабку протитінь, оскільки відмінності в освітленні спинної і черевної частин тіла незначні. Максимального розвитку воно набуває при доброму освітленні в контрастних умовах, у яких перебувають морські мешканці верхнього шару води, наземні степові форми тощо.

*Існують навіть приклади зворотного забарвлення тварин (черево має більш темний колір порівняно зі спиною) для тих видів, повернуті саме черевом до сонячних променів. Подібне перекинуте забарвлення властиве виключно нільській рибі Synodontis batensoda, яка плаває черевом догори (більше не властиве жодному виду риб у нормальному стані), а також деяким видам павуків і гусеницям, які живляться і відпочивають переважно у подібному положенні. Забарвлення скунсів, яке є також перекинутим, навпаки, виконує демаскуючу функцію, роблячи цю тварину помітною (далі йтиметься про апосематичне – попереджуюче забарвлення).*

*Найбільш цікавим типом “камуфляжу” є так зване розчленоване забарвлення.*

Використання попередніх типів криптичного забарвлення – подібності до оточуючого фону і скрадаючої протитіні – дозволяють тварині ставати непомітною в умовах одноманітного оточення. Але у природі дуже рідко спостерігаються однорідні умови існування, тому завдяки безперервності поверхні форма тіла тварини може виказати місце її знаходження. Порушення уявлення про форму досягається спеціальним малюнком – розчленованим забарвленням. Плями або смуги при цьому типі пристосувань можуть бути досить яскравими, але завдяки втраті цілісності поверхні тварина стає непомітною для інших видів.

*Одним з прикладів подібного пристосування може бути східноафриканська жаба Rana adspersa, яка забарвлена переважно в буро-зелені кольори, але вздовж спинної поверхні тіла пролягає яскрава жовта смуга, яка начебто поділяє останню навпіл. Ця смуга дуже помітна, але вона не асоціюється з самою жабою і не дозволяє швидко розпізнати організм. Найважливішою функцією розчленованого забарвлення будь-яких організмів є усунення або принаймні затримка розпізнавання відповідного об’єкта. Навіть за умови яскравих кольорів окремих плям, які є дуже помітними, увага зосереджується саме на них, руйнуючи цілісне уявлення про організм.*

Дієвість подібного пристосування значно зростає у тому випадку, коли деякі компоненти забарвлення збігаються з фоном, а інші проступають досить чітко. Крім того, розчленоване забарвлення повинно не збігатися з формою тіла, яку воно маскує, що значно підсилюється поєднанням контрастних барв. Таким чином, чим сильніше контраст між сусідніми елементами малюнку, тим ефективнішою буде розчленована дія забарвлення.

Існує також велика кількість прикладів **складеного розчленованого забарвлення**. Якщо розчленоване забарвлення створює уявлення про розірваність цілісних предметів, то складене розчленоване забарвлення створює уявну безперервність кількох поверхонь. Наслідком подібного маскування стає неспроможність розпізнати кінцівку або й усе тіло в цілому.

На особливу увагу заслуговує маскування ока як одного з найголовніших органів чуття. Навіть у далеких систематичних групах тварин досягається воно майже однаково – за рахунок поздовжніх (зрідка – поперечних) більш темних порівняно з іншим забарвленням смуг, які проходять навколо ока (риби, жаби, змії, ящірки, деякі ссавці і безхребетні).

Слід додати, що наближення малюнка до певного середовища властиве переважно стенобіонтним видам, які обмежені певною кормовою рослиною, ділянкою для розмноження тощо. Тобто, спеціалізоване криптичне забарвлення трапляється лише серед спеціалізованих видів з дуже вузькою екологічною нішею.

*Ще одна проблема, яку необхідно вирішувати тваринам з криптичним забарвленням, це наявність тіні, яка може бути більш помітною, ніж сама тварина. Оскільки на дуже нерівній поверхні (гущавина трави, кущі, листя) тінь майже втрачається, вона набуває найбільшого значення для мешканців відкритих просторів – ящірок, птахів, метеликів, які відпочивають серед скель, стволів дерев, на голій землі тощо.*

Метелики, які відпочивають зі складеними догори крилами, орієнтують тіло відносно сонця так, щоб тінь від останніх перетворилася на майже непомітну смугу. При цьому тварини розгортають своє тіло відповідно до руху сонця (геліотропізм) – подібні пристосування властиві багатьом видам, зокрема європейським сатирам. В останніх геліотропізм також може проявлятись у вигляді нахилу тіла відносно вертикального положення, а в окремих видів – навіть до лежачого стану (Thecla rubi), завдяки чому крила закривають власну тінь. Необхідність подібних пристосувань пояснюється тим, що тінь від крил стає значно помітнішою порівняно з самими тваринами, які мають маскуюче забарвлення. У багатьох геконів на хвості наявні лопаті (у різних видів різної ширини), які допомагають маскувати тінь хвоста на відносно рівних поверхнях скелі, стіни або стовбура дерева.

*Підтверджує пристосувальне значення криптичного забарвлення й його відсутність або слабший прояв у тих форм, які його не потребують. Так, птахи як найбільш активні й рухливі тварини знаходяться в постійному переміщенні в пошуках їжі та інших ресурсів. Оскільки довкілля в цьому випадку змінюється дуже швидко, вони не можуть завжди відповідати загальному фону оточуючого середовища, тому більшість представників цієї групи має переважно неспеціалізовану систему захисного забарвлення. Але ті види, що гніздяться чи відпочивають в умовах відносно відкритих ландшафтів (дрохви, курині, дрімлюги тощо) теж набувають криптичного забарвлення і відповідної поведінки.*

Близьким за своїм змістом до криптичного забарвлення є наслідування форми та структури певних об’єктів. Особливістю цієї групи пристосувань є досить точне наслідування (майже тотожність) тваринами неживих або неїстівних об’єктів як за їх загальною структурою, так і забарвленням. Інколи сюди ж відносять наслідування їстівними організмами форми та малюнка неїстівних чи отруйних (**мімікрія**) та хижаками – байдужих чи навіть привабливих предметів, що значно покращує результативність полювання (як рибоподібний виріст у морського чорта). Але про мімікрію мова піде далі.

Багатьом тваринам з віддалених систематичних груп властиве наслідування форми й забарвлення різноманітних листків. В якості моделі можуть використовуватись будь-які листки, відмінні як за кольором і формою, так і за станом (мертві або живі, висохлі, покороблені тощо). В той же час, в усіх випадках листок є тонким, і враження плаского тіла може досягатися різними засобами.

Найлегше подібний ефект створюється різними видами комах за рахунок плоских поверхонь крил. *Найбільш досконалим наслідуванням листка відзначаються представники метеликів індо-малайського роду Kallima, обрис і забарвлення яких поряд з уявним черешком, системою середньої й бокових жилок, загостреною вершиною і навіть “пошкодженнями” від хвороб і комах доводять загальний вигляд тварини майже до повної тотожності з листком. Подібні пристосування властиві багатьом південноамериканським лісовим метеликам (роди Pierella, Anoea тощо).*

Більш складним варіантом наслідування пласкості листка досягається сплощенням тіла, яке властиве в першу чергу різним представникам хребетних тварин. Справжнє сплощення тіла обмежене необхідністю відповідної перебудови внутрішніх органів тварини, але навіть серед хребетних є приклади дуже вдалого використання подібного наслідування.

*Амазонський вид риб Monocirrhus polyacanthus (місцеві жителі називають її “риба-листок”) досягає найбільшого наслідування мертвого листка. Причому, схожість настільки велика, що виловлену рибу дуже складно відрізнити від виловленого листка. Подібний ефект виникає завдяки значному латеральному сплющенню тіла, створенням обрисом форми листка, спеціальному забарвленню з імітацією системи жилкування і розвитку “бороди”, яка нагадує черешок. До цього слід додати ще й поведінковий аспект: означений вид живе лише в умовах майже стоячої води і рухається дуже непомітно, наче листя, підхоплене невеликою течією. Оскільки цей представник є хижаком (живиться дрібними рибками), такий комплекс пристосувальних ознак стає особливо важливим – жертва повинна підпустити дуже близько до себе, інакше полювання буде невдалим.*

*Наслідуватись можуть також кора дерев, лишайники, водорості, каміння, ліани (тропічні деревні змії), екскременти тварин та інші предмети. В усіх цих випадках відбувається наслідування саме тих предметів, які знаходяться в безпосередньому оточенні тварини. Важлива також відповідна поведінка, без якої подібні наслідування втрачають будь-який сенс.*

**Протилежного значення набуває апосематичне (попереджуюче) забарвлення.**

**Апосематичне забарвлення**, на відміну від попередніх варіантів пристосувань, досягає зовсім іншої мети – **зробити тварину дуже помітною в тих умовах, у яких вона мешкає.** Криптичне забарвлення навіть з використанням яскравих кольорів наближує тварину за загальним виглядом до її оточення. В попереджуючому забарвленні використовується саме така гама кольорів, яка завжди стає помітною ймовірним ворогам (в першу чергу це червоні, білі, чорні, жовті тони у вигляді різко окреслених плям або смуг).

Забарвлення тварини, яке виникає під впливом статевого добору (статевий диморфізм), також має на меті привертання уваги. Але малюнки і кольори, які використовуються в цьому випадку, є переважно ніжними, на відміну від яскравих і дуже помітних апосематичних забарвлень.

До цього слід додати й певні відмінності у поведінці апосематичних тварин. Якщо організми з криптичним забарвленням переносять піки своєї активності на сутінки (під час відпочинку завмирають або займають відповідне положення, в інший час рухи їх є дуже прудкими), то при попереджуючому забарвленні особини обирають для своєї активності той час доби, коли вони максимально помітні (переважно день). Рухаються вони досить повільно, цілком покладаючись на свої захисні властивості. Це стосується як наземних, так і інших форм (політ сонечка – повільний та незграбний – може бути тому підтвердженням).

Якщо проаналізувати річну динаміку, то виявляється, що найбільша щільність подібних видів припадає на той проміжок часу, коли чисельність інших тварин є досить високою. Пов’язано це в першу чергу з тим, що як молоді тварини під час “навчання”, так і дорослі припускаються помилок, інколи з’їдаючи й представників видів з апосематичним забарвленням. Але в періоди напруженої боротьби за існування (в першу чергу через нестачу їжі) хижаки можуть переходити з улюбленої їжі, якої стає обмаль, на будь-яку іншу, враховуючи й несмачну і навіть неїстівну. Тому найбільшого ефекту апосематичне забарвлення надає тварині за умови наявності у хижаків великого вибору їстівних тварин.

Крім попереджуючих якостей, апосематичні тварини повинні мати й певні захисні властивості. Це стосується будь-яких засобів захисту, які роблять тварину непривабливою чи неприємною на смак для потенційних ворогів.

**Отрута** – є одним з найдієвіших та спеціалізованих засобів захисту від наявних ворогів. Токсичні властивості притаманні багатьом тваринам. Але слід пам’ятати, що отруйність є відносною, оскільки вона залежить від біохімічних властивостей отрути та чутливості до неї окремих організмів. Тобто, тварини, що є отруйними для одних видів, виявляються їстівними для інших, і навпаки, – їстівні організми можуть виявити отруйні властивості для певних тварин.

Незважаючи на певну обмеженість практичної дії отрути, її наявність сама по собі значно збільшує ймовірність виживання відповідних тварин, оскільки значно звужує коло потенційних ворогів. Існують такі види тварин, у яких розвинені *справжні отруйні залози* зі спеціально модифікованими колючками тощо, які використовуються в якості зброї для нанесення уколу й отруєння рани. До них можна віднести окремих представників риб, зокрема скатів (Trygon, Aлtobatis), велику кількість змій, перетинчастокрилих тощо.

*Інший тип представляють тварини, тіло яких містить отруту. Прикладом їх є риби-скалозуби (Tetrodontidae), амфібії (Salamandra maculosa, Bombinator igneus, Bufo marinus тощо).*

Чутливим засобом захисту можна вважати подразливі або відштовхуючі **секрети**,досить поширені серед тварин. Цей спосіб захисту пов’язаний з активним виділенням твариною відштовхуючих речовин під час погрози ймовірним ворогом. При чому, вищий його прояв полягає в тому, що тварина завдяки наявності спеціалізованих пристосувань виприскує їдкий секрет безпосередньо на ворога, зупиняючи напад останнього. Прикладами значного розвитку наведеного способу захисту можуть бути жуки-бомбардири (Brachinus), змія що плюється (Sepedon haemachates), або скунс (Merhitis merhitis). Після демонстраційних попереджень захисна речовина виприскується цими тваринами безпосередньо на нападника, що майже завжди попереджує подальший напад.

Близьким за значенням та ефективністю дії до попереднього типу пристосувань є **неприємний запах або смак** тканин чи рідини тіла тварин. Тобто, пасивна неїстівність певних тварин робить їх відносно захищеними від імовірних хижаків.

Деякі види вихідно неотруйні, а неїстівних властивостей набувають за рахунок накопичення відповідних речовин під час живлення. Так, гусінь данаїд живиться на ваточниках, що містять серцеві глікозиди – отруйні для птахів і ссавців. Ці речовини не лише не отруйні для комахи, а навіть накопичуються в її організмі і передаються імаго, роблячи останніх неїстівними. У тому ж випадку, якщо гусінь буде живитись капустою чи ваточником, що не містить глікозидів, метелики виявляються їстівними.

Способи демонстрації своєї неїстівної суті в різних апосематичних тварин так само можуть бути різними. Одним з найпростіших способів набуття попереджувальних властивостей є **демонстрація шляхом збільшення розмірів тіла**. Здатність до подібних змін розвинулась у представників систематично далеких груп: риб, амфібій, рептилій тощо. Збільшення розмірів може бути *уявним*, як у ссавців чи птахів за рахунок здиблювання, відповідно, волосся чи пір’я. У той же час деякі форми справді *збільшують розміри тіла* за рахунок розтягування легенів або травного тракту повітрям чи навіть водою. Інколи до цього додається ще й *специфічна поза* відносно ворога, що посилює загальний ефект (риби скалозуби (Tetrodontidae), їжаки-риби (Diodontidae) та інші види).

Інколи подібний ефект досягається шляхом об’єднання великої кількості дрібних організмів. Так, подібна реакція властива дрібним їжакам-рибам. Якщо якась особина відокремиться від скупчення, її відразу з’їдає хижак.

Досить часто з попереджуючою метою тварини використовують місцеве роздування чи підіймання спеціальних утворень (грив, капюшонів, зобів тощо). Зазвичай, ці утворення укладаються одній площині і спрямовуються у бік нападника. До подібних пристосувань можна віднести комір плащоносної ящірки (Chlamidosaurus kingi), роздуття шиї деяких змій (Naja nigricollis, Thelothornis kirtlandii тощо).

**Раптове виставлення яскравого забарвлення**є ще одним варіантом попереджуючих демонстрацій (інколи він сполучується з попереднім типом тимчасових пристосувань). Завдяки подібному пристосуванню стає можливим поєднання в одного організму як критичного, так і попереджуючого забарвлення.

Деяким тваринам з локальним яскравим забарвленням нижніх частин тіла властива здатність перекидатися під час загрози на спину, демонструючи апосематичні властивості черева з метою відлякування ворога. Ці яскраво забарвлені поверхні у звичайних умовах приховані, а поза погрози приймається лише при особливих обставинах. Поза ж, яку займає тварина, максимально демонструє апосематичні ділянки ворогові (кумка червоночерева (Bombina bombina) тощо).

Важливою властивістю апосематичних тварин можна вважати їх підвищену живучість. Представники цих видів є дуже витривалими і життєздатними, що пояснюється необхідністю переносити пошкодження. Помітна зовнішність може провокувати напади молодих недосвідчених тварин, після чого апосематична тварина залишається без важких пошкоджень, які могли б виявитись смертельними для інших видів.

**Одним з найцікавіших пристосувань, пов’язаних із забарвленням тіла, є мімікрія.**

Інколи мімікрію розглядають широко – як наслідування забарвлення чи форми певних тварин або органів рослин. Але ми використовуватимемо цей термін у вузькому значенні – як наслідування властивостей апосематичних тварин. Відразу слід зазначити, що мімікрія як пристосування відіграє ту ж захисну роль, як і криптичне забарвлення. Відмінність полягають лише в механізмі їх спрацьовування. При криптичному забарвленні організм наслідує властивості предметів, які байдужі для ворога. У випадку мімікрії тварина стає помітною, наслідуючи особливості предметів, відомих ворогу і яких він уникає. Тому результат обох типів пристосувань є близьким – підвищення виживаності організмів.

Під **бейтсівською мімікрією** **розуміють випадки, коли незахищений їстівний вид наслідує властивості неїстівного або добре захищеного виду**. В цьому випадку перший вид є імітатором, а другий – моделлю. Тобто, схожість організмів уводить імовірних ворогів в оману, хибно виконуючи функцію попереджуючого (псевдоапосематичного) забарвлення.

Одним з головних правил подібного пристосування є те, що імітаторів завжди менше порівняно з моделлю. Інакше вороги швидко розпізнають обман, чим послаблюється навчальне значення нападу хижака на апосематичну тварину.

Але зміни не обмежуються лише зовнішнім виглядом тварин – суттєво змінюється й поведінка останніх. Це може стосуватись часу активності, як у метелика склівки шершнеподібної (Aegeria crabroniformis), яка, на відміну від більшості представників Heteroptera, веде денний спосіб життя, подібно до її моделі. Схожими також можуть бути особливості рухів тварин і навіть спеціалізовані поведінкові акти. Спійманий жук вусач Dyrphya, який за зовнішнім виглядом нагадує наїзника, згинає кінчик черевця наче намагається ужалити, і навіть висовує білий стрижень, яким рухає наче жалом.

**Мюлерівська мімікрія** формується у тому випадку, коли **кілька видів з апосематичними властивостями набувають спільного вигляду, завдяки чому краще розпізнаються хижаками.** Цей тип пристосувань прискорює навчання ворога щодо неїстівності певної групи апосематичних тварин завдяки спільності їх попереджуючого забарвлення. Інколи це явище називають ще синапосематичним, або спільним попереджуючим забарвленням. При мюлерівській мімікрії схожість видів може бути незначною, надаючи тваринам лише спільних властивостей.

Одна з закономірностей мімікрії полягає в тому, що схожість тварин поширюється лише на зовнішні, помітні для стороннього спостерігача структури. Причому, шляхи досягнення схожості можуть бути різними і не залежать від особливостей анатомо-морфологічної будови відповідної тварини.

**Для самостійного вивчення:**

**Пристосування як невід’ємна риса організації життя**

Однією з провідних особливостей організації життя є його адаптивність, яка безпосередньо пов’язана з проблемою доцільності. Усі риси будь-якого організму мають пристосувальне значення і максимально відповідають вимогам довкілля. Це стосується усіх рівнів організації живої матерії – від клітинного до екосистемного, що й складає уявлення про доцільність пристосувань живих організмів. Переважна більшість пристосувальних ознак, які ми розглядали раніше, стосується організмового рівня.

Зрозуміло, що всередині єдиного організму всі його частини взаємно пристосовані для виконання певних функцій. Прикладом такої пристосованості на молекулярно-генетичному рівні є принцип компліментарності, за яким відбувається подвоєння хромосом, транскрипція, трансляція тощо. Так само ферменти спрацьовують лише із своїм специфічним субстратом. Будь-яка структура живої матерії побудована на засадах взаємного пристосування, тобто втрати окремими частинами самостійності та їх підпорядкування біологічним ритмам усієї системи.

Формування багатоклітинності само по собі зумовило необхідність взаємного пристосування клітин до спільного існування. Більше того, виникнення живої матерії можна розглядати певною мірою, як наслідок взаємного пристосування макромолекул для спільного існування в межах єдиної клітини.

На думку А.Н. Сєверцова, еволюція організмів є пристосувальною і полягає у розвитку ознак, що відповідають певному середовищу, в якому існує цей організм. Причому, подібне пристосувальне значення набувають майже всі органи будь-якого організму, враховуючи й внутрішні органи, які безпосередньо з довкіллям не пов’язані. Усе сказане стосується взаємної пристосованості окремих частин одного органа (як, наприклад, частини ока); відповідності пристосувань між центральною та периферичною нервовою системою, нервами і м’язами, між окремими клітинами і т.п.

Це ж стосується і так званих фізіологічних адаптацій (перехід рослин із С-3 на С-4 шлях фотосинтезу, набуття отруйності чи неїстівності організмом, формування електричних органів у деяких риб тощо), які є пристосуваннями організмів на фізіологічному рівні до певних умов існування. Тому ми більше не будемо приділяти увагу взаємопристосуванням окремих частин організму для виконання безпосередніх функцій.

Залишається ще одна група пристосувань, якій слід приділити особливу увагу – це так звані **складні адаптації**. Складними вони називаються тому, що утворюється досить складний механізм, до якого входить безліч окремих частин, без яких останній не працює.

Так, до складних адаптацій можна віднести пристосування жука-бомбардира (Brachinus crepitans). Вважається, що його захисний апарат, розташований на кінці черевця, походить із слизових залоз, які спочатку виробляли слиз для змащування. Сам апарат складається з кількох залоз, резервуара накопичення гідрохінону й перекису водню та камери згоряння. При виникненні певної загрози для жука суміш речовин з резервуара виштовхується до камери згоряння, куди додається фермент пероксидаза. В присутності цього ферменту перекис водню окислює гідрохінон, перетворюючи останній на хінон, що має отруйні властивості. Увесь процес супроводжується виділенням молекулярного кисню, який виштовхує рідину з камери і розприскує останню навколо. При потраплянні секрету на шкіру виникає запалення і, поки ворог приходить до нормального стану, бомбардир має час покинути “поле бою”.

Подібне пристосування вважається складним, бо без жодного з компонентів воно не спрацює. Більше того, при відсутності резервуара накопичення перекис водню, який сам по собі є отруйним, завдавав би шкоди жуку. Без пероксидази наявність усіх інших компонентів пристосування є безглуздою, тому виникнення усього пристосування поступовими етапами пояснити складно. Вважається, що захисний механізм бомбардира міг сформуватись шляхом комбінування сприятливих мутацій.

Дещо простіше пояснюється походження таких пристосувань як комахоїстивність у рослин, ока у хребетних тощо. В цьому випадку легко визначити філогенетичні етапи формування відповідного пристосування. В цілому ми можемо віднести до складних адаптацій майже всі спеціалізовані органи високорозвинених тварин і рослин, які функціонують лише за наявності усіх компонентів. До них належать будова квіток, пристосованих до запилення певними комахами чи іншими запилювачами (наявність та розташування нектарників, забарвлення та будова пелюсток, довжина й розташування тичинок і маточки тощо), структура кінцівки коня та крила птаха тощо. У багатьох випадках безпосередня організація відповідного пристосування залежить від особливостей його функціонування. Так, структура крила птаха може значно змінюватись залежно від особливостей польоту (лісовий чи навколоводний птах, різні способи ширяння та інші деталі). В усіх наведених прикладах добре простежуються головні еволюційні етапи формування відповідних спеціалізованих пристосувань.

Таким чином, явище складної адаптації невіддільне від проблеми адаптації в цілому. Формування адаптацій є наслідком мікроеволюційного процесу, тобто вимагає наявності відповідного елементарного еволюційного матеріалу та дії елементарних еволюційних факторів. Появу селективно цінного генотипу (організму з певними властивостями пристосувального характеру) вважають елементарним адаптаційним явищем. Проте воно ще не може вважатись готовим пристосуванням – таким воно стане лише після того, як відповідним чином зміниться норма реакції усієї популяції, а в подальшому – і виду. Ця зміна у більшості випадків відбувається шляхом поступового вимирання організмів з одними ознаками (що є своєрідною платнею за добір) і більш активним розмноженням – з іншими.

Зараз прийнято виділяти три головних шляхи формування пристосувань: преадаптивний, комбінативний та постадаптивний.

*Преадаптивнйи шлях*формування полягає в тому, що сформоване пристосування за певних умов набуває нового адаптивного значення. Відповідні структури формуються ще до того, як їх використання остаточно спеціалізується. Стандартним прикладом подібного шляху формування пристосувань стали тім’ячка на голові у новонароджених дітей. Якщо вихідно наявність тім’ячок пов’язана з особливостями формування головного мозку ссавців, то в людини вони набувають ще й нового значення – полегшують роди за рахунок рухливості кісток. У зв’язку з надзвичайно великими розмірами мозку ссавців порівняно з рептиліями у цих форм виникає необхідність перебудови мозкової капсули на більш містку. Вихідна мозкова коробка формує лише дно, а дах і стіни мозкової капсули формують покривні елементи, в яких й утворюються тім’ячка. Після того, як головний мозок набуває своїх більш-менш остаточних розмірів (подальше його збільшення відбувається повільніше порівняно з ростом інших частин організму), останні заростають, і мозкова коробка набуває вигляду суцільної кісткової капсули.

Крім цього прикладу, до преадаптивного шляху формування пристосувань організмів можна віднести легені риб. Зараз вважається, що легені були давнішими утвореннями порівняно з плавальним міхуром, але у більшості риб вони так і не набули адаптивного значення. Дводишні риби, які мешкають в умовах водойм з нестачею кисню, є єдиним прикладом сучасних форм кісткових риб, у яких легені набули пристосувального значення. В латимерії, яка мешкає на досить великих глибинах, легені так і залишились у “преадаптивному” стані.

*Комбінативний шлях*– пристосування формуються за рахунок комбінування кількох мутацій і подальшого закріплення найбільш вдалого варіанту. Наочним прикладом цього шляху є складні адаптації, про які вже йшлося раніше.

Можна з упевненістю сказати, що більшість пристосувань створюється комбінативним шляхом. Тут особливо виразно простежується творча роль природного добору: максимального поширення в популяції набуває найбільш вдала комбінація.

*Постадаптивний шлях* формування пристосувань спостерігається переважно у випадках редукції певних структур чи органів унаслідок зміни умов існування того чи іншого організму. Прикладом може бути редукція очей в крота після переходу останнього до підземного способу життя (в таких умовах нормально розвинені очі лише заважали б). Подібні ж перетворення властиві й іншим підземним формам ссавців. Редукція ніг у змій, які перейшли до нового способу пересування, так само може бути прикладом постадаптивного шляху формування пристосувань.

О.М. Сєверцов запропонував оригінальну класифікацію шляхів формування пристосувань, яка не втратила своєї актуальності до наших днів. Згідно з нею способи пристосування організмів до змін довкілля, властиві переважній більшості організмів, поділяються на два типи:

*1. Спадкові зміни організації* – спосіб, за допомогою якого здійснюються суттєві пристосувальні зміни будови органів і функцій організмів, який здійснюється досить повільно і дозволяє пристосовуватись лише до поступових змін стану довкілля.

*2. Спосіб неспадкової функціональної зміни будови*, завдяки чому організми здатні пристосовуватись до незначних змін довкілля, які наступають швидко.

Прикладами другого типу пристосувань, що мають суто адаптивне значення, можуть бути процеси загоєння ран та регенерації. Крім цього, відома велика кількість функціональних (неспадкових) змін органів: організм на зміни зовнішнього середовища відповідає незначними, але швидкими змінами своєї будови, і ці зміни мають пристосувальний характер. Прикладом подібних пристосувань у межах норми реакції є довжина і щільність хутра у ссавців (тієї самої тварини) залежно від температурних умов, у яких остання знаходиться.