

**НАЦІОНАЛЬНИЙ ПЕДАГОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
ІМЕНІ М.П. ДРАГОМАНОВА
ФАКУЛЬТЕТ ПРИРОДНИЧО-ГЕОГРАФІЧНОЇ
ОСВІТИ ТА ЕКОЛОГІЇ
КАФЕДРА ЕКОЛОГІЇ**

ЕКОЛОГІЯ

ЧАСТИНА І

Волошина Н.О.

КИЇВ — 2020

УДК 574(075.8)

ББК 28.081я73

Рекомендовано Вченою Радою НПУ імені М.П. Драгоманова як навчальний посібник для студентів зі спеціальності 101 Екологія (Протокол № 11 від 25.06.2020 р.).

Рецензенти: **Лукашов Д.В.**, доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри екології та зоології Київського національного університету імені Тараса Шевченка.

Риженко Н.О. доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри екології та екологічного контролю Державної екологічної академії післядипломної освіти та управління

Волошина Н.О. Екологія. Частина I: Навчальний посібник / Н.О. Волошина. – 2-ге видання, перероблене і доповнене. - Київ: НПУ імені М.П. Драгоманова, 2020. – 243 с.

З М І С Т

Вступ		4
Розділ I	Фундаментальні питання загальної екології	
Тема 1.1.	Екологія в системі природничих наук	6
Тема 1.2.	Екологічний чинник	20
Тема 1.3.	Закономірності впливу екологічних чинників	37
Тема 1.4.	Аутекологія (екологія особин)	47
Тема 1.5.	Середовище життя та адаптація до них у організмів	58
Тема 1.6.	Екологічна роль чинників харчування	92
Тема 1.7.	Біотичні чинники	103
Розділ II	Популяційний та екосистемний підходи у традиційній екології	
Тема 2.1.	Демекологія (вчення про популяцію)	121
Тема 2.2.	Екологія видів	147
Тема 2.3.	Синекологія (вчення про біоценози)	161
Тема 2.4.	Біогеоценоз як елементарна екосистема	174
Тема 2.5.	Концепція екологічної системи	184
Тема 2.6.	Властивості екологічної система	203
Тема 2.7.	Енергія в екосистемі	214
Тема 2.8.	Біосфера – глобальна екосистема	226
Орієнтовні питання для самоконтролю		239
Список використаних джерел		242

ВСТУП

Низький рівень розуміння в суспільстві пріоритетів збереження довкілля та недосконалість системи екологічної освіти визначено однією з першопричин складної екологічної ситуації сьогодні. Питання раціонального природокористування, протидії змінам клімату, збереження біорізноманіття реалізуються в повсякденні і побуті як економне, бережне ставлення до споживання й використання водних- та енергоресурсів, сировини й паливних матеріалів, перехід на використання відновлювальних джерел енергії, діяльності людини на засадах «зеленої економіки», поводження з відходами тощо.

Концептуальна парадигма нині потребує високо компетентних фахівців, креативних, мобільних, обізнаних з інноваціями в галузі, здатних успішно конкурувати на ринку праці, приймати екологічно зважені рішення щодо використання природних ресурсів, як обов'язкової умови охорони здоров'я людини. Якісна зміна підходів у підготовці фахівців-екологів пов'язана з модернізацією змісту освітнього процесу на засадах інтегративного, системного та еколого-еволюційного підходів, відповідно до стандартів освіти вищої школи.

Матеріали навчального посібника «Екологія» оновлено відповідно до навчальної програми з однойменної дисципліни, що викладається студентам освітнього рівня «Бакалавр» зі спеціальності 101 Екологія.

Об'єм, структура та виклад матеріалу спрямовані на полегшення роботи студентів в умовах кредитно-модульної

системи організації навчального процесу та можливого дистанційного навчання. Теоретичний матеріал логічно доповнено прикладами, запозиченими із практики екологічних досліджень вітчизняних та закордонних науковців, що робить його доступним для сприйняття.

Слід відзначити, що навчальний посібник «Екологія» призначений не лише для студентів екологічної спеціальності, але й для самостійної підготовки майбутніх вчителів природничих дисциплін (біологів, хіміків, географів) та при викладанні дисципліни «Екологія».

РОЗДІЛ І. ФУНДАМЕНТАЛЬНІ ПИТАННЯ ЗАГАЛЬНОЇ ЕКОЛОГІЇ

ТЕМА 1.1. ЕКОЛОГІЯ В СИСТЕМІ ПРИРОДНИЧИХ НАУК

Ключові поняття та терміни: історичні етапи розвитку екології, об'єкт, предмет і задачі екології, методи екологічних досліджень, системний підхід, мерологічний та холістичний підходи, «слойоний пиріг» екології, парадигма екологічного розвитку, екологія, загальна, спеціальна та прикладна екологія

Історія розвитку екології.

Екологія одна з найдавніших і, водночас, зовсім молода наука. Як і більшість інших наук вона розвивалась поступово та безперервно. Відомими мандрівниками, дослідниками, вченими-біологами зроблено суттєвий внесок у вивчення екології, якої офіційно не існувало до початку ХХ століття. Так, праці давньогрецьких філософів містять свідчення явно екологічного характеру. Наприклад **Аристотель** описав поведінку понад 500 видів тварин, в його роботах є відомості про міграцію тварин, переліт птахів, сплячку риб; **Гіппократ** описував вплив факторів середовища на здоров'я людини, **Авіцена** вивчав властивості цілющих трав, вплив шуму на живий організм, **Марко Поло** залишив згадки про ландшафти, флору і фауну далеких країн. **Антоні ван Левенгук**, відомий як винахідник мікроскопу, водночас, був піонером вивчення харчових ланцюгів та динаміки чисельності

популяції. **Чарльз Дарвін** першим звернув увагу на здатність живих організмів швидко розмножуватись та існування природних чинників, які обмежують ріст популяції. **Олександр Флемінг** досліджував міжвидові відносини між пліснявим грибом і патогенними бактеріями й відкрив перший антибіотик – пеніцилін.

Будь-яка наука у своєму розвитку має періоди: накопичення фактів, перших спостережень, перших узагальнень, встановлення закономірностей, правил, законів, що дозволяють передбачати розвиток подій. З цих позицій екологія є дуже давньою наукою, оскільки на зорі історії людства відбувалося накопичення знань про природу.

Еволюція взаємовідносин людини і природного середовища поділено на чотири періоди:

Давній (2 млн. – 25-30 тис р.т.). В примітивному суспільстві кожний індивідуум, для того, щоб вижити, повинен був мати певні знання про оточуюче його середовище (сили природи, рослин, тварин). Накопичення знань про природу: властивості рослин, умови їх росту, поведінка тварин, пізніше – полювання, рибальство, землеробство, скотарство та ін. в подальшому були невід'ємними для існування людства. Знищення великих тварин – основного продукту харчування давньої людини, призвело до виникнення першої екологічної кризи в неоліті в усіх місцях розселення людини.

Можна сказати, що цивілізація виникла тоді, коли людина навчилася використовувати вогонь та знаряддя праці (кістки, каміння, деревина, сітки, човни, глиняний посуд), що дозволило їй змінювати середовище свого

помешкання. Вогонь – це один із найважливіших чинників впливу людини на природу: використання його для обігріву й приготування їжі, створення штучних пожеж для полювання на диких звірів, підсічно-вогневий спосіб землеробства – випалювання рослинності на великих територіях заподіяло непоправну шкоду біосфері, призвело до різких змін флори, фауни, ґрунтів і клімату в цілому. Значні території на Близькому Сході, в Центральній Африці перетворилися на кам'яні та піщані пустелі. Це були перші локальні і регіональні кризи, що існують до нині.

Рабовласницький лад і феодалізм характеризується двома важливими аспектами, які відіграють ключову роль у формуванні екологічних проблем:

1) виникнення ремесел, розширення будівництва сіл, міст, фортець, виникнення і розвиток хімії (поява перших кислот, фарби, пороху);

2) зростання чисельності населення (у 15–17 ст. народонаселення сягало лише 500 млн.). Ці антропогенні фактори завдавали природі відчутної шкоди, хоча глобальний тиск був ще незначним і локальним.

Період науково-технічного прогресу (18-те – перша половина 20-го ст.) Бурхливий розвиток фізики, хімії, техніки, парового двигуна, атомної енергетики, стрімке зростання чисельності населення (понад 3,5 млрд.) – все це призвело до активного розвитку локальних і регіональних екологічних криз, страшних за своїми екологічними наслідками світових воєн, хижацької експлуатації природних ресурсів. Основні принципи

розвитку суспільства базувались на ідеях підкорення природи та панування над нею.

З появою і розвитком еволюційного вчення **Чарльза Дарвіна (1859)** екологія стала формуватися на якісно новому рівні. В цей період з'явився термін «екологія» (від грец. «ойкос» – будинок, житло, помешкання і «логос» – наука), вперше запропонований німецьким дослідником **Ернстом Геккелем (1866)**. Екологією він назвав загальну науку про стосунки організмів з навколишнім середовищем, і вивчалася вона в розділі фізіології рослин: «фізіологія взаємовідносин». Хоча, до 60-х років 20 ст. терміном користувались лише вузьке коло вчених-біологів.

З 1913-1920 рр. були створені перші наукові екологічні товариства, засновані екологічні журнали, екологію почали викладати в університетах.

Сучасність: екологічна криза (з другої половини 20 ст.). Як визнана самостійна наукова дисципліна екологія виникла близько 1900 року, а увійшла в широкий лексикон лише в 1968-1970 рр., коли несподівано виникла суспільна зацікавленість і стурбованість проблемами навколишнього середовища. До середини 20 ст. екологію розглядали, як один з підрозділів біології, хоча вона вже інтегрувалась в нову самостійну дисципліну, яка пов'язує фізичні та біологічні явища природи.

Різниця між ними в тому, що **біологія вивчає живу матерію**, а абіотичні компоненти розглядаються як зовнішні чинники щодо конкретного організму. В екології неживі компоненти екосистеми розглядаються як

складові системи, тобто абіотичні компоненти переходять з розряду «зовнішнє середовище» в розряд «склад системи».

В середині ХХ ст. екологію стали розуміти як науку про екологічні системи. Початок цьому було покладено науковими роботами **В.І. Вернадського, В.В. Докучаєва, Ю.П. Одума, А. Дж. Тенслі** та інших відомих вчених.

Новий етап у взаємовідносинах людини з природою почався із виходу в світ двох публікацій, які мали великий суспільний резонанс : **Карсон Рейчел «Безмовна весна» (1962)**, присвячена проблемі забруднення довкілля пестицидами та **Пітер Ерліх «Бомба перенаселення» (1968)**, в якій аналізувалися екологічні наслідки швидкого росту населення Землі.

Починаючи з 70-х років ХХ століття почалась боротьба за зниження рівня забруднення довкілля. Цей період увійшов в історію охорони природи, як час **«високих труб» і «тонких фільтрів»**. Намагаючись знизити рівень приземного забруднення повітря промисловці будували високі труби, але це лише призводило до посиленого перетворення діоксину сірки і оксидів азоту в кислоту та їх поширенню на великі відстані й виникнення **«кислотних дощів»**.

В цей період створюються всесвітньо відомі громадські організації **«Друзі Землі» (1969), «Грінпіс» (1971)**, виникає ідея першої глобальної екологічної моделі «Межа росту», яка базувалась на динаміці таких показників як ріст населення, забруднення середовища і виснаження природних ресурсів. Автори моделі науково довели, що темпи промислового росту після досягнення меж

свого розвитку призведуть до катастрофи. Найважливішою подією в екології стала ***I-а Міжнародна конференція по навколишньому середовищу та розвитку в Швеції (Стокгольм, 1972)***. Економічно (промислово) розвинуті країни Півночі зіткнулися з проблемою забруднення довкілля (річки переповнені відходами, аварії на нафтових танкерах, смог у великих містах). Лідери цих країн були занепокоєні таким станом речей та вийшли з пропозицією по «очищенню планети», але витрати при цьому повинні були нести всі країни порівну незалежно від їхнього вкладу в забруднення. Країни Півдня, які розвиваються, мали іншу проблему – бідність. Консенсусу досягнуто не було.

У 80-х роках починають формуватися цільові програми по охороні довкілля, поширення набувають технології «замкнутого циклу», переробки відходів та ефективне використання енергії. З'явилась нова ***парадигма екологічного розвитку***.

1992 р. II-га Міжнародна конференція в Бразилії (Ріо-де-Жанейро) вважається найбільш значущою подією сучасності. Її результатом було прийняття 3-х важливих документів:

1. Декларація по навколишньому середовищу і розвитку (Декларація Ріо);
2. Довгострокова програма дій в глобальному масштабі;
3. Принцип раціонального використання, збереження і освоєння всіх видів лісів (Лісові принципи).

Були підписані конвенції:

1. Про біологічне різноманіття;

2. Про зміну клімату.

Проголошена необхідність переходу світової спільноти на шлях **стійкого розвитку**, основними концепціями яких є :

- 1) принцип справедливості;
- 2) принцип збереження природного середовища;
- 3) принцип цілісності мислення;
- 4) девіз: «Думати глобально – діяти локально».

На період 90-х років прийшовся бум екологічної законотворчості, тобто формулювання екологічних законів, яким підпорядковані всі процеси і явища в природі (біологічні закони екології; еволюційні закони, енергетичні закони, соціально-економічні та ін.), які є підґрунтям для вирішення всіх практичних проблем природокористування.

У 2002 р. відбулася III-я Міжнародна конференція в Йоханезбурзі (ЮАР), результатами якої стала декларація «Ми зобов'язуємося діяти спільно для спасіння планети, сприяти розвитку людського потенціалу та досягнути процвітання і благополуччя».

IV-а Міжнародна конференція ООН по збалансованому розвитку – Ріо+20 відбулася 20-22 червня 2012 р. Її девізом стало: **«Майбутнє, якого ми прагнемо».** У підсумковому документі конференції визначено глобальні проблеми сучасності, і на першому місці – викорінення бідності. Збалансований розвиток орієнтовано передусім на людину, забезпечення миру, дотримання всіх прав людини, а формування економічного, соціального та екологічно збалансованого розвитку нашої планети, спрямованого для нинішнього і

майбутніх поколінь. Також, серед важливих проблем обговорювались питання «зеленої економіки» та нова концепція збалансованого розвитку світової економіки.

У самому простому розумінні «зелена» економіка – це економіка з низькими викидами вуглецевих сполук, ефективним використанням природних ресурсів, що задовольняє по максимуму інтереси всього суспільства. Модель «зеленої» економіки передбачає економічне зростання у поєднанні з екологічною стійкістю, створенням робочих місць і стимулюванням економічного прогресу, одночасно знижуючи такі істотні ризики, як наслідки зміни клімату та зростання дефіциту водних ресурсів.

Внесок вітчизняних вчених в розвиток екології.

Український вчений **В.І. Вернадський** (1944 р.) сформулював концепцію про ноосферу, живу речовину, біогеохімічні цикли.

Висоцький Г. (1864-1940 рр.) вивчав живі покриви Землі (плівка життя, строма), автор кліматичної теорії безлісності степів.

Погребняк П. (1900-1976 рр.) є засновником української порівняльної екологічної школи, автор едафічної сітки – координатна система за показниками зміни ґрунтової вологості і ґрунтового багатства, яка має практичне значення при вирощуванні лісів та лісосмуг.

Подолінський С. (1860-1891 рр.) заклав основи фізичної екологічної економіки (збереження і розсіювання енергії у Всесвіті, екологічно та соціально орієнтована ринкова економіка).

Тутківський П. (1858-1930 рр.) здійснив перше районування території України на основі природних умов, факторів економіки і людської культури.

Білявський Г. та Бровдій В. (1995 р.) створили класифікацію основних напрямків сучасної екології.

Об'єкт, предмет і задачі екології.

Сьогодні екологія є міждисциплінарною наукою. На границі екології та інших наук почали виникати дотичні науки: екологічна біохімія, медична екологія, інженерна екологія, сільськогосподарська екологія, правова екологія, економічна екологія, соціальна екологія та ін.

ЕКОЛОГІЯ – наука, яка досліджує структурно-функціональну організацію надорганізмових систем (популяцій, угруповань, екосистем, біосфери), виявляє механізми підтримання їх стійкості у просторі й часі

В структурі сучасної екології виділяють такі основні напрямки: загальну, спеціальну та прикладну екологію.

Загальна екологія вивчає фундаментальні проблеми структурно-функціональної організації екосистем, а також досліджує взаємодію біосистем різних рівнів інтеграції між собою та довкіллям.

Спеціальна екологія досліджує закономірності функціонування конкретних екосистем або особливості пристосування популяцій різних видів організмів чи їх угруповань до умов навколишнього середовища.

Прикладна екологія з'ясовує різні аспекти дії чинників довкілля на біосистеми і спрямована на розв'язання головним чином практичних питань.

У прикладній екології виділяють окремі напрями, пов'язані з галузями наук, де вивчаються екологічні проблеми: агроекологія, космічна екологія, урбоекологія, популяційна екологія, інженерна екологія, техноекологія, екологія рослин і тварин, екологія людини, екологічна біотехнологія, екологічне моделювання, ландшафтна екологія та ін.

Об'єктом вивчення екології є вивчення організації і функціонування надорганізмових систем (популяція, біоценоз, біогеоценоз (екосистема) і біосфера в цілому).

Американський еколог Ю. Одум для визначення предмету та завдань екології використав наступний прийом: уявити структуру біології у вигляді слойоного пирога, який можна розрізати на шматки двома способами:

❖ **по горизонталі:** тоді отримуємо фундаментальні (морфологія, гістологія, генетика, теорія еволюції, молекулярна біологія), які вивчають основні властивості життя, але не обмежуються дослідженням окремих груп організмів;

❖ **по вертикалі:** таксономічні науки, які вивчають групи організмів (мікробіологія, вірусологія, зоологія, ботаніка, паразитологія). В такому контексті екологія відноситься до фундаментальних розділів біології та є складовою частиною кожного таксономічного підрозділу, тобто виникають екологія рослин, екологія тварин та їх часткові елементи, екологія риб, комах, птахів та ін.

«Слойний пиріг» екології поділяється ще й за іншим принципом:

❖ **за рівнями біологічної організації:** індивідуум → популяція → угруповання → екосистема;

❖ **за принципами біологічної організації:** форма, функція, розвиток, регуляція та адаптація.

Предметом дослідження екології є природні та створені людиною екологічні системи.

Головне завдання екології – розкрити загальні закономірності організації життя і на цій основі розробити принципи раціонального використання природних ресурсів в сучасних умовах.

Також завданнями сучасної екології є:

1) дослідження особливостей життя, в тому числі у зв'язку з антропогенним впливом на природні системи;

2) створення наукової основи раціональної експлуатації біологічних ресурсів;

3) прогнозування змін природи під впливом діяльності людини;

4) збереження середовища існування людини.

Вирішення цих завдань дозволить розв'язати багато проблем господарської діяльності суспільства:

1) інтенсифікація виробництв ряду галузей;

2) збереження та заощадження сировини;

3) охорона історичних і архітектурних пам'яток;

4) збільшення часу експлуатації промислових та житлових комплексів;

5) збільшення тривалості життя і зниження захворюваності людей в умовах урбанізованого середовища;

б) вдосконалення механізмів взаємодії суспільства та природи.

Проблеми сучасної екології:

1. Екологічні механізми адаптації організмів до середовища.

2. Регуляція чисельності популяції різних видів організмів.

3. Управління продукційними процесами (раціональне використання біологічних ресурсів).

4. Стійкість природних і антропогенних біогеоценозів.

5. Екологічна індикація.

Для екології залишаються нез'ясованими ще багато питань, найважливіші з яких пов'язані з вивченням біологічних систем, взаємодією між різними екосистемами в загальній системі біосфери, причому пов'язані зі взаємним впливом на відстані (річкові стоки, переноси повітряних мас, сезонні міграції, цикли розвитку та ін.) *Прикладом, є вузгор, який відправляється на нерест в Саргасове море, тому що це обумовлено його аутоекологічними особливостями (поки що не вивченими). Водночас, можливо, доцільно поставити питання інакше: навіщо екосистема Саргасового моря «посилає своїх вузгорів» рости і відгодовуватися в яку-небудь прибалтійську річку та обмінюватися, тим самим, з її екосистемою речовиною і енергією. Науки, що відповіла б на таке питання поки що немає.*

Методи екологічних досліджень.

Провідним у вивченні природних комплексів є принцип системності або системний підхід – це загальнонауковий філософський принцип, в основі якого лежить поняття про систему (*засновник теорії Л. Берталанфі (1973)*).

Системний підхід до вивчення будь-якого об'єкта полягає у вивченні його елементів, структури, зовнішнього середовища і закону функціонування. Для цього існують три групи методів: спостереження, експеримент та моделювання.

Для вивчення процесів і явищ в екології виокремлюють два основних підходи:

Мерологічний (*від грец. meros – міра, частина*) – це пізнання складних об'єктів шляхом вивчення їх складових (молекулярна біологія, молекулярна генетика та ін.

Холістичний (*від грец. holos – цілий*) або принцип «чорної скриньки», коли вивчається реакція-відповідь системи на будь-який вплив без з'ясування внутрішньосистемних механізмів формування цієї реакції.

Вивчення певного забруднення в цілому можливе лише на холістичному рівні, а з'ясувати чутливість окремих груп організмів до певного забруднення, зміни фізіолого-біохімічних параметрів у окремих популяціях – на мерологічному.

Для вивчення екологічних систем необхідно дотримуватись єдиної **методології системного підходу**. Системне дослідження екосистеми складається з наступних етапів, які можуть здійснюватися паралельно або послідовно:

- 1) постановка задачі (основна мета);
- 2) концептуалізація (узагальнення відомостей про систему, що вивчається, з'ясовують потоки речовин, енергії, інформації);
- 3) специфікація;
- 4) спостереження (невтручання в природний плин подій, але інколи цей процес: кільцювання, мічення є вимушеним);
- 5) ідентифікація;
- 6) експерименти (польові, лабораторні);
- 7) реалізація моделі системи;
- 8) перевірка і дослідження моделі;
- 9) оптимізація;
- 10) заключний синтез.

Запитання для самоперевірки:

1. *Дайте визначення поняттю «екологія».*
2. *Охарактеризуйте історичні етапи взаємодії суспільства і природи.*
3. *Чим характеризується в історії екології час «високих труб» і «тонких фільтрів»?*
4. *Що таке «слойоний пиріг» екології за Ю. Одумом?*
5. *Чим різняться холістичний та мерологічний підходи у вивченні процесів і явищ?*
6. *Визначте проблеми сучасної екології.*
7. *Чому методологія системного підходу є ключовою для вивчення екологічних проблем.*

ТЕМА 1.2. ЕКОЛОГІЧНИЙ ЧИННИК

Ключові поняття та терміни: екологічний чинник, абіотичні, біотичні, антропогенні та антропічні екологічні чинники, прямий і опосередкований вплив, вітальна та сигнальна роль екологічних чинників, ресурси і умови, класифікація Мончадського, біологічні ритми, екзогенні та ендогенні, циркадні й цирканні ритми, фотоперіодизм, типи фотоперіодизму

Поняття екологічного чинника є ключовим в екології і замінює поняття умови. Кожний живий організм є самостійною біологічною системою, яка постійно знаходиться під прямим чи опосередкованим впливом різноманітних компонентів чи явищ навколишнього середовища, а його виживання визначається здатністю витримувати постійно змінювані умови середовища.

ЕКОЛОГІЧНИЙ ЧИННИК (ФАКТОР) – це будь-який нерозчленований елемент середовища, здатний впливати на живий організм прямо чи опосередковано упродовж хоча б однієї з фаз його індивідуального розвитку

а) нерозчленований елемент середовища. Глибина або висота над рівнем моря не можуть бути екологічними чинниками, тому що діють на організм через зміну температури, освітлення, атмосферного тиску, вміст

кисню, солоність, що безпосередньо (прямо) впливають на живий організм.

б) опосередкований вплив формується через причинно-наслідкові зв'язки і забезпечує існування біогеоценозу. Прикладом такого впливу є пташині базари. Екологічним чинником в них виступає біогумус, що виділяють птахи. Він надходить у воду та підлягає мінералізації бактеріями. Внаслідок цього відбувається збільшення концентрації водоростей, розвиток планктонних організмів, риби, яка ним харчується, і зрештою – місця скупчення птахів.

Класифікація екологічних чинників.

1. Традиційна класифікація:

АБІОТИЧНІ ЧИННИКИ – компоненти не живої природи, які прямо чи опосередковано впливають на організм

Абіотичні чинники мають наступну класифікацію:

- 1) **кліматичні:** світло, температура, вологість, вітер, атмосферний тиск та ін.;
- 2) **едафічні:** хімічний склад ґрунту, його щільність, структура, водневий показник (рН), вміст гумусу та ін.;
- 3) **геологічні:** землетрус, виверження вулкану, рух льодовиків, радіаційне випромінювання та ін.;
- 4) **гідрологічні:** солоність води, її течія, атмосферний тиск та ін.;

5) **орографічні (чинники рельєфу):** експозиція місцевості, рівень нахилу місцевості до горизонту.

Біотичні чинники – це вплив на організм інших живих організмів

1) залежно від виду організму:

❖ **гомотипові (внутрішньовидові)** – вплив на організм особини того ж виду: лисиця на лисицю, сосна на сосну;

❖ **гетеротипові (міжвидові)** – вплив на організм особин інших видів: вовка на зайця, сосни на березу.

2) за належністю до певного царства організмів:

❖ **фітогенні (вплив рослин)** пов'язані з впливом одних рослин на інші. Наприклад, переплітання рослин, зростання коріння, прикріплення до них та ін.;

❖ **зоогенні (вплив тварин).** Наприклад, витоптування, поїдання рослин або частин їх органів може змінювати форму крони кущів та дерев. Рослини захищаються від такого зоогенного впливу утворюючи шипи і колючки, продукуючи надлишкову фітомасу та ін.;

❖ **мікогенні (вплив грибів);**

❖ **мікробогенні (вплив бактерій, вірусів та інших мікроорганізмів).**

3) за типом взаємодій або співіснування:

❖ **мутуалізм;**

❖ **паразитизм;**

❖ **хижацтво;**

❖ **конкуренція;**

❖ *нейтралізм.*

АНТРОПОГЕННИЙ ЧИННИК, походження якого пов'язане із запланованою чи випадковою діяльністю людини

Прикладом впливу антропогенного чинника є ведення сільського господарства, промисловість, енергетика, транспорт). Реальний приклад безглузлого впливу людини на природу було показано в Китаї, лідер якого Мао Цзедун в 50-60 х роках минулого століття під час державної компанії «Великий стрибок вперед» для збільшення врожаю зернових на полях видав наказ знищувати горобців. Країна «била в барабани», що відлякувало птахів не даючи сідати на поля і вони помирали в повітрі. Наслідками таких вчинків було нашестя сарани та гусені, зерно гнило на полях, що врешті призвело до голоду і загибелі 45 млн. китайців.

АНТРОПІЧНІ ЧИННИКИ спричинені впливом на екосистему або її компоненти людини, як біологічного виду

Прикладом впливу антропічного чинника є вживання в їжу окремих видів рослин і тварин, дихання, виділення та ін.

2. За характером впливу екологічні чинники бувають:

❖ **чинники прямого впливу** (наприклад, вирубування лісу, скошування трави, відстріл тварин, вилов риби, безпосередній вплив чинника на організм: висока температура спричинює опіки);

❖ **чинники опосередкованого впливу** (наприклад, руйнування місцезнаходження виду, особин популяції або забруднення, вплив температури опосередковано призводить до зневоднення організму);

❖ **вітальний вплив (енергетичний)** забезпечує життєдіяльність організму, змінює її енергетичний стан (наприклад, температура, їжа, конкуренція, паразитизм, хижацтво);

❖ **сигнальний вплив (інформаційний)** несе інформацію про зміну енергетичних характеристик (наприклад, тривалість світлового дня, феромони та ін.).

Окремі екологічні чинники можуть одночасно проявляти вітальну та сигнальну дію. Наприклад, світло – це важливий екологічний абіотичний чинник, який слугує головним джерелом енергії для фотосинтезуючих рослин (вітальна роль) і, водночас, проявляє сигнальну – регулюючи біологічні ритми. Осіннє скорочення світлового дня є сигналом для тварин та рослин про наближення несприятливих умов існування (зниження температури, промерзання ґрунту, недостатність їжі).

3. За наслідками впливу екологічні чинники класифікують:

❖ **позитивні:** розведення та охорона тварин, висадка рослин;

❖ **негативні:** відстріл тварин, вирубування лісів.

4. За характером змін у часі екологічні чинники поділяють:

❖ *регулярно-періодичні: сезон року, час доби, ритми припливів;*

❖ *неперіодичні чинники, які діють упродовж тривалого періоду часу: ураган, землетрус, напад хижака;*

❖ *направлені: зміна клімату, ерозія ґрунтів, евтрофування водойм.*

5. За можливістю споживання екологічні чинники класифікують:

❖ *ресурси* – екологічні чинники середовища існування, які організм споживає: їжа, вода, сонячна енергія, кисень;

❖ *умови* – екологічні чинники середовища існування, які організм не споживає: температура, вологість, атмосферний тиск.

Інколи важко віднести той чи інший чинник до певної категорії. Наприклад, температуру повітря відносять до абіотичних чинників, але за певних умов завдяки присутності живих організмів вона може змінюватись. Найбільш яскравим прикладом регуляції температури в приміщенні слугує нагрівання печери ведмедиці, коли в ній з'являється ведмежа: різниця температур повітря у печері та за її межами може сягати до +40 °С. У вулику, коли температура повітря знижується до +13 °С, бджоли починають активний рух і підвищують її до +20–25 °С.

6. Класифікація Мончадського:

❖ *первинні періодичні чинники*, які з'явилися задовго до виникнення життя і адаптація до них у всіх

груп тварин не відрізняється специфічністю та відіграє першочергову роль у більшості місцеперебувань. Наприклад, температура, освітленість, приливи, гравітація і геомагнетизм є еволюційно значущими, оскільки ці фізичні чинники мало змінювались з моменту зародження життя на Землі.

Досліджуючи біологічну роль гравітації Коржуєв П.А. звернув увагу на різний рівень забезпечення водних і наземних організмів гемоглобіном та пояснив це еволюційним зв'язком органів кровотворення з гравітацією і її змінами. Синтез гемоглобіну у наземних тварин в кістковому мозку зумовлений навантаженням на різні частини скелету у зв'язку з подоланням сил гравітації при переміщенні тварин. Таким чином, скелет став органом кровотворення та визначив еволюцію наземних видів. Аналогічний зв'язок вбачають щодо обміну кальцію в кістках живих організмах: в умовах невагомості різко зростає вихід кальцію із тканин, що пов'язано з порушенням процесів зв'язування кальцію, який в земних умовах контролюється гравітацією;

❖ **вторинні періодичні чинники** виникають внаслідок змін первинних і відображаються на чисельності видів у межах ареалу. Наприклад, вологість повітря є вторинним чинником, який знаходиться в прямій залежності від температури; рослинність, яка слугує їжею для травоядних; сезонні коливання жертви та хазяїна, які пов'язані з фізіологічними особливостями хижаків та паразитів (тобто хазяїн для паразита). У водному середовищі – солоність, мутність, швидкість течії залежать від зміни інших чинників;

❖ *неперіодичні чинники* з'являються несподівано і до них адаптаційні реакції у організмів не вироблені. *Наприклад, шквальний вітер, гроза, пожежа, форми людської діяльності.* Вплив періодичного чинника відображається переважно на чисельності особин в межах певної території.

До неперіодичних чинників в ряді випадків не відносять сильні вітри в тому випадку, коли для певної території вони є постійним чинником. *Наприклад, на океанічних островах більшу частину року дмуть сильні вітри і пристосування до них у рослин проявляється у вигляді характерної прапороподібної форми, а приземлених кущів – подушкоподібної.* Така ж ситуація характерна для пожеж, які регулярно, раз на 60–100 років, виникають у хвойних лісах на півдні Європи внаслідок частих гроз.

Вплив паразита на хазяїна відносять до вторинних періодичних чинників, оскільки, організм хазяїна слугує для паразита обов'язковим місцем існування I-го порядку. Водночас, для хазяїна контакт із паразитом не є необхідністю, тобто є неперіодичним чинником, який не забезпечує формування адаптації (за винятком рідкісних випадків – формування набутого імунітету).

Відсутність адаптативних реакцій на неперіодичні чинники є підґрунтям для розробки хімічних і біологічних методів боротьби зі шкідниками сільськогосподарських культур. Яскравим прикладом може слугувати відкриття інсектицидного впливу ДДТ, створеного швейцарським вченим Мюллером П., за яке він отримав Нобелівську премію (1948). Багаторазове використання ДДТ призвело

до появи стійких рас комах-шкідників, позитивний ефект від застосування засобу став знижуватися, а шкідлива дія – навпаки, проявлятися все яскравіше. Тепер використання ДДТ заборонено законом у більшості країн світу.

Формування механізму адаптації відносно певного екологічного періодичного чинника, виникнення стійких рас переводить цей чинник у вторинний періодичний.

7. За характером реакції-відповіді організму:

❖ **подразнювачі** – це чинники, що спричинюють формування біохімічних та фізіологічних змін;

❖ **модифікатори** спричинюють формування морфологічних і анатомічних змін;

❖ **обмежувачі** обумовлюють неможливість існування організму в даних умовах та обмежують ареал його поширення (*наприклад, температура, вологість*);

❖ **сигналізатори** інформують про зміну інших чинників (*наприклад, зменшення світлового дня інформує про зниження температури повітря в майбутньому і необхідність накопичення поживних речовин*).

Біологічні ритми.

БІОЛОГІЧНИМ РИТМОМ називають зміну реакції організму на вплив екологічного чинника у просторі та часі

• **у просторі** зміна реакції організмів одного виду на вплив екологічних чинників може змінюватися залежно від місцеперебування популяції. *Наприклад, швидкість скорочення тіла (парасольки) медузи може відбуватися за*

температури $+18^{\circ}\text{C}$ та $+29^{\circ}\text{C}$, залежно від місцезнаходження;

- у часі зміна реакції організмів одного виду на вплив екологічних чинників залежить від:

- ❖ вікової різниці між організмами;
- ❖ астрономічного часу.

Біологічні ритми проявляються у зміні інтенсивності та характеру біологічних явищ і процесів, які періодично повторюються:

- притаманні усім живим організмам на всіх рівнях організації;
- зумовлені природнім відбором та адаптацією організмів;
- закріплені спадково.

Біологічні ритми поділяють на екзогенні та ендогенні.

I. Екзогенні ритми виникають у відповідь на періодичні зміни середовища існування. *Наприклад, ритмічність і добовий рух листків та пелюсток у рослин в сторону Сонця; осінній листопад; сезонні міграції тварин.*

- **фізіологічні ритми**, які забезпечують життєдіяльність організму і залежать від його стану (*серцебиття, дихання*);

- **екологічні ритми** (*добові, місячні, приливо-відпливні, сезонні, річні*) носять адаптативний характер, більш стабільні та відповідають зовнішнім ритмам. Ці ритми дають можливість організму завчасно готуватися до зміни середовища і орієнтуватися у часі – **біологічний годинник організму**.

❖ **добові ритми** – це зміни фізіологічних процесів, які пов'язані з часом обертання Землі навколо своєї осі. Наприклад, у людини близько 100 фізіологічних характеристик підпорядковуються добовому ритму: частота серцевих скорочень, виділення гормонів, кров'яний тиск, температура тіла та ін. Тому, коли людина не спить, замість сну, її організм однаково налаштований на нічний стан, а безсонні ночі погано відображаються на здоров'ї. Тварини упродовж доби змінюють свою активність; у рослин змінюється термін розвитку, розпускання квіток відбувається лише в певний період доби. Водночас, добові ритми не властиві мешканцям печер і глибин.

Явище припливів виникає за рахунок сумісних гравітаційних впливів Сонця та Місяця на Землю. Морські й океанічні припливи і відпливи відрізняються в різних географічних точках планети й пов'язані з впливом фізичних чинників. Розрізняють повторюваність припливів:

- напівдобові (двічі на добу з періодом 12,4 год.),
- добові (раз на добу – 25,8 і 23,9 год.),
- динаміка приливів складає 13-14 діб в деяких місцях земного шару (наприклад, узбережжя Мексики);
- комбіновані припливи мають амплітуду підйому води 14-15 діб (наприклад, узбережжя Тихого океану, Австралія, Аравійський півострів).

В періоди розташування Сонця і Місяця на одній прямій з Землею (молодий Місяць та повний Місяць) приливи досягають свого максимуму.

❖ *місячні ритми* – це зміни біологічних явищ, пов'язані з проходженням Місяця навколо Землі (24-29 діб).

Зв'язок біологічних процесів зі зміною фаз Місяця підтверджено багаточисельними дослідженнями. Наприклад, будівельна активність термітів, зміна фототаксису у довгоносиків та ін. При перевезенні морських тварин (крабів, устриць) на значні відстані від місця вилову їхній ритм підлаштовується під місцевий місячний час. У деяких комах, що мешкають поблизу озер реєструють виліт в певні періоди доби, при відсутності припливно-відпливної активності.

Встановлено, що вплив Місяця на життєдіяльності людини найактивніше проявляється в період, так званих, фаз повного та нового Місяця. У ці періоди змінюється статева активність, фізична працездатність, робота головного мозку, психологічний стан, перебіг вагітності, народжуваність і смертність та інші функціональні показники в організмі людини. Вплив Місяця пов'язують з явищем сомнамбулізму (лунатизм), епілептичними нападами, загостренням психічних захворювань.

Існування місячних ритмів у людини, тварин і рослин завжди було предметом дискусії та залишається актуальною до нині. Нейман Д. (1984) наводить різноманітні приклади ендогенних місячно-добових та місячно-місячних ритмів у тварин. Так, метелики виду *Povilla adusta* виходять із лялечок лише за повного місяця; риба атеріна-груніон, місцем існування якої є прибережна зона Мексики і Південної Каліфорнії відкладає ікру у весняно-літні місяці через кожні 15 діб близько

опівночі за максимальних припливів; максимальну кількість лейкоцитів у крові людини реєструють за 6 діб до повного Місяця і в 1-й та 5-й після, а мінімальний — за 3–5 діб до та 3 доби після нового Місяця. У чоловіків був виявлений зв'язок між сприйняттям кольору і фазами Місяця: кольорова чутливість зміщується в сторону короткохвильових синьо-блакитних променів у фазу молодого Місяця та до червоної ділянки спектру – за повного.

Котельніковим Л.А. (1987) було висунуто статистично підтверджену гіпотезу, згідно з якою визначено так звані «критичні періоди» — це дні співпадіння перебудови фізичних та інтелектуальних біоритмів, яких на рік припадає близько 15-ти. Матеріал підтвердили на 1000 аварійних і нещасних випадків на виробництвах та розрахунку індивідуальних біоритмів 1500 осіб. Доведено, що частота смертельних випадків у «критичні періоди» зростає у 13 разів.

Місячні цикли тісно пов'язані з припливно-відпливними циклами, які відіграють надзвичайно важливу роль у функціонуванні водних екосистем. Наприклад, у кільчатих червів-поліхет на островах Полінезії спостерігають явище пов'язане з місячним циклом. А саме, нематода з'являється на поверхні моря в першій чвертині місячного циклу у жовтні і листопаді в настільки великій кількості, що вода нагадує суп з локшиною. Аборигени вживають їх у їжу.

❖ **сезонні ритми.** Сезонна періодичність відноситься до числа найзагальніших явищ у природі. Стан зимового спокою характерний для багатьох видів тварин і рослин,

переважно пойкилотермних. Головна (сигнальна) роль у регуляції таких циклів належить тривалості світлового дня. *Прикладами адаптації до сезонних ритмів є повне заціпеніння у американського лісового бабака, зимовий сон ведмеда, сезонна зміна хутра та зміни в поведінці зайців;*

❖ **річні ритми** пов'язані з періодами росту, розмноження, линяння, міграцій, глибокого спокою у організмів, які закономірно чергуються і повторюються таким чином, що критичний період року організм зустрічає в найбільш стійкому стані.

II. Ендогенні ритми. Реакція організмів на вплив екологічних чинників синхронізується з періодами настання природних явищ за допомогою ендогенних ритмів і фотоперіодичних реакцій. *Наприклад, на берегах Індійського океану поселяються краби-сигнальники, які під час приливу набувають білого забарвлення, а за відливу – сірого. Якщо ізолювати такого краба за 15 хв. до відливу, коли він ще білий і помістити його в холодильник, то його біологічний годинник «зупиниться», але після вилучення з холодильника – він стане сірим через 15 хв., з точністю до секунди.*

Реакція організмів на зміну тривалості дня та ночі проявляється у рослин і тварин (від одноклітинних до людини) здатністю вимірювати час, тобто функціонуванням біологічного годинника.

• **циркадні ритми** – це ендогенні ритми, період яких дорівнює близько 24 год. *Наприклад, кажани покидають свої сховища в один і той самий час, навіть в лабораторних умовах при суцільній темряві;*

• **цирканні ритми** – це ендогенні ритми, за яких біологічні процеси та явища повторюються з періодом 10-13 міс. Олександр Чижевський, відомий вчений зоопсихолог, біохімік та біофізик проаналізувавши результати досліджень древніх трактатів, літописів, наукових даних та власних досліджень зробив світове відкриття, сутність якого полягала у існуванні взаємозв'язку між стихійними лихами на Землі (землетруси, засухи, виверження вулканів, епідемії та ін.) і фізичними змінами (поява плям, протуберанців на Сонці). Циклічність цих процесів дорівнювала 11 рокам. Вивчення сонячної активності та її вплив на живу природу лягло в основу нової дисципліни – геліобіології. Результати дослідження вченого про вплив сонячної активності на революційні маси «коштували» йому восьми років таборів.

Фотоперіодизм.

ФОТОПЕРІОДИЗМ – це ритмічні зміни морфологічних, біохімічних, фізіологічних властивостей та функцій живих організмів, що виникли в процесі адаптації при чергуванні періодів світла і темряви

Фотоперіодизм закріплений генетично, відіграє роль сигнального фактора і генерується самим організмом. Наприклад, ділення клітин, синтез ДНК та РНК, секреція гормонів, дихання, серцебиття. Фотоперіодизм використовують у промисловому тваринництві,

наприклад, якщо скорочувати тривалість світлового дня ранньої осені в приміщеннях для вирощування хутрових звірів, то на кілька тижнів можна прискорити початок зимового линяння і формування високоякісного однорідного хутра, що має велике економічне значення. В практиці промислового птахівництва світловий режим чітко відпрацьований і старанно дотримується для інтенсивності несучості птиці.

Типи фотоперіодичної реакції:

• **довгоденна фотоперіодична реакція**, коли розвиток або активність організму настає при збільшенні тривалості світлого дня. *Наприклад, у рослин: жито, овес, льон, пшениця; у тварин починається гніздування, розмноження та ін.;*

• **короткоденна фотоперіодична реакція**, коли розвиток організму припиняється при збільшенні тривалості світлого дня. *Наприклад, у рослин: айстри, георгіни; у тварин: тutowий шовкопряд впадає в сплячку.*

Належність до одного з типів фотоперіодичної реакції визначається за відсотком особин, що знаходяться в неактивному стані, тобто в стані діпаузи.

ФОТОТАКСИС – це різновид фотоперіодизму, рухова реакція мікроорганізмів та їх здатність переміщуватись у відповідь на світловий стимул.

Запитання для самоперевірки:

1. *Наведіть основні класифікації екологічних чинників.*

2. Чому інколи важко віднести той чи інший екологічний чинник до певної категорії?

3. Яка різниця між антропічним та антропогенним впливом екологічних чинників?

4. Чи можна віднести глибину чи висоту над рівнем моря до екологічного чинника?

5. Наведіть приклади циркадних та цирканних біологічних ритмів.

6. Як явище фотоперіодизму використовують у сільському господарстві?

7. Наведіть приклади фототаксису у різних видів рослинних і тваринних організмів.

ТЕМА 1.3. ЗАКОНОМІРНОСТІ ВПЛИВУ ЕКОЛОГІЧНИХ ЧИННИКІВ

Ключові поняття та терміни: екологічна толерантність, зони оптимуму, комфорту, закон Лібіха, закон Блекмена, лімітуючий чинник, закон толерантності Шелфорда, стенобіонти, еврибіонти, коливальний режим екологічних чинників, закон компенсації екологічного чинника, закон відносності впливу екологічних чинників, закон взаємодії факторів, адитивність, синергізм та антагонізм

Загальні закономірності впливу екологічних факторів.

Життєдіяльність будь-якого організму можлива лише в певних межах значень екологічних факторів, за їх межами – життя неможливе. Якими б різноманітними не були екологічні чинники, результати їхнього впливу екологічно подібні, оскільки вони завжди проявляються у зміні життєдіяльності організмів, і як наслідок, змінюють чисельність популяції (рис. 1).

ЗОНОЮ ЕКОЛОГІЧНОЇ ТОЛЕРАНТНОСТІ (межа витривалості, екологічна валентність, стійкість, пластичність екологічна) – це діапазон інтенсивності дії екологічного чинника між його мінімальними і максимальними показниками, в межах якого можливе існування певного виду



Рис. 1. Діапазон екологічної толерантності

В межах екологічної валентності виділяють наступні зони:

1) **зона оптимуму** – найбільш сприятлива для життєдіяльності організму. Інтенсивність впливу екологічного чинника на шкалі значень фактора – **оптимум** – означає, що в цій зоні можливі життєдіяльність та розмноження організму певного виду. Зона оптимуму для особин одного виду може бути різною, залежно від частини ареалу в якому вони знаходяться. Наприклад, для медузи *Aurelia aurita* біля берегів Канади максимальна швидкість скорочення зонтика відбувається за температури $+18^{\circ}\text{C}$, тоді як у особин виловлених поблизу берегів Флориди – $+29^{\circ}\text{C}$;

2) **зона комфорту** – це зона нормальної життєдіяльності виду за відхилення значень екологічного

фактора від оптимального. Життєдіяльність особин за перебування у цій зоні пригнічується, але все ще є сприятливою для росту і розвитку певного виду організмів.

3) **зона пригнічення** – це зона, в якій інтенсивність впливу екологічного чинника виходить за межі прийнятних для життєдіяльності виду, за якою йде **межа витривалості**. За межами цієї зони існування організму неможливе.

Юстус Лібіх (1840) був німецьким хіміком, засновником теорії мінерального живлення рослин. Він першим почав вивчати вплив різних факторів на ріст рослин і встановив, що врожай культури часто лімітується (обмежується) не тим елементом живлення, якого потрібно у значній кількості (*наприклад, вода*), а тим, якого в ґрунті дуже мало (*наприклад, цинк*). Ю. Лібіх сформулював принцип: *від речовини, що знаходиться в мінімумі, залежить врожай і визначається величина та стійкість останнього в часі. Ілюструється він як діжка, в якій рівень води визначає найнижча дірка.*

ЗАКОН ЛІБІХА (ЗАКОН ЛІМІТУЮЧОГО ЧИННИКА): існування та витривалість організму лімітуються тим чинником навколишнього середовища, який перебуває в мінімумі

Отже, витривалість організму визначається найслабшою ланкою в ланцюгу його екологічних потреб.

Тобто, життєві можливості організму лімітуються тим екологічним чинником, кількість і якість якого близькі до необхідного мінімуму. Подальше відхилення показника лімітуючого екологічного чинника в ту чи іншу сторону веде до загибелі організму.

ЛІМІТУЮЧИМ називають чинник, який обмежує можливість існування виду в конкретних умовах, незважаючи на оптимальні значення інших чинників

В різних екосистемах лімітуючими можуть бути різні чинники. *Наприклад, для рослин у тропічній пустелі лімітуючим чинником є вода, а в приполярних районах – тепло; у відкритому океані – залізо, оскільки там воно присутнє у важкодоступній для засвоєння організмами формі; у ґрунті вологих районів, озерах, околицях океанів – фосфор.*

Закон лімітуючого чинника лежить в основі теоретичного обґрунтування гранично допустимої концентрації (ГДК) забруднювачів, тобто визначає порогові значення фактора, за яких в організмі ще не відбувається патологічної зміни. Ці показники встановлюють експериментально і повинні прийматися в якості ГДК.

ЗАКОН БЛЕКМАНА: загальний вплив лімітуючих чинників може перевищити сумарний додатковий ефект комплексу інших чинників середовища

Блекман Ф. (1909 р.) запропонував принцип обмежуючих (лімітуючих) чинників, згідно якого для організму найвагомим є той фактор, значення якого найбільше відхиляється від оптимальних показників.

Американський вчений **Віктор Ернст Шелфорд (1910)** довів, що лімітуючим може бути не лише нестача, а й надмірність впливу екологічного чинника.

ЗАКОН ТОЛЕРАНТНОСТІ ШЕЛФОРДА:
існування будь-якого організму (виду) в певному середовищі визначається не лише кількісним мінімумом, а й максимумом екологічного чинника

За межами встановленої величини діапазону толерантності чинник діє як лімітуючий. За цим законом будь-який надлишок речовини чи енергії в екосистемі стає її «ворогом».

Ступінь толерантності організмів в екології позначають за допомогою префіксів: «**еври-**» – широкий і «**стено-**» – вузький.

Стенобіонти – це організми, які живуть лише в певних умовах середовища, при дуже незначному коливанні значень екологічних чинників.

Еврибіонти – це організми, які живуть в досить різноманітних умовах середовища або при значних його змінах.

В індивідуальному розвитку кожного організму є критичні періоди коли він найчутливіший до змін

чинників середовища і саме в цей період багато екологічних чинників стають лімітуючими. Переважно це періоди розмноження та раннього онтогенезу. *Наприклад, доросла рослина кипарису може рости в сухому або залитому водою ґрунті, але розмножується – виключно на вологій, але не залитій водою території. Краби та інші морські тварини можуть жити як у прісній воді так і в солоній, однак для личинок крабів необхідною є вода з високим вмістом солі.*

КОЛИВАЛЬНИЙ РЕЖИМ ЕКОЛОГІЧНИХ ЧИННИКІВ: найсприятливішим для організму є не фіксоване значення будь-якого чинника, а певна амплітуда і частота його коливання в певних «оптимальних» межах

У практиці рибного господарства вважалося, що будь-яке занепокоєння риб призводить до підвищення їхньої активності, зростання рівня енергетичного обміну, витрати енергії, що веде до зменшення ефективності біопродуктивного процесу. Професор Константінов О.С. провів експеримент щодо з'ясування ролі стресу на ріст риб – білого товсто лоба: в контролі подачу корму здійснювали автоматично, а в досліді риб годували і лякали, що призводило до її занепокоєння та метушіння. Через місяць отримали результат: риба, яка піддавалася впливу стресу росла на 30–40 % швидше і на 20 % ефективніше використовувала корм, мала оптимальні

фізіолого-біохімічні показники. У риби позбавленої стресу реєстрували деградацію мозку.

ЗАКОН КОМПЕНСАЦІЇ ЕКОЛОГІЧНИХ ФАКТОРІВ (Рюбеля Е., 1930): відсутність або нестача деяких екологічних факторів можуть бути компенсовані іншим близьким (аналогічним) фактором

Наприклад, деякі молюски (*Mytilus galloprovincialis*) можуть заміщувати відсутність або значний дефіцит кальцію стронцієм для побудови своїх раковин. Брак світла в парнику може бути компенсований збільшенням концентрації CO₂ або стимулюючою дією деяких біологічно активних речовин (гіберелінів). Однак, така компенсація факторів, як правило, відносна.

ЗАКОН НЕЗМІННОСТІ ФУНДАМЕНТАЛЬНИХ ФАКТОРІВ (Вільямс В.Р., 1949): фундаментальні екологічні чинники (світло, вода, CO₂, азот, фосфор, калій та ін.) в принципі незамінні і не можуть бути замінені іншими факторами

Взаємодія екологічних чинників.

В природі екологічні чинники завжди діють комплексно. Саме комплекс чинників, під впливом якого здійснюються всі основні життєві процеси у організмів,

включаючи розвиток і розмноження, називають *умовами життя*, за відсутності розмноження – *умови існування*.

ЗАКОН ВІДНОСНОСТІ ВПЛИВУ ЕКОЛОГІЧНОГО ЧИННИКА: організм завжди пристосовуються до всього комплексу умов, а не до одного чинника

Величина врожаю залежить не від окремого, хоча б і найважливішого лімітуючого чинника, а від усієї сукупності екологічних чинників одночасно. *Наприклад, середній вміст міді в ґрунтах України становить 20 мг/кг. Живі організми виробили адаптації до впливу цього чинника та надзвичайно негативно реагують на його збільшення або зменшення. Концентрація міді в тканинах рослин пропорційна його вмісту у ґрунті і виконує контролюючу роль. В організмі людини надлишок або дефіцит міді призводить до захворювань, які часто спостерігається у вегетаріанців.*

Водночас, у комплексному впливі середовища одні чинники є **головними (ведучими)**, які є різними для певних видів або одного виду в різні періоди життя та **другорядними**. *Наприклад, для первоцвітів ведучим чинником є світло, а після відцвітання – волога і наявність поживних речовин. Для культурних злаків в період проростання ведучим чинником є температура, в період цвітіння та колосіння – ґрунтова волога, в період дозрівання – вологість повітря і кількість поживних речовин.*

Ведучий чинник не слід плутати із лімітуючим. Якщо хоча б один з екологічних чинників наближається до граничних показників, то не дивлячись на оптимальне поєднання інших умов, організму загрожує небезпека.

ЗАКОН ВЗАЄМОДІЇ ФАКТОРІВ (КОНСТЕЛЯЦІЇ):
оптимальна зона та межі витривалості організмів відносно будь-якого чинника середовища можуть зміщуватися залежно від того, з якою силою і в якому поєднанні діють одночасно інші фактори

Розрізняють три типи взаємодії екологічних чинників:

- **адитивність**, коли кожний чинник діє незалежно від інших і їхній загальний вплив дорівнює сумі впливів кожного (наприклад, сумарна доза поглинутої іонізуючої радіації із різних джерел).
- **синергізм**, коли дія одного чинника посилює вплив іншого (наприклад, холод посилює вплив голодування).
- **антагонізм** – вплив одного чинника послаблює дію іншого (наприклад, антибіотики пригнічують розвиток збудників інфекційних хвороб).

ПРАВИЛО ВЗАЄМОДІЇ ТА КОМПЕНСАЦІЇ ФАКТОРІВ: всі екологічні фактори впливають спільно, і можуть посилювати або компенсувати вплив один одного

Наприклад, кліматичні чинники можуть бути заміщені біотичними, так вічнозелені види рослин за їх інтродукції у континентальному кліматі можуть рости під захистом верхніх ярусів рослинності.

Запитання для самоперевірки:

- 1. Чи можуть екологічні чинники заміщувати один одного або компенсувати вплив один одного?*
- 2. Охарактеризуйте зону екологічної толерантності конкретного виду живого організму за впливу одного з екологічних чинників.*
- 3. Які фактори можна вважати лімітуючими?*
- 4. Наведіть приклад дії закону Ю. Лібіха.*
- 5. Чому найсприятливішим для організму є не фіксоване значення будь-якого чинника, а певна амплітуда і частота його коливання в певних «оптимальних» межах?*
- 6. Які типи взаємодії екологічних чинників вам відомі?*
- 7. У чому полягає закон Блекмана?*

ТЕМА 1.4. АУТЕКОЛОГІЯ (ЕКОЛОГІЯ ОСОБИН)

Ключові поняття та терміни: аутекологія, середовище життя, місцеперебування, екологічна група, життєва форма, екотип, фізіологічні раси, адаптація; фізіологічна, анатомо-морфологічна, біохімічна, онтогенетична і етологічна адаптації, адаптативний комплекс

Поняття про середовище життя.

АУТЕКОЛОГІЯ (екологія особин) – це наука, яка вивчає взаємовідносини окремих організмів виду з довкіллям.

Аутекологія досліджує реакцію організму на вплив екологічних чинників, визначає межі його стійкості, вплив факторів на морфологію, фізіологію, особливості поведінки організму, цикли розвитку та ін.

Життя організмів повністю залежить від фізичного середовища: по-перше, організми отримують з нього їжу, а по-друге, поширення рослин і тварин обмежується їх витривалістю до впливу абіотичних факторів. Частина природи, що оточує організм та здійснює на нього прямий або опосередкований вплив визначається як **«середовище»**. Поряд з терміном «середовище» часто використовується його синонім: «середовище проживання», «життєве середовище», «зовнішнє середовище». Останнім часом вживаним є термін

«оточуюче середовище». Однак, в екологічному законодавстві України визнаним є поняття **«навколишнє природне середовище»** – сукупність чинників природного та техногенного походження, що оточують організми, прямо або опосередковано впливають на їхній стан, розвиток, виживання і розмноження.

Будь-який організм в середовищі свого існування піддається впливу на нього самих різноманітних факторів. В середовищах проживання, які різняться між собою комплексом умов, що забезпечують можливість життя, виділяють **місцеперебування** (місцеіснування) – це більш «вузькі» комплекси умов, що якісно відрізняються між собою в середовищі життя. *Так, у водному середовищі місцеперебуванням може бути товща води, дно, поверхнева плівка, серед водоростей або водної рослинності.* За Ю. Одумом місцеперебування – це «адреса» виду, і які б не були «інтимні стосунки» організмів з середовищем, рано чи пізно будь-яке середовище буде заселене.

Екологічні чинники впливають на організми зумовлюючи:

- усунення деяких видів з території існування (кліматичні і фізико-хімічні особливості, за яких конкретний вид не може існувати);
- зміну чисельності популяцій;
- появу адаптивних модифікацій, таких як діапауза, зимова і літня сплячки, фотоперіодичні реакції та інші.

В усіх випадках відповідність організмів і середовища досягається комбінацією двох основних стратегій, які

притаманні організмам та виникають у відповідь на вплив чинників середовища: **уникнення і виживання**.

Уникнення характерно для великих тварин з добре розвиненою локомоторною системою, завдяки чому вони намагаються мінімізувати вплив несприятливих умов середовища.

В основі виникнення різних адаптивних модифікацій, які дозволяють успішно використовувати середовище існування виду лежить стратегія виживання. Повнота відповідності середовища життя організму вимірюється успіхом у розмноженні.

Екологічна класифікація організмів і життєві форми.

Історичне виникнення пристосування до найповнішого та найефективнішого використання умов місцеперебування й просторового розселення у тварин і рослин призвело до утворення життєвих форм.

ЖИТТЄВА ФОРМА організму – це морфологічний (морфо-фізіологічний) тип пристосування організму до умов існування та певного способу життя

Класифікація життєвих форм рослин, *наприклад: дерева, кущі, кущики, напівкущики, ліани, сукуленти, трав'янисті рослини*. У тварин життєва форма – це група особин, що мають подібні морфологічні пристосування для життя в однаковому середовищі. *Наприклад, класифікація життєвих форм тварин за Д.Н. Кашкаровим*

(1945): плаваючі, ріючі, наземні, деревні лазаючі, повітряні форми.

ЕКОТИП – це генетичні лінії популяцій, у яких морфологічно проявляються специфічні пристосування до особливостей того середовища, в якому вони мешкають.

Найвдаліше проілюстрував різноманітність екотипів шведський ботанік Г. Турессон зібравши насіння рослини нечуйвітер волохатенький (ястребинка) з різних місцеперебувань і виростивши їх у власному саду. Незважаючи на ідентичні умови вирощування, рослини зберегли морфологічні відмінності: прямостоячі стебла з широким листям були характерними для екземплярів з лісу; розпростерті стебла та тонкі ворсинки на рослині – з піщаних полів; вузькі листки і проміжний характер стебла – з піщаних дюн (рис. 2).



Рис. 2. Екотипи виду нечуйвітер волохатенький

Якщо не відомо, чи адаптативний механізм закріплено генетично, говорять про **фізіологічні раси**.

Життєві форми організмів слід відрізняти від їх екологічних груп. Якщо життєві форми відображають пристосованість організмів до специфіки певного місцеперебування в цілому, то **екологічні групи (екогрупи) – це специфічні адаптації до окремих чинників навколишнього середовища (наприклад, до температури, вологості, світла, солоності та ін.)**.

Особливості **екологічної систематики** характеризуються тим, що в основу класифікації можуть бути покладені:

- спосіб харчування;
- переміщення (*біг, ходьба, стрибки*)(рис. 3);

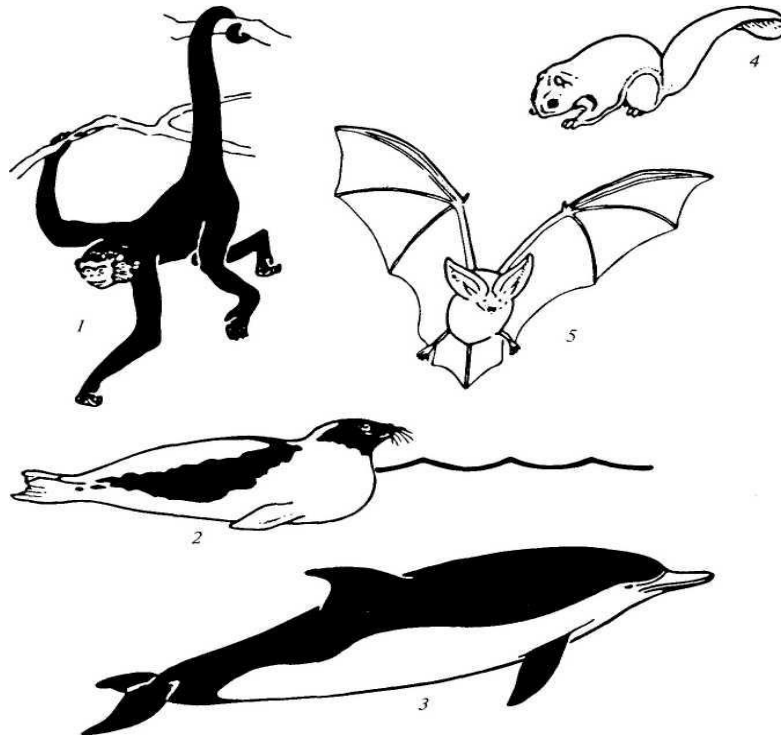


Рис. 3. Екологічні групи тварин за способом переміщення

- відношення виду до температури (*пойкілотермні, гетеротермні, гомойотермні*);

- відношення до вологості (*мезофіти, ксерофіти, сукуленти*);
- відношення до світла (*геліофіти, сціофіти*) та ін.

Поняття про адаптацію.

АДАПТАЦІЯ – це еволюційно вироблені пристосування організму, що дозволяють йому виживати та розмножуватися в характерному для них середовищі

Здатність до адаптації – це одна з основних властивостей живого. Адаптації виробляються під дією 3-х чинників: *спадковість, мінливість, природній або штучний відбір.*

Шляхи пристосування організмів:

1) активний шлях адаптації, для якого характерно посилення спротиву, розвиток регуляторних процесів, що дозволяє здійснювати життєві функції (*наприклад, розвиток терморегуляторних процесів для протікання біохімічних процесів в клітинах*);

2) пасивний шлях адаптації – це підпорядкування життєвих функцій організму змінам чинників середовища (*наприклад, стан анабіозу*);

3) уникнення несприятливого впливу – це вироблення організмом таких життєвих циклів і поведінки, які дозволяють уникнути впливу несприятливих чинників (*наприклад, сезонні міграції птахів*).

Типи адаптації:

1) фізіологічні адаптації – це зміна фізіологічних процесів в організмі. Наприклад, пристосування травного каналу до складу їжі; здатність верблюда забезпечувати організм вологою шляхом окислення запасів жиру; наявність у бактерій ферментів, що розщеплюють целюлозу.

Популяціям людини різних адаптаційних типів властиві відмінності у процесах травлення. Так, розрізняють травлення за «**типом вовка**», яке подібне до травлення у хижих тварин і характеризується високою кислотністю шлункового соку та хімічним обробленням харчової грудки в центральній частині шлунку. При цьому захист слизової оболонки шлунку здійснюється за рахунок специфічної адаптації – продукування великої кількості слизу. Такий тип травлення властивий народам Півночі, раціон яких складається, переважно, з м'яса тварин або риби.

Популяції людини, у харчовому раціоні якої переважає рослинна їжа умовно називають «**за типом кабана**». У них, порівняно, невисока кислотність шлункового соку дозволяє перетравлювати їжу поблизу стінок шлунку в тісному контакті з шлунковими залозами, подібно до травлення, ведмедів та інших тварин.

У аборигенів Нової Гвінеї азотфіксувальна мікрофлора кишківника допомагає отримувати додатковий азот у бідному на білки раціоні, а у якутів та ескімосів в організмі відсутній фермент алкогольдегідрогеназа, який розщеплює алкоголь;

2) морфологічні адаптації (морфо-анатомічні) – це зміна в будові організму. Наприклад, видозміна листка в колючку у кактусів необхідна для зниження втрати води в умовах посушливого клімату; яскраве забарвлення пелюсток у комахоzapилювальних рослин; збільшення густоти шерсті у ссавців при наближенні зими; збільшення числа еритроцитів у крові мешканців високогірних районів; вироблення пігменту меланіну в шкірі у відповідь на вплив сонячних променів – все це тривалі адаптаційні пристосування, які пов'язані зі зміною фізіологічних механізмів адаптації. Морфологічні адаптації призводять до формування життєвих форм у живих організмів;

3) поведінкові адаптації (етологічні) – це зміни в поведінці тварин і людини до впливу біотичних, абіотичних та антропогенних екологічних чинників. Наприклад, зміна пози тварин у просторі, риття нор, спорудження гнізд, сезонні міграції, шлюбні ігри, зміна окрасу хамелеону, яка здійснюється за декілька секунд. Поведінкова реакція організму на вплив екологічного чинника є найшвидшою.

Групові поведінкові адаптації характерні наприклад, для пінгвінів, які в сильний мороз збиваються в гурт, кружляють і переміщуються. Причому, особини, які знаходяться на периферії поступово переміщуються в центр конгломерату. Аналогічну поведінку реєструють у верблюдів, які у спеку також збиваються в групи, притискаються один до одного боками, але досягають зворотного ефекту – охолодження. Адже всередині такого скупчення підтримується постійна температура тіла

для даного виду. Для верблюдів у центрі скупчення температура тіла знаходиться в межах $+39^{\circ}\text{C}$, а на кінчиках шерстинок – може досягати $+70^{\circ}\text{C}$.

4) біохімічні адаптації проявляються при внутрішньоклітинних процесах. Такі адаптації є «крайнім методом» адаптації та «включаються» лише тоді, коли неможливі або неефективні інші типи адаптації. Наприклад, зміна активності ферментів при зміні їхньої кількості.

5) онтогенетичні адаптації – це прискорення або уповільнення індивідуального розвитку організму, що сприяє виживанню виду при критичній зміні умов. Наприклад, припинення розвитку личинок всередині яйця геогельмінтів – нематод родини *Ascarididae* до 3-х місяців при зниженні температури атмосферного повітря нижче оптимальної.

Таким чином, екологічні чинники на рівні особини впливають:

- на поведінку тварин;
- змінюють трофічні взаємовідносини організму з середовищем;
- визначають характер метаболізму;
- впливають на здатність до розмноження;
- змінюють плодючість;
- визначають розвиток, швидкість росту та тривалість життя.

Адаптативний комплекс.

АДАПТАТИВНИЙ КОМПЛЕКС – це унікальний коадаптативний комплекс анатомо-морфологічних, фізіологічних, поведінкових та інших особливостей, властивий кожному конкретному організму.

*Прикладом адаптативного комплексу може бути рогата ящірка, що мешкає в Америці та харчується лише мурахами у великій кількості. Через неможливість засвоювати хітин, вона змушена поїдати велику кількість їжі, внаслідок чого її шлунок займає значну частку маси тіла (близько 13 %) і форма тіла змінюється (**морфологічні адаптації**). Бочкоподібна форма тіла знижує швидкість її руху, вона не може вчасно сховатися від хижаків, тому на поверхні тіла утворилися шипи і тварина перейшла до прихованого способу життя та більш тривалого періоду активності (**поведінкова адаптація**). Зниження рухливості ящірки зумовило виникнення **фізіологічної адаптації** – нижчі показники температури тіла порівняно з іншими видами ящірок*

Адаптативний комплекс явище видове, оскільки всім особинам даного виду в рівному ступені притаманні певні типи адаптацій, водночас, їхнє вивчення можливе на єдиному представнику виду. Адекватна відповідь на вплив абіотичного чинника є пусковим механізмом для взаємопов'язаних реакцій на популяційному та видовому рівнях.

Запитання для самоперевірки:

1. Чим відрізняється місцеперебування організму від навколишнього середовища?
2. Що покладено в основу екологічної систематики?
3. За допомогою яких стратегій досягається відповідність між організмом і середовищем існування?
4. Чим відрізняється екотип виду від фізіологічної раси?
5. Який з типів адаптацій потребує тривалого періоду, а який є найшвидшим?
6. Чому американська рогата ящірка морфологічно відрізняється від представників близькоспоріднених видів?
7. Який із типів адаптацій є ключовим у формуванні адаптативного комплексу?
8. Як екологічні чинники впливають на види на рівні особини?

ТЕМА № 1.5. СЕРЕДОВИЩА ЖИТТЯ ТА АДАПТАЦІЇ ДО НИХ У ОРГАНІЗМІВ

Ключові поняття та терміни: водне, наземно-повітряне, едафічне та організмове середовища життя, екологічні зони світового океану, гідробіонти, планктон, нектон, бентос, пойкилотермні, гетеротермні та гомойотермні організми, анабіоз, правило Ван-Гоффа, мікро-, мезо- макро- і мегафауна ґрунту, мешканці нір, біолюмінісценсія, облігатні й факультативні паразити

СЕРЕДОВИЩЕ ЖИТТЯ – це частина природи, яка оточує живі організми і впливає на них певним чином

На нашій планеті живі організми освоїли чотири середовища існування:

- 1) водне середовище життя було освоєне першим;
- 2) організмове середовище життя пов'язане з появою паразитів і симбіонтів;
- 3) наземно-повітряне середовище;
- 4) ґрунтове середовище (власне ґрунт, гірська поверхня частини літосфери).

Адаптації організмів до водного середовища життя.

Всі мешканці водойм – *гідробіонти*, незважаючи на відмінності в способі життя, мають пристосування до

екологічних чинників водного середовища: щільності, солоності, водневого показника води, теплопровідності, здатності розчиняти гази, вмісту кисню, тиску, освітленості та ін.

В океані й морях розрізняють насамперед **дві екологічні області** (рис. 4):

- **пелагіаль** – товщу води;
- **бенталь** – дно водойми.

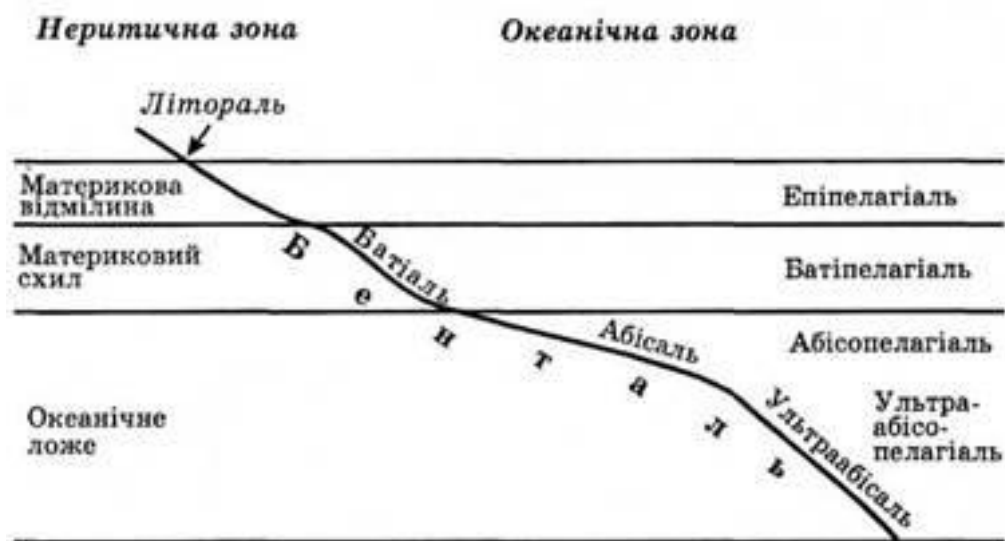


Рис. 4. Екологічні зони Світового океану

Залежно від глибини бенталь поділяють на:

1) **супралітораль** – це частина берега вище рівня припливів, яка зволожується бризками прибою. Мешканці субліторалі живуть в умовах відносно невисокого атмосферного тиску, денного сонячного освітлення, часто, досить значних змін температурного режиму;

2) **літоральна зона** знаходиться на межі середовищ (водного і наземно-повітряного), яка заливається під час припливів;

3) **сублітораль** – це область плавного зниження суші до глибини 200 м;

4) батіаль визначають як область крутого схилу (200 м – 3 км);

5) абісаль – це область океанічного ложа (3-6 км);

6) ультраабісаль – западини океанічного ложе (6-10 км).

Мешканці абісальних та ультраабісальних глибин існують у повній темряві, при сталих значеннях температури й потужному тиску в декілька сотень, а іноді й близько тисячі атмосфер.

Пелагіаль ділять на вертикальні зони, відповідно до глибини бенталі:

1) епіпелагіаль. Нижня межа епіпелагіалі (не більше 200 м) характеризується проникненням сонячного світла в кількості, достатній для фотосинтезу. Фотосинтезуючі рослини глибше цих зон існувати не можуть;

2) батіпелагіаль відповідає батіальній зоні бенталі з глибинами від 200 м до 3 км;

3) абісопелагіаль – зона батіальних (сутінкових) і абісальних глибин (зона повної темряви), де мешкають лише мікроорганізми та тварини.

Різні екологічні зони виділяють й у інших типах водойм: озерах, болотах, ставках, річках і т. д. Різноманітність гідробіонтів та їхніх специфічних адаптацій дуже велика.

Екологічні групи гідробіонтів. Найбільшою різноманітністю життя відрізняються теплі моря та океани. В області екватора і тропіків нараховують близько 40 тис. видів організмів, а за віддаленості на північ та південь відбувається збіднення флори і фауни морів в сотні разів. Основна маса живих організмів

зосереджена в поверхневих шарах (епіпелагіаль) та в субліторальній зоні, що пов'язано з проникністю сонячних променів. Залежно від місцеперебування, способу пересування й особливостей харчування гідробіонти володіють тими чи іншими загальними екологічними властивостями.

Гідробіонтів дна океану називають **бентосом**, а організми, що мешкають у товщі води або пелагіалі – **пелагос**. За здатністю до пересування та способу живлення мешканців водойм поділяють на три екологічні групи: планктон, нектон і бентос.

I. Планктон – це сукупність рослин (**фітопланктон**: діатомові, зелені і синьо-зелені (лише у прісних водоймах) водорості, рослинні джгутиконосці) та дрібні тварини (**зоопланктон**: дрібні ракоподібні, крилоногі молюски, медузи, реброплавці, деякі черви, ікра та личинки риб), що мешкають на різній глибині, але не здатні до активних пересувань і до протистояння течії. Для планктону, плаваючих та сидячих донних організмів, (наприклад, морські лілії, мідії, устриці та ін.) характерний **фільтраційний тип харчування** зваженими у воді дрібними організмами й харчовими частинками за допомогою різних пристосувань. Для рослин адаптацією є активне вегетативне розмноження, розвиток **гідрохорії** – винос квітконосів над водою і поширення пилку, насіння та спор поверхневими течіями.

До складу планктону входять:

- **нейстон** – організми поверхневої плівки води (наприклад, синфора – «португальський кораблик», водяний клоп та ін.);

- **плейстон** – це організми, у яких верхня частина тіла зростає над водою, а нижня у воді (*наприклад, ряска, сифонофори та ін.*);

Планктон відіграє важливу роль у трофічних зв'язках біосфери, тому є їжею для багатьох водних мешканців, у тому числі основним кормом для вусатих китів.

II. Нектон – це великі тварини, здатні активно пересуваються, долати великі відстані та сильну течію (*наприклад, риби, дельфіни, кальмари, ластоногі, кити*). Серед пристосувань до такого способу життя виділяють обтічну форму тіла, розвиток мускулатури та органів чуття для орієнтації в довкіллі.

III. Бентос – це гідробіонти дна, представлені в основному організмами, що ведуть прикріплений спосіб життя.

- **зообентос** (*наприклад, риби, губки, кишковопорожнинні, черви, плечоногі молюски, асцидії, та ін.*);

- **фітобентос**: (*наприклад, на мілководді: діатомові, зелені, бурі, червоні водорості, бактерії; а глибині, де немає світла, фітобентос відсутній*).

Найбільш багаті фітобентосом кам'янисті ділянки дна. У воді поблизу берега зростають **гідрофіти** – це напівзанурені у воду рослини (*наприклад, стрілолист, білокрильник, очерет*). Для бентосу характерною є закономірна зміна свого забарвлення відповідно до глибини місцеперебування. У верхніх шарах вони мають яскраве різнокольорове забарвлення, в сутінкової зоні – переважно червоний відтінок, щоб зручніше ховатися від

ворогів (наприклад, морський окунь, корали, ракоподібні). Глибоководні види взагалі позбавлені пігментів.

До кожного з абіотичних екологічних чинників гідробіоти виробляють специфічні адаптації.

Адаптації до щільності води. Щільність води визначає її значну виштовхувальну силу. Це означає, що у воді полегшується вага організмів і з'являється можливість вести постійне життя **планктонних організмів** у водній товщі, не опускаючись на дно. Безліч видів планктону, переважно дрібних, нездатних до швидкого активного плавання, перебувають у воді у зваженому стані. Сидячий спосіб життя був би неможливий у водних мешканців, якби не було планктону, а він, у свою чергу, можливий лише в середовищі з достатньою щільністю. У пасивно плаваючих тварин збільшується питома поверхня тіла за рахунок виростів, шипів, придатків. Тіло плоске, через редукцію скелетних органів, слабо розвинені або зовсім відсутні механічні тканини (опорою слугує сама вода), є повітроносні міжклітинні порожнини. Пересування здійснюється реактивним способом (наприклад, головоногі молюски, медузи, каракатиці), вигинанням тіла, за допомогою джгутиків, війок тощо.

Щільність води ускладнює активне пересування в ній **нектонних організмів**.

Адаптації до тиску води. У зв'язку з високою щільністю води тиск з глибиною значно зростає. Глибоководні мешканці здатні переносити тиск, який в тисячі разів вище, ніж на поверхні суші. У придонних тварин зникає або слабо розвинений кістяк,

збільшуються розміри тіла й змінюється їхня форма, стає плескатою (наприклад, електричний скат, кабала).

Адаптації до світла. Світло проникає у воду на невелику глибину, тому рослинні організми можуть існувати лише у верхніх горизонтах водної товщі — до 100–200 м навіть у самих чистих морях, що визначає фотосинтетичну активність фітопланктону. Чим менше прозорість води, тим більше поглинається світло. Прозорість води лімітується мінеральними суспензіями і вмістом планктону та зменшується при бурхливому розвитку дрібних організмів влітку, а в помірних й північних широтах, також, взимку, після встановлення льодового покриву та укриття його зверху снігом. В океанах, де вода дуже прозора, на глибину 140 м проникає лише 1 % світлової радіації, а в невеликих озерах до 2 м — на десяти частини відсотку.

Промені різних частин спектру поглинаються у воді неоднаково, залежно від глибини: спочатку поглинаються червоні промені, потім зелені, блакитні, сині та, врешті, синьо-фіолетові, переходячи в повну темряву. Відповідно, змінюється колір гідробіонтів, що адаптуються не лише до спектрального складу світла, але й до його нестачі – **хроматична адаптація**. У світлих зонах, на мілководдях переважають зелені водорості, хлорофіл яких поглинають червоні промені, з глибиною вони змінюються бурими і, далі, червоними. На великих глибинах фітобентос відсутній. До дефіциту світла рослини пристосувалися розвитком **хроматофорів** великих розмірів, що забезпечують низьку точку компенсації фотосинтезу, а також збільшення площі асиміляційних органів (індексу

листової поверхні). Для глибоководних водоростей типовою ознакою є сильно розсічені листки, листкові пластини тонкі, просвічуються. Для плаваючих рослин характерна **гетерофілія**, коли листя над водою такі ж, як у наземних рослин, мають цілісну пластинку, дуже тонкі.

В результаті поганої освітленості у гідробіонтів вироблені певні адаптації для кращої орієнтації в просторі:

- розвиток різних органів дотику (*вусики, щупальця*), що відчують зміну температури чи потоку води;
- здатність генерувати електричний струм для захисту, нападу, сигналізації та орієнтації у просторі (*наприклад, електричний скат*).

Біолюмінесценсія – це здатність організмів генерувати світло, що пов'язано з наявністю специфічного білку – *люциферази* (*наприклад, у медузи, морського коника, каракатиці*). Сьогодні, це природне явище використовують в екології для експрес-контролю стану навколишнього середовища промислових районів, залпових викидів підприємств, оцінки ефективності детоксикації стічних вод та ін. Принцип біотестування базується на основі високої чутливості люциферазних реакцій мікроорганізмів до впливу токсичних речовин.

Адаптація до температури. Через високу теплоємності води коливання температури у водоймах згладжені, тому у гідробіонтів немає необхідності адаптуватися до різких перепадів температури, морозів або спеки. Окремі види мікроорганізмів здатні жити і розмножуватись в термальних джерелах за температур наближених до точки кипіння води (*наприклад, бактерії*

при +88 °С, синьо-зелені водорості – +80 °С). Діапазон значень температури води в Світовому океані знаходиться в межах від -2 до +36 °С, у прісних водоймах – від -0,9 до +25 °С. З глибиною температура води різко знижується. Так, на глибині до 50 м реєструють добові коливання температури, до 400 м – сезонні, глибше температура є постійною в діапазоні від +1 до +3 °С (у Заполяр'ї близька до 0 °С). Оскільки температурний режим у водоймах порівняно стабільний, їх мешканцям властива **стенотермія** – адаптація організмів до вузького інтервалу коливань температури. Незначні коливання температури в ту або іншу сторону можуть супроводжуватися суттєвими змінами у водних екосистемах. Наприклад, в дельті річки Волги через пониження рівня Каспійського моря і прогрівання води виникає природне явище «біологічний вибух», що характеризується розростанням лотосу.

Адаптація гідробіонтів до складу газів у воді. Одна зі складнощів життя водних мешканців – це обмежена кількість кисню, який надходить у воду переважно за рахунок фотосинтетичної діяльності водоростей та дифузії з повітря. Вміст розчиненого у воді кисню зменшується при забрудненні або нагріванні води, у водоймах мають місце **замори** – масова загибель гідробіонтів.

Деякі види риб дуже чутливі до дефіциту кисню (наприклад, форель, харіус), тому своїм місцеперебуванням обирають холодні гірські річки і струмки. Інші риби (наприклад, карась, сазан, плотва) невибагливі до вмісту кисню та можуть жити на дні

глибоких водойм. Багато водяних комах, личинки комарів, легеневі молюски толерантні до вмісту кисню у воді.

Вуглекислого газу у воді майже в 700 разів більше, ніж у повітрі. Він використовується у фотосинтезі рослин і йде на формування вапняних скелетних утворень тварин (*наприклад, раковини молюсків, покриви ракоподібних, каркаси радіолярій*).

Пристосування до рухливості води. Характерною рисою водного середовища є рухливість води. Вона обумовлена приливами та відливами, морськими течіями, штормами, різним рівнем висотних відміток русла річок. У проточних водоймах виділяють окрему групу рослин – **перифітон** (*зелені й діатомові водорості, водяні мохи*), що міцно прикріплюються до нерухомих підводних предметів за допомогою органів фіксації, які розміщені на черевній стороні тіла. У приливно-відливній смузі морів багато тварин мають пристосування для прикріплення до дна (*наприклад, черевоногі молюски, вусоногі рачки*) або ж ховаються в ущелинах.

У риб проточних вод специфічною адаптацією до місцеіснування є кругла в поперечнику форма тіла, а у риб, що мешкають поблизу дна тіло плоске, як у придонних безхребетних тварин.

Пристосування до солоності води. Сольовий склад середовища також дуже важливий для водних організмів, оскільки солоність води впливає на її надходження до організму. Деякі види морських гідробіонтів не можуть жити в прісних водах, а прісноводні – в морях.

Природним водоймам властивий певний хімічний склад. Переважають карбонати, сульфати, хлориди. У прісних водоймах концентрація солей не перевищує показника 0,5 г/л, в морях – від 12 до 35 г/л.

У прісній воді (гіпотонічне середовище) добре виражені процеси осморегуляції. Гідробіонти змушені постійно видаляти проникаючу в них воду, вони **гомоїосмотичні** (наприклад, інфузорії кожні 2-3 хвилини «прокачують» через себе кількість води, що дорівнює їх вазі). У солоній воді (ізотонічне середовище) концентрація солей в тілі та тканинах гідробіонтів однакова з концентрацією солей, розчинених у воді — **пойкілоосмотичні** організми.

У мешканців солоних водойм осморегуляторні функції не розвинені, тому вони не можуть заселити прісні водойми. **Стеногалінні** види, які не можуть переносити значних змін солоності води, **евригалінні** — можуть жити як солоній так і в прісній воді (наприклад, прісноводний судак, щука, лящ, кефаль, приморський лосось).

Водні рослини здатні поглинати воду і поживні речовини з води всією поверхнею тіла, тому в них сильно розчленовані листя та слабо розвинені провідні тканини і коріння. Коріння слугують в основному для прикріплення до підводного субстрату.

Ставлення гідробіонтів до кислотності. У прісноводних водоймах кислотність води або концентрація водневих іонів (рН) варіює набагато сильніше, ніж у морських (від 3,7–4,7 (кислі) до 7,8 (лужні)), що визначає видовий склад рослин-гідробіонтів. У кислих водах боліт ростуть сфагнові мохи і живуть

раковини-корненіжки, але немає молюсків-беззубок, рідко зустрічаються інші види молюсків. Більшість прісноводних риб живуть в діапазоні рН від 5 до 9 та масово гинуть за межами цих значень. Кислотність морської води з глибиною стає меншою.

Прісноводні рослини і тварини екологічно більш пластичні (*евритермі, евригаленні*) порівняно з морськими, а мешканці прибережних зон – порівно з глибоководними. Є види, що володіють вузькою екологічною пластичністю по відношенню до одного з факторів (*наприклад, лотос – стенотермний вид, рачок артемія – стеногаленний*) та широкою відносно інших екологічних чинників. Пластичність гідробіонтів також залежить від їх віку і фази онтогенезу.

Наземно-повітряне середовище життя.

Наземно-повітряне середовище набагато складніше для життя, ніж водне за рахунок різноманітності абіотичних факторів (*освітленість, мала густина повітря, температура, вологість, газовий склад атмосфери та ін.*) та широкого діапазону їх коливання у різних географічних зонах й екологічних системах.

Першими організмами, які адаптувались до умов суходолу були, ймовірно, мешканці припливно-відпливних зон або водойм, що періодично пересихали.

Серед адаптацій організмів до наземно-повітряного середовища слід виділяти:

- формування зовнішнього кістяку (*наприклад, черепашка у молюсків, панцир у ракоподібних*) і скелету у тварин та поява різноманітних механічних органів й

тканин у рослин. Такі адаптації пов'язані з газоподібним середовищем, його низькою густиною, високим вмістом кисню і малою кількістю водяної пари;

- зміна системи дихання;
- специфічні пристосування для прикріплення і опори;
- максимальна маса та розміри наземних організмів;
- низька опірність щодо переміщення зумовлена низькою густиною повітря;
- здатність літати. До активного польоту за допомогою мускульних зусиль і планування у повітряних течіях пристосовані 75 % видів усіх наземних тварин, переважно комахи та птахи. У багатьох видів розвинена **анемохорія** – розселення з допомогою повітряних течій (наприклад, спори, насіння, плоди, цисти найпростіших, дрібних комах, павуків).

Аеропланктоном називають організми, які пасивно переносяться потоками повітря, а найважливішими адаптаціями для пасивного польоту є малі розміри тіла, збільшення їх площі за рахунок виростів, сильного розчленування, великої відносної поверхні крил тощо.

Для існування наземних організмів надзвичайно важливим є хімічний склад середовища життя. Газовий склад повітря у приземному шарі атмосфери досить однорідний щодо вмісту головних компонентів. Так, кисень, через постійно високий вміст у повітрі не є лімітуючим фактором. Вміст вуглекислого газу може змінюватися в окремих ділянках приземного шару атмосфери у досить значних межах, що пов'язано зі

змінами інтенсивності дихання живих організмів упродовж доби.

Адаптація до температури. Температура – це один з найважливіших факторів навколишнього середовища. Діапазон температур, які існують в природі дорівнює тисячі С°. Порівняно з ними межі, в яких може існувати життя є надто вузькими – від -200 до +100 °С. Основна маса живих організмів мають ще вужчу зону екологічної толерантності від -50 до +50 °С (*наприклад, найстійкіші риби і комахи витримують до +50 °С*). Слід зазначити, що найкритичнішими є верхні межі температурного фактора порівняно з нижніми. При нижніх межах температури окремі організми в стані спокою можуть існувати впродовж певного часу переходячи у стан анабіозу.

Температура повітря впливає на тварин, зокрема:

- на температуру тіла;
- інтенсивність теплопродукції;
- обмін речовин;
- визначає стан здоров'я тварини та її продуктивність.

Залежно від можливості регулювати температуру тіла або адаптуватися до її змін тварин поділяють на три екологічні групи.

I. Пойкілотермні (холоднокровні), температура тіла яких залежить від температури зовнішнього середовища і не регулюється організмом (*наприклад, всі мікроорганізми, гриби, рослини, безхребетні тварини, риби, земноводні, плазуни*). Адаптуватися такі організми можуть двома шляхами:

- **спеціалізація**, тобто жити лише в тих ділянках біосфери, де коливання температурного режиму відбувається в незначних межах. *Наприклад, коралові поліпи при температурі води +20–30 °C, рослини дощових тропічних лісів не переносять зниження температури нижче +5-8 °C;*

- **толерантність**, яка формується за рахунок розвитку стійких клітин і тканин для перенесення широкого діапазону коливань температури.

II Гетеротермні – це тварини, що частково здатні регулювати температуру тіла і змінювати її у конкретних умовах. *Наприклад, їжаки, летючі миші під час сну змінюють температуру свого тіла до температури повітря. Птахи: колібрі, стрижі, ластівки при охолодженні тіла впадають у стан близький до зимової сплячки – **анабіоз**, а при відігріванні знову оживають.* В такому стані організм припиняє боротьбу за підтримання високої температури тіла, знижуючи його лише на декілька градусів вище нуля. Така адаптація зберігає ресурси організму, різко знижується інтенсивність обміну речовин, що забезпечує економне витрачання накопичених резервів. *Півтора року у відкритому космосі в контейнері знаходилися спори бактерій, насіння рослин, лишайники та прості амінокислоти, після чого їх повернули на Землю. Виявилось, що деякі лишайники (симбіотичні асоціації грибів і мікроскопічних зелених водоростей) перенесли суворі умови досліджень в стані анабіозу, а потім, на Землі «воскресли» та продовжили нормальну життєдіяльність.*

Крім терміну анабіоз вчені користуються іншим терміном – **«криптобіоз»** (приховане життя). Наприклад, тихоходка (водяний ведмідь) може переносити температуру довкілля від -200 до $+148$ °C і відсутність кисню. Життєздатні екземпляри цього виду виявили при розмочуванні зразків моху зібраного К. Лінеєм, тобто 200 років тому.

III. Гомойотермні (ендотермні) – це домашні і дикі ссавці, птахи, людина, що мають порівняно постійну температуру тіла, яка не залежить від коливань температури навколишнього середовища. **Несправжня гомойотермія** характерна для організмів, які впродовж життя знаходяться в умовах постійних температур (наприклад, глибоководні риби).

Здатність регулювати температуру свого тіла тварини набули в процесі еволюції. Цей процес отримав назву **теплорегуляція** – це збереження постійного теплового балансу між теплопродукцією і тепловіддачею. В основі терморегуляції лежить комплекс пристосувальних реакцій та змін у організмі, які спрямовані на підтримання температури тіла на відносно постійному рівні, залежно від умов навколишнього середовища.

Для теплокровних тварин властива **хімічна терморегуляція** – рефлекторне збільшення теплопродукції у відповідь на зниження температури середовища, що характеризується посиленням окисних процесів, особливо у скелетних м'язах, посилюється обмін ліпідів, оскільки в них міститься основний запас хімічної енергії. Цей процес потребує витрат великої кількості енергії, яку необхідно поповнювати їжею. Новонароджені

тварини мають добре розвинену хімічну регуляцію тепла, яка забезпечується високим рівнем обміну речовин, споживання кисню у них у двічі більше ніж у дорослих тварин. Для мешканців тропіків хімічна терморегуляція мало характерна. *Наприклад, копитні, мурчаки, деякі види птахів здатні регулювати температуру власного тіла і утримувати її на постійному рівні відразу після народження.*

ПРАВИЛО ВАНТ-ГОФФА: в організмі за підвищення температури на 10°C хімічні реакції прискорюються у 2-3 рази.

Фізична терморегуляція екологічно більш вигідна, оскільки адаптація до холоду відбувається за рахунок збереження тепла в організмі, а не посилення її продукції. Для неї характерно рефлекторне звуження і розширення судин шкіри, зміна теплорегулюючих властивостей хутра та пір'я за рахунок зміни кута його нахилу. Механізм фізичної терморегуляції у хижаків, поросят і телят починає функціонувати з 6-10 дня, тому у перші дні життя гине близько 80 % захворілого молодняку, причому близько 28 % припадає на незаразні хвороби.

Адаптації тварин до температурного режиму проявляється:

- **поведінковою адаптацією** – це зміна пози, риття нір, спорудження гнізд, міграція. *Наприклад, пустинна саранча в прохолодні ранкові години підставляє сонцю широку бокову поверхню тіла, а в спекотні – вузьку спинну*

частину. До зими багато тварин шукають сховища, де зміна температур більш згладжена. Ящірки швидко перебігають гарячі поверхні на задніх лапах, зменшуючи тим самим площу контакту ґрунту з тілом.

- **морфологічною адаптацією.** Наприклад, довгі ноги у ящірки дозволяють тримати тіло високо над поверхнею розпеченого піску; підшкірний жировий прошарок убезпечує тюленів від замерзання у воді. Ссавці мають спеціалізовану буру жирову тканину, в якій уся хімічна енергія, що вивільняється, розсіюється у вигляді тепла, тобто іде на обігрів організму.

- **фізіологічною адаптацією:** зимівля, анабіоз
Наприклад, жаби на зиму занурюються у мул на дні водойми і цим рятуються від впливу низьких температур. У природних умовах замерзання організмів зустрічається вкрай рідко, оскільки при закалюванні в тканинах організму утворюються гліцериновмісні сполуки – кріопротектори, які значно знижують пороговий рівень замерзання цитоплазми клітин.

Екологічні групи рослин за адаптацією до дефіциту тепла:

- **теплолюбні** – це рослини тропічних лісів, деякі гриби, які сильно ушкоджуються за зниження температури від 0 до +8 °С;

- **холодостійкі** – здатні витримувати низькі температури, але гинуть за утворення льоду в тканинах (наприклад, рослини субтропіків та середземноморські ліси);

• **морозостійкі** – здатні до позаклітинного замерзання води і зневоднення. Через накопичення вуглеводів, амінокислот, білків, солей у клітинах рослин знижується температура їхнього замерзання, оскільки відбувається зв'язування води.

Екологічні групи рослин за адаптацією до високих температур:

• **нежаростійкі**, тканини яких ушкоджуються за температури +30-40 °С (наприклад, водні квіткові, еукаріотні водорості);

• **жаровитривалі** – це рослини степів, пустель, саван, які витримують нагрівання до 50-60 °С;

• **жаростійкі** – це термофільні бактерії та деякі види синьо-зелених водоростей, які переносять температуру до 80-90 °С;

• **пірофіти** – це рослини стійкі до пожеж, наприклад, дерева саван, які мають товсту кору просякнуту вогневитривалими речовинами.

Адаптації рослин до температури:

• **морфологічні адаптації:** хвойні рослини мають потовщеним кору, що захищає при пожежі; злаки у спеку згортають листки у трубочку, у кактусів замість листя – голки. Значна частина холодостійких рослин має темне забарвлення, що допомагає краще поглинати промені і нагріватися навіть під снігом; карликовість рослин.

• **біохімічні адаптації** регулюють активність ферментів, швидкість хімічних реакцій, обмін речовин.

• **фізіологічні адаптації** проявляються у вигляді транспірації, що дозволяє за високої температури

довкілля знижувати температуру організму на 4-10 °С; уповільнювати замерзання клітин, через підвищену концентрацію клітинного соку – антифризу (*наприклад, листопад*).

Вологість. Висока вологість повітря (холодного чи теплого) шкідлива для організму через порушення тепловіддачі та сприяння процесам гниття й розмноження мікроорганізмів.

Екологічні групи рослин відносно вологості:

- **гігрофіти** – це наземні рослини, які живуть у дуже вологих місцях в умовах підвищеної вологості, на берегах водойм, у болотах (*наприклад, калюжниця болотна, тростина звичайна*);

- **мезофіти** нетривалий час здатні витримувати значну посуху (*наприклад, більшість дерев і кущів помірного кліматичного поясу*);

- **ксерофіти** – це рослини сухих степів і пустель, які обмежують випаровування води та запасують її у час посухи, мають водозапасаючу паренхіму в різних органах (*наприклад, агава, алое*).

Екологічні групи тварин відносно вологості:

- **гігрофіли** – вологолюбні (*наприклад, кровосисні комарі*);

- **ксерофіли** – сухолюбні (*наприклад, жуки пустель, пустельна сарана*);

- **мезофіли** – проміжна група.

Адаптації до дефіциту води у тварин:

- **поведінкові.** Переміщення тварин в більш вологі місця, перехід до нічного способу життя, відвідування

водопою. Наприклад, пустельні мокриці (ракоподібні) риють вертикальні нори у глинистих пустелях Калахарі, ЮАР, Середньої Азії, а коли знижується рівень вологи, вони закривають своїм тілом вихід з нори, створюючи замкнутий простір з насиченими парами і так зберігають молодь від висихання;

- **морфологічні** пристосування до затримання води в організмі (наприклад, раковини наземних молюсків, ороговілі покриви рептилій);

- **фізіологічні** – це утворення метаболічної води. Частіше метаболічну воду ефективніше використовують комахи, через те, що їх трахейна система здійснює повітряний дренаж з малими втратами на випаровування. Деякі організми не вживають воду, а обходяться лише метаболічною водою. Наприклад, килимова міль взагалі не вживає воду, хоча відкладені нею яйця і личинки містять до 80 % води, амбарні та рисові довгоносики, тушканчики і американський кенгуровий щур (коло-коло) не потребують води як в природних умовах, так і в неволі.

Втрата води організмом призводить до загибелі тварин швидше ніж при голодуванні. Для людини втрата 10 % маси тіла смертельна. Без їжі вона може обходитися близько 3 тижнів, без води – 3 дні, без тепла – 3 год., без повітря – 3 хв.

Світло. Рослинний та тваринний світ на нашій планеті виник і розвивався під впливом сонячного світла. Без Сонця не може бути життя на Землі. Весь потік променевої енергії Сонця називають сонячною радіацією – це один із видів електромагнітного випромінювання

(ЕМВ). На практиці враховується лише оптична частина сонячного спектру, в межах якої знаходяться:

- *інфрачервоні промені (760–2800 нм), які проявляють тепловий вплив;*
- *ультрафіолетові промені (380–10 нм);*
- *видима частина спектра з довжиною хвилі 760–380 нм, яка складається з 7-ми кольорів і дозволяє бачити навколишні предмети, орієнтуватися у просторі та впливає на поведінку тварин. Наприклад, червоний колір викликає максимальну збудливість нервово-м'язового апарату; синій і бузковий – мінімальну; зелений та помаранчевий – не впливають на поведінку тварин.*

Для фотобіологічних процесів живі організми використовують вузьку смужку електромагнітного спектру від **300 до 900 нм**, яке вловлюють очі тварин.

Світло сприймають не тільки очі, але й фоточутливі елементи поверхні шкіри, нервових клітин та головного мозку. Вважають, що світло поглинається безпосередньо кров'ю, завдяки наявності в ній речовини гематопорфірину, який подібний до хлорофілу рослин. При дії на світлочутливі елементи сітківки ока та рецептори шкіри світлова енергія перетворюється в нервовий імпульс, який досягає кори головного мозку, звідки прямує до гіпоталамусу.

Екологічні групи рослин по відношенню до світла:

- *геліофіти (світлолюбні) – це рослини добре освітленої місцевості (наприклад, ранньовесняні рослини, багато культурних рослин, кактуси й інші сукуленти,*

багато представників тропічного походження, деякі субтропічні чагарники);

- **сціофіти (тіньолюбні)** – це рослини тінистих лісів, печер (наприклад, кислиця, костина, снить);

- **факультативні геліофіти** (тіньовитривалі) здатні до існування в місцях затемнення і яскравого світла (наприклад, модрина, береза, осика, вільха, дуб, в'яз, ялина, липа, граб, бук, ялиця).

Екологічне значення світла для рослин:

- утворення хлорофілу;
- впливає на газообмін;
- активує ряд ферментів;
- стимулює біосинтез білків і нуклеїнових кислот;
- сприяє процесам росту та розвитку рослин;
- визначає строки цвітіння й утворення плодів.

Світлові адаптації:

- листя світлолюбних рослин мілкі та товсті, з восковим нальотом, густою сіткою жилок, вираженою **фотометрією** – це орієнтація листка ребром до Сонця і зміна його положення залежно від висоти сонцестояння;

- у тіньолюбних рослин листя розміщені горизонтально, має місце виражена листова мозаїчність, листя крупне і тонке, містить менше хлорофілу порівняно з геліофітами.

Екологічні групи тварин по відношенню до світла:

- тварини, що ведуть денний спосіб життя (наприклад, більшість комах, ссавців);

- види, яким притаманний нічний спосіб життя (наприклад, гризуни, їжаки, борсуки та ін.);

- організми з адаптацією до сутінкового способу життя (наприклад, шиншила).

Екологічне значення світла для тварин:

- **зорова орієнтація у просторі.** Повнота зорового сприйняття залежить у тварин від ступеня еволюційного розвитку. Наприклад, павук може розрізняти предмети, що рухаються; гримучі змії бачать інфрачервону частину спектру; бджоли сприймають ультрафіолетове проміння, але не розрізняють червоний колір; собаки і коти, сови погано розрізняють кольори. Птахи для дальніх перельотів орієнтуються за Сонцем та Зірками, при вимушеному відхиленні від курсу здатні до **навігації** – це вроджена система інстинктів;

- **сприяє збільшенню вмісту гемоглобіну і кількості еритроцитів у крові;**

- **посилення активності окисних ферментів та газообміну;**

- **секреція статевих залоз,** тому в більшості видів тварин статева активність зростає при подовженні світлового дня. Нестача світла, особливо для репродуктивних і ростучих тварин, призводить до глибоких, часто незворотних змін у дозріванні та функціональному становленні статевих залоз. Дефіцит світла зумовлює зниження статевої активності, заплідненості й виникнення тимчасового безпліддя;

- **підвищення тонусу організму;**

- **синтез вітаміну Д (антирахітна дія);**

- **бактерицидна дія** пов'язана з впливом ультрафіолетової частини випромінювання спектру на

нуклеїнові сполуки мікробної клітини, знижуючи її життєздатність. Бактерицидний ефект світла проявляється відносно багатьох патогенних мікроорганізмів.

Ґрунт як середовище життя.

Властивості земної поверхні, які здійснюють екологічний вплив на її мешканців об'єднують під загальною назвою – **едафічні чинники середовища** (від грец. *edaphos* – ґрунт). За цілим рядом екологічних чинників ґрунт є проміжним середовищем між водним і наземно-повітряним.

Екосистемні функції ґрунту різноманітні:

Ґрунт може посилювати вплив окремих абіотичних факторів, видозмінювати їх дію або узагалі «гасити». Наприклад, чорноземи України здатні знижувати вплив атмосферної посухи за рахунок здатності гумусу до водоутримання. Нейтралізуюча роль ґрунту пов'язана з руйнуванням токсичних речовин. Роль ґрунту як консерванту полягає у здатності впродовж років і десятиліть зберігати життєдіяльність насіння.

Щільність (густина) ґрунту забезпечують порожнини між частинками, які зменшуються з глибиною. Оптимальною вважають 1 г/см^3 , а за щільності $1,4$ рослини погано ростуть та погіршуються умови для життєдіяльності риучих тварин.

Волога в ґрунті. Вміст води в ґрунті неоднаковий в різних ґрунтах і в різний час. Так, зв'язана (гігроскопічна) вода утримується поверхнею ґрунтових частинок в сухому ґрунті, капілярна – займає дрібні пори і може

переміщуватися по них в різних напрямках, гравітаційна – заповнює більш великі пустоти і повільно просочується вниз під впливом сили тяжіння, пароподібна – міститься у ґрунтовому повітрі.

Склад повітря. З глибиною в ґрунті різко зменшується вміст кисню і зростає концентрація CO_2 – це результат дихання ґрунтів, тобто всіх живих організмів, що знаходяться в його товщі. У зв'язку з присутністю органічних решток, що розкладаються може зростати концентрація токсичних газів (аміак, сірководень, метан). Зростання температури підвищує виділення вуглекислого газу, що є додатковим живленням для фотосинтезуючих рослин. При надмірному вмісті вологи та інтенсивному гнитті рослинних решток в окремих ділянках можуть виникати анаеробні умови. Для ґрунту характерна добова динаміка дихання. Максимальні показники виділення CO_2 реєструють вдень між 13-15 год.

Температура. Різкі коливання температури характерні лише для поверхневих шарів ґрунту, а на глибині 1-1,5 м вони майже не помітні.

Екологічні групи рослин по відношенню до кислотності ґрунту:

- **ацидофільні види**, які ростуть на кислих субстратах з рН менше 6,7 (наприклад, рослини сфагнових боліт, білоус, очерет);
- **нейтрофільні** – рН 6,7-7,0 (наприклад, більшість культурних рослин);
- **базофільні** – ростуть при рН більше 7,0 (наприклад, мордовник);

- **індиферентні** – можуть рости на ґрунтах з різним значенням рН (*наприклад, конвалія*).

У деяких культур корені вступають у співжиття з грибами – **мікориза**. Гриби збільшують зовнішню поверхню коренів і цим підвищують ефективність їх роботи при поглинанні води та мінеральних речовин. Співжиття рослин з бактеріями (*наприклад, бобові з бактеріями *Rizobium**) дозволяє зв'язувати газоподібний азот повітря і переводити його у форму доступну для вищих рослин.

Екологічні групи рослин по відношенню до валового складу ґрунту (вміст у ґрунті хімічних елементів, виражений у відсотках):

- **оліготрофні рослини**, які задовольняються малою кількістю елементів (*наприклад, сосна звичайна*);

- **евтрофні рослини** потребують великого їх вмісту (*наприклад, береза*);

- **мезотронним рослинам** достатньо помірного вмісту хімічних елементів (*наприклад, ялина звичайна*);

- **нітрофіли** віддають перевагу ґрунтам багатим азотом (*наприклад, кропива дводомна*);

- **петрофітні рослини**, ростуть на кам'янистих ґрунтах (*наприклад, чебрець*);

- **псамофіти рослини** заселяють сипучі піски (*наприклад, мешканці сипучих пісків*).

Екологічні групи тварин ґрунту (рис. 5.):

- **мікрофауна** – це дрібні ґрунтові тварини (*наприклад, найпростіші, амеби, інфузорії, джгутикові, нематоди*). Вони живуть у ґрунтових порах, заповнених

капілярною водою, а частину життя можуть знаходитись в адсорбованому стані в тонких прошарках плівкової вологи. Багато з них мешкають у водоймах, однак ґрунтові форми значно менших розмірів та здатні тривалий час знаходитися в стані цисти, очікуючи сприятливих умов;

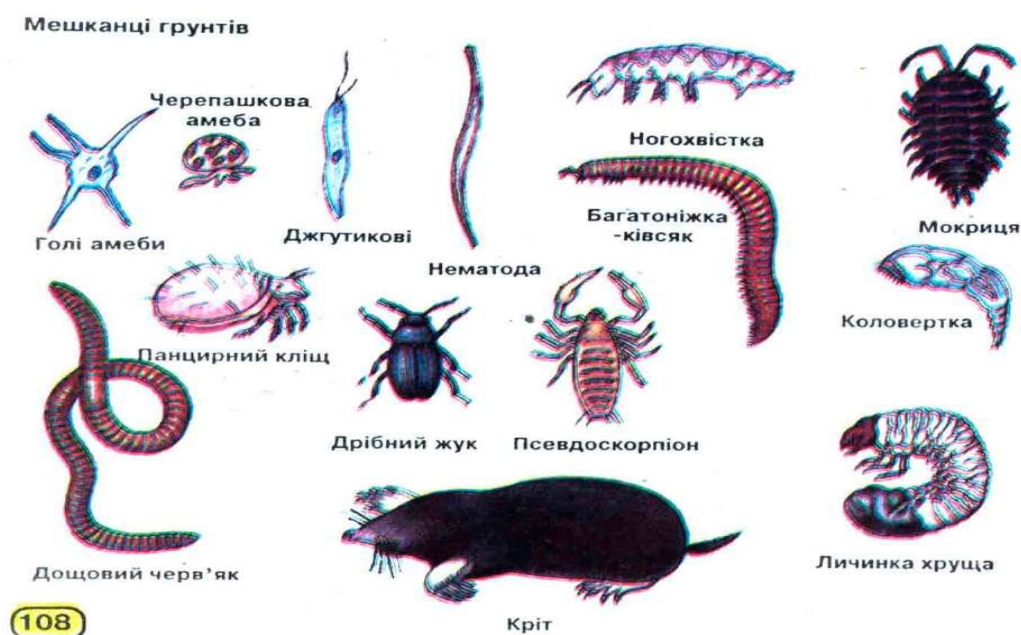


Рис. 5. Фауна ґрунту

• **мезофауна** – це сукупність більш крупних тварин (до 2-3 мм), що дихають повітрям (наприклад, кліщі, дрібні види комах). Для них ґрунт є системою дрібних печер. Вони не мають спеціальних утворів для риття, але здатні повзати. Насичене водяними парами ґрунтове повітря дозволяє представникам мезофауни дихати через поверхню шкіри, а окремі види мають трахею. Такі тварини чутливі до висихання і спасаються від нього міграцією в глибину ґрунту (на глибині зменшується діаметр пор та проникнення туди можливе для тварин малих розмірів). Більш великих розмірів організми мають

захисні лусочки на тілі, панцирі, які дозволяють переносити тимчасове зниження вологості ґрунтового повітря. Періоди затоплення ґрунту організми перечікують у пухирцях повітря. Повітря затримується навколо тіла тварини завдяки покривам (волоски, лусочки), які не намокають, а дихають киснем, який дифундує через повітряний прошарок із довкілля.

Представники **мікро- і мезофауни** здатні переносити зимове промерзання ґрунту, але не можуть переміщуватись із шарів, що піддаються негативному температурному впливу.

- **макрофауна** – це тварини з розмірами тіла від 2 до 20 мм (наприклад, личинки комах, багатоніжки, дощові черв'яки та ін.). Для них ґрунт – це середовище, яке створює механічний опір при їх переміщенні. Вони риють нори або розсовують ґрунтові частинки (наприклад, дощові черви, личинки комарів). У багатьох видів розвинута здатність до екологічно більш вигідного типу переміщення у ґрунті – це риття з закупорюванням за собою ходу. Вони розгрібають ґрунтові частинки, а на задньому кінці тіла є зубці, гачки для фіксації пробки. В умовах зачиненого простору і насиченості повітря випарами власного тіла газообмін може здійснюватись через покриви тіла або за допомогою спеціалізованих органів дихання. Риючі тварини можуть мігрувати із ділянок, де виникають несприятливі умови, в засуху, а взимку концентруються в глибоких шарах.

- **мегафауна** – це великі ссавці (наприклад, сліпні, кроти). Вони мають анатомічні адаптації (недорозвинені

очі, кротку густу шерсть, розвинуті передні кінцівки з міцними кігтями).

• **мешканці нір** (наприклад, бабаки, тушканчики, борсуки). Вони шукають їжу на поверхні, але зимують, відпочивають, спасаються від небезпеки, розмножуються в ґрунті. Для цього в них є ряд адаптативних пристосувань: довгі кігті, вузька голова, розвинута мускулатура, невеликі вушні раковини.

Голі землерийки не мають шерсті, грубувата рожева шкіра покрита складками, очі малі, вух немає, із ротового отвору стирчать різці. Тривалість життя голої землерийки досягає 29 років, що перевищує таку в білок, бобрів і щурів. Вони живуть в сухих саванах і напівпустинях Кенії, Ефіопії та Сомалі, глибоко під землею в колоніях від тридцяти до трьох сотень особин. Сліпці створюють справжні підземні лабіринти довжиною до п'яти кілометрів. Кожна колонія має королеву-матку. В общині цих дивовижних гризунів панує кастова система: молоді особини виступають в ролі робочих, старші — слідкують за дитинчатами і постачають їжу, а найбільш зрілі особини займаються захистом колонії або заплідненням королеви. Сліпці використовують для риття тунелів довгі передні різці. Пити воду землекопам необов'язково, всю необхідну вологу вони отримують коренів, якими харчуються. Землерийки мають надзвичайну стійкість до кислот, отрути, вуглекислого газу, високих температур та радіації.

Організмове середовище життя.

Організмове середовище життя було освоєно відразу ж після водного, а виникнення паразитизму є майже одночасним з появою вільноіснуючих організмів. Його виникнення і розвиток нерозривно пов'язані з основними етапами еволюції живого та є трохи «молодшим» за життя на суші. Це було зумовлено прагненням природи до максимальної економності колообігу речовини та енергії у біосфері. «Стратегія» еволюції паразитичних організмів полягала в захопленні всіх життєвих середовищ (водного, наземно-повітряного, едафічного) при збереженні можливості їх зміни за найбільш вигідною для паразитів схемою в онтогенезі конкретних видів. Водночас, паразитизм поширений у тварин і рослин з різним типом організації та різними еволюційними строками виникнення.

Упродовж тривалого періоду часу екологи заперечували приналежність паразитизму до симбіотичних відносин та оцінювали це явище як особливу форму існування тварин і рослин. Основним диференціальним критерієм явищ симбіозу та паразитизму було неоднакове відношення паразитичних організмів до навколишнього середовища. Тобто, у паразитів двояке середовище існування: середовище I-го порядку (*гостальний біотоп*) та середовище II-го порядку (*біоценотичний біотоп*).

Оскільки біологічні системи є відкритими системами, вони підлягають заселенню і відчують на собі «тиск життя» тих, хто володіє вищим репродуктивним потенціалом. Розвиток паразитизму як біологічного

явища супроводжується постійним збільшенням числа видів та виступає як один з чинників формування біологічного розмаїття органічного світу і ускладнення структурно-функціональної організації живого.

В природних екосистемах паразитизм є обов'язковим структурним елементом біоценозів.

Вплив паразитів на стан екосистеми проявляється не трофічно, а патогенним впливом на популяцію хазяїв. Патогенність паразитів є системним фактором і обумовлена присутністю паразитів, як чужорідних організмів в середовищі хазяїна.

Універсальною властивістю паразитизму є суміщення фізичного простору тіла паразита з тілом хазяїна. Взаємодія між паразитом і хазяїном відбувається на таких рівнях:

- **організмий рівень** (особина паразита в особині хазяїна), що супроводжується різкими і незворотними змінами гомеостазу, тобто хворобою;

- **популяційний рівень** (група особин паразита в особині хазяїна або хазяїв) відіграє роль регуляторів чисельності популяції хазяїв;

- **біоценотичний (екосистемний) рівень** представляє собою популяцію паразита в популяції хазяїна та відіграє роль стабілізатора екосистеми.

Паразитів поділяють на:

- **облігатні паразити**, які ведуть виключно паразитичний спосіб життя і поза організмом хазяїна гинуть (*наприклад, віруси, трихілелла*);

- **факультативні паразити** ведуть паразитичний спосіб життя, але в разі необхідності можуть жити поза організмом хазяїна. У довкіллі існують пропативні стадії паразитів (*наприклад, яйця, личинки, ооцисти*) (Додаток, рис. 5).

Роль паразитів в біоценозі:

1) у трофічних ланцюгах паразити є

- **консументами** (споживачами речовин і енергії)
- **продуцентами** (виділяють в біоценоз яєць і личинок, які є їжею для інших організмів);

2) адаптовані до існування в різних трофічних ланцюгах;

3) об'єднують генетично різні біологічні об'єкти в єдину систему і біоенергетичний потік;

4) збільшують різноманіття та складність органічного світу: паразити використовують більшість представників рослинного і тваринного світу в якості простору для паразитарної експансії;

5) регулятор чисельності природних популяцій;

6) передача генетичної інформації шляхом стадій розселення (*яйця, личинки*).

Адаптація паразитів до середовища існування проявляється у коадаптації паразитів та хазяїв, синхронізації біоритмів, виробленні в паразита захисту від перетравлення в організмі хазяїна, високою плодючістю, редукцією зору та травної системи. В свою чергу хазяї адаптуються до паразитів шляхом ускладнення імунної відповіді.

Запитання для самоперевірки:

1. Назвіть екологічні зони Світового океану та охарактеризуйте адаптації до них гідробіонтів.
2. Вкажіть основні адаптації гідробіонтів до світла та поясніть екологічне значення біолюмінесценції.
3. Які адаптації характерні для організмів наземно-повітряного середовища життя?
4. Наведіть приклади адаптації до дефіциту води у тварин і рослин.
5. Назвіть екологічні групи рослин і тварин відносно впливу температури.
6. Що розуміють під едафічними чинниками та як до них пристосовані мешканці ґрунту?
7. Які екологічні чинники ґрунту є основними для екологічної класифікації рослин?
8. Поясніть чому паразитизм виступає як один з чинників формування біологічного розмаїття органічного світу?
9. Чи є паразити обов'язковими компонентами біоценозу?
10. На яких рівнях відбувається взаємодія між паразитом і хазяїном?
11. Чому паразитизм упродовж тривалого часу не вважався екологічним явищем?

ТЕМА 1.6. ЕКОЛОГІЧНА РОЛЬ ЧИННИКІВ ХАРЧУВАННЯ

Ключові поняття та терміни: типи харчування, активне і пасивне харчування, харчовий режим, харчова спеціалізація, поліфаги, олігофаги, монофаги, трофічний рівень, продуценти, консументи, редуценти, ланцюг живлення, пасовищний та детритний ланцюги живлення, харчова сітка, правило 10 %

Їжа є одним із найважливіших екологічних чинників. Європейські вчені, зробивши розрахунки, прийшли до наступного висновку: зайва вага людства може несприятливо впливати на навколишнє середовище. На сьогодні загальна вага всіх людей Землі складає 287 млн. тон, з них 15 млн. тон – зайві. Чим більша маса живого організму, тим більше споживання калорій, більше їжі потрібно, а для її вирощування і переробки необхідно використання енергоносіїв. Ймовірно, найближчим часом зайва вага буде розглядатися експертами на рівні екологічної проблеми промислових викидів в атмосферу або нестримного споживання природних ресурсів.

Харчування рослин і тварин.

У зелених рослин єдиним джерелом енергії є сонячне випромінювання, а основний спосіб харчування – фотосинтез, в процесі якого під впливом сонячної енергії відбувається відновлення вуглекислого газу до вуглеводів. Енергія випромінювання може бути **відображена** (в такому випадку вона втрачається),

пропущена (окремі спектральні складові втрачаються) та **поглинута** (зв'язана при фотосинтезі). Енергія випромінювання, яка приймає участь у фотосинтезі, свій земний шлях проходить лише раз, на відміну від атомів азоту або карбону, молекул води, які неодноразово проходять через незлічені покоління живих організмів.

В процесі фотосинтезу приймають участь:

- фотохімічні реакції;
- ферментативні реакції;
- процес дифузії.

Кожний з цих процесів знаходиться під впливом внутрішніх і зовнішніх чинників та може обмежувати продуктивність фотосинтезу в цілому.

Концентрація вуглекислого газу в атмосфері підтримується на однаковому рівні – 0,03 % і суттєво не впливає на фотосинтез, на відміну від води та сонячної енергії, вміст яких варіює залежно від географічного розташування і є лімітуючим чинником.

Біоелементи – це мінеральні ресурси, необхідні для росту рослин:

1) азот лімітує приріст біологічної маси.

2) основні елементи мінерального харчування потрібні у великих кількостях: фосфор, сірка, калій, кальцій, магній;

3) мікроелементи: ферум, марганець, цинк, мідь, молібден, бор, хлор;

4) вибіркові елементи: кобальт необхідний для життєдіяльності бобових, алюміній – для папоротеподібних, кремній – для діатомових водоростей.

Харчування тварин більш різноманітне ніж у рослин. Для дрібних тварин характерна висока інтенсивність обміну речовин і більша потреба в енергії на одиницю маси тіла. Аналогічно, гомойотермні тварини, у яких працюють механізми терморегуляції, потребують їжі більше ніж пойкилотермні.

З їжею тварини отримують:

- енергію, необхідну для життєдіяльності;
- поживні речовини для побудови тканин тіла.

Особливість впливу їжі, як екологічного чинника для тварин, полягає у тому, що екологічний сенс виникає лише при її недостатності та є важливим лімітуючим чинником. Їжа, як екологічний чинник обумовлює:

- **плодючість та швидкість розвитку тварин.** Наприклад, у постільного кліща кількість відкладених яєць залежить від кількості випитої крові, а у колорадського жука – від числа з'їдених листків;

- **географічне поширення тварин.** Наприклад, метелик – грушева плодожерка зустрічається лише там, де росте дика груша, а яблунева плодожерка – де культивують яблуні;

- **стаційне поширення тварин** в ділянках ареалу лише з певними екологічними умовами. Наприклад, багато рослиноїдних комах зустрічаються лише на своїх кормових рослинах;

- **добові, сезонні та інші регулярні міграції тварин** у більшості випадків пов'язані з їх потребою у харчах. Наприклад, летючі миші проводять день у печерах, а ночі – у пошуках комах переміщуються на десятки кілометрів;

деякі види оленів вночі випасаються на лугах, а вдень знаходять захист від ворогів і відпочинок у лісі.

Типи харчування.

Розрізняють два типи харчування організмів:

1) пасивне харчування характерне для сидячих водних тварин, які відфільтровують із води зважені харчові частинки (*наприклад, губки, двостулкові молюски*) та організми, здатні всмоктувати поживні речовини поверхнею тіла (*наприклад, найпростіші, паразити*);

2) активне харчування властиве організмам, які за добування їжі «платять» витратами часу і енергії. Тварина може існувати лише в тому випадку, коли енергія, що надходить з їжею перевищує витрати на пошук харчів та на інші форми активності, в тому числі розмноження.

Види з активним типом харчування поділяють на дві категорії «збирачі» та «мисливці»:

- **«збирачі»** використовують їжу, що є в достатку (*наприклад, травоїдні, планктонні гідробіонти, кити, дятли, кроти, комахоїдні птахи*). Серед «збирачів» виділяють наступні форми харчування:

- ❖ **пасовищна форма харчування** знищується лише частина кормів певної місцевості і популяція поступово переміщується на нові ділянки (*наприклад, зубри, бізони, антилопи*);

- ❖ **форма харчування «виїдання»**, коли корм знищується весь або майже весь, після чого тварини мігрують у інші місця (*наприклад, північні олені, лемінги*).

- **«мисливці»** – це види спеціалізовані на добуванні визначеного типу їжі (*наприклад, хижаци або фітофаги*,

що харчуються лише плодами). Для них характерна складна територіальна поведінка. Наявність та масовість гризунів не завжди поєднується з їх доступністю для сов, чому перешкоджають щільний і глибокий сніговий покрив, стовбури та гілки дерев, високий і щільний травостій, звукові чинники – шум від вітру, дощу та ін.

Для «мисливців» характерні три форми харчування:

❖ **форма харчування «засідники»** вичікують здобич і нападають на неї зненацька (наприклад, богомоли, щука, кішки);

❖ **«шукачі»** значний період часу вишуковують здобич, але схоплюють та поїдають її доволі швидко, витрачаючи мало енергії (наприклад, дятел та інші комахоїдні птахи);

❖ **«переслідувачі»** витрачають мало часу на пошук здобичі але багато енергії на її переслідування і схоплення (наприклад, сокіл, більшість великих хижаків).

Харчові режими і харчова спеціалізація.

Харчовий режим – це природа харчового матеріалу, що є джерелом енергії для того чи іншого виду тварин.

Типи харчових режимів:

1) зоофагія – це використання в їжу тварин організмів та продуктів їхньої життєдіяльності:

- **біофаги** – харчуються живими тканинами;
- **некрофаги** – харчуються трупами хребетних тварин;
- **копрофаги** – харчуються екскрементами хребетних тварин.

2) фітофагія – це використання в їжу рослинних організмів та їхніх похідних (плоди, насіння, пилок). Їхня харчова спеціалізація базується на здатності реагувати на певні хімічні компоненти рослин (*наприклад, репеленти – відштовхують (відлякують), аттрактанти – приваблюють*).

- **ксілофагія** – харчування деревиною.

3) детритофагія – це харчування рослинами, які розкладаються та продуктами їх розкладу. Детритофаги приймають активну участь у розкладанні лісової підстилки, обміні речовин між ґрунтом і рослинністю.

Харчова спеціалізація – це різноманітність харчових матеріалів (від широкого до обмеженого), що використовує даний вид.

1. Види-гетеротрофи розділяють на три екологічні групи залежно від обмеженості доступу до їжі:

- **поліфаги** – це організми, які використовують в якості їжі різноманітні групи тварин і рослин (*наприклад, таргани, бурі ведмеді, деякі паразити*). Лімітуючим чинником для них є **якість їжі**. Так, самиця шотландської куріпки в період розмноження віддає перевагу у харчуванні вереску, який багатий на такі елементи: кальцій, фосфор, азот;

- **олігофаги**. Спектр харчових об'єктів таких організмів обмежений порівняно вузькими рамками, лише певними родами чи родинками організмів. Харчова спеціалізація виявляється у більшості паразитичних тварин. Адаптація кожного виду паразиту до свого хазяїна проявляється в морфологічних змінах, розвитку

фізіологічних реакцій, що пригнічують імунітет хазяїна, а також у синхронізації циклів розвитку паразита і хазяїна;

• **монофаги.** Об'єкти їхнього харчування належать до одного виду або декількох близьких видів одного роду рослин або тварин. Лімітуючим чинником для організмів цієї групи є **кількість їжі**. Наприклад, в Австралії в період активного розвитку сільського господарства місцеві жуки-гноєвики, здатні харчуватися лише екскрементами сумчастих, виявилися нездатними до переробки гною дрібної і великої рогатої худоби. Екскременти накопичувалися у великій кількості, утруднюючи ріс трави та знижуючи продуктивність пасовищ. Для вирішення проблеми довелося з Африки завести декілька видів жуків-гноєвиків, які успішно переробляли екскременти корів і удобрювали ґрунт продуктами переробки.

У процесі еволюції у кожного виду організмів формується оптимальна стратегія добування їжі, що дозволяє визначити швидкість та характер їхнього пересування, способи пошуку їжі, харчовий раціон, межі кормової ділянки тощо.

2. Харчова спеціалізація зоофагів визначається способом ловлі здобичі та місцем полювання. Наприклад, богомол не може харчуватися нерухомими тваринами, бо він їх не бачить, а реагує лише на об'єкти, що рухаються.

3. Харчова спеціалізація фітофагів обумовлена здатністю тварин реагувати на певні хімічні компоненти рослин: репеленти та атрактанти. Наприклад, гусінь й метелики-білянки спеціалізуються на харчуванні рослинами родини хрестоцвіті, що пов'язують з привабливим впливом атрактантів — глюкозидів

гірчичного масла. Якщо атрактанти переважають над репелентами, то мова йде про поліфагію, оскільки багато рослин є привабливими для тварин. Монофагія зумовлена атрактантами, які виділяють рослини одного або декількох близькоспоріднених видів.

4. Харчова спеціалізація детритофагів.

Детритофагія властива більшості мешканцям ґрунту, які здійснюють ґрунтоутворюючу роботу. Мешканці ґрунту спеціалізуються на харчуванні бактеріями і грибами. Детритофаги прісноводних водойм поділяють на групи:

- ❖ **подрібнювачі**, які подрібнюють великі частинки на дрібні фрагменти (*наприклад, бокоплави, дрібні рачки*);
- ❖ **збирачі** – збирають частинки органічної речовини, які осідають на дні;
- ❖ **збирачі-фільтратори** відціджують зважені частинки в потоці води;
- ❖ **зішкребачі** – зішкребають з каміння і поїдають органічні нарости-водорості.

Всі організми за функціями, які вони виконують в екологічних системах поділяють на:

- **продуценти** – це автотрофні організми, які продукують органічні речовини із неорганічних сполук, використовуючи фото- або хемосинтез (*наприклад, рослини, автотрофні бактерії*);

- **консументи** – це гетеротрофні організми, що одержують енергію за рахунок харчування автотрофами чи іншими консументами (*наприклад, гетеротрофні рослини, мікроорганізми, тварини*):

- ❖ **консументами I порядку** є рослиноїдні тварини, паразити продуцентів, які регулюють чисельність

продуцентів. Вони споживають не більше 5-10 % рослинної маси;

❖ **консументами II порядку** є первинні хижаки, що харчуються рослиноїдними тваринами, паразити первинних консументів, зоофаги, некрофаги;

❖ **консументами III порядку** є вторинні хижаки, що харчуються м'ясоїдними тваринами, паразити вторинних консументів.

• **редуценти** – це гетеротрофні організми (деструктори), що розкладають органічну речовину продуцентів і консументів до простих сполук – води, вуглекислого газу, мінеральних солей, замикаючи таким чином колообіг речовин у біосфері. Сапрофітні бактерії та гриби, які закінчують колообіг речовин утворенням CO_2 , NH_4 , H_2S , CH_4 , H_2 та іонів, таких як PO_4 , Cl^- , Na^+ , K^+ , Ca^{2+} та ін.

Слід враховувати, що продуценти і консументи частково виконують роль редуцентів, виділяючи у довкілля мінеральні речовини – продукти їхнього метаболізму. В екосистемах утворених мікроорганізмами консументи відсутні.

В екосистемі харчові й енергетичні зв'язки йдуть у напрямі продуценти → консументи → редуценти, утворюючи **ланцюг живлення**.

Кожна з ланок ланцюга живлення може використати лише **5-15 % енергії харчів для побудови речовини свого тіла**. Внаслідок неминучої втрати енергії кількість утворюваної органічної речовини в кожній наступній ланці зменшується. Таким чином, кожен ланцюг живлення містить, як правило, **не більше 4-5 ланок**, тому що внаслідок втрати енергії загальна біомаса кожної

наступної ланки приблизно в 10 разів менша за попередню. Якщо в раціоні людини багато м'яса, то менше людей можна прогодувати.

ПРАВИЛО 10 % (Ліндемман Р., 1942): на кожному з етапів передачі енергії від одних організмів до інших, більша її частина розсіюється у вигляді тепла і лише незначна частка (10–20 %) запасується у вигляді енергії хімічних зв'язків синтезованих органічних сполук.

Кожна ланка ланцюга живлення називається **трофічним рівнем**.

Зворотній ефект накопичення в організмах мають токсичні й радіаційні речовини, частка яких зростає на кожному наступному трофічному рівні харчового ланцюга. Явище біотичного накопичення реєстрували в усіх екосистемах. Наочними прикладами є використання ДДТ, пестицидів та інших речовин, які наносять найбільше шкоди хижакам – консументам і редуцентам останніх порядків в харчовому ланцюгу.

Типи ланцюгів живлення:

1) ланцюг «виїдання» або пасовищний ланцюг живлення починається з фотосинтезуючих організмів і характерний для водних екосистем, харчових ланцюгів, в яких задіяні хижаки та паразити;

2) ланцюг «розкладання» або детритний ланцюг живлення починається з відмерлих залишків рослин (детриту) і характерний для екосистем суходолу. Океани,

ліси та більшість природних екосистем функціонують як детритні ланцюги живлення.

В усіх екосистемах пасовищний і детритний ланцюги живлення взаємопов'язані та швидко можуть переключати потоки енергії. Так, не вся їжа, якою харчуються травоядні засвоюється, її частина – неперетравлені рештки їжі переходять в детритний ланцюг живлення. У спільнотах ланцюги живлення складно переплетені та утворюють **харчові сітки**. Це пов'язано з тим, що кожен продуцент має не одного, а декількох консументів. У свою чергу консументи, серед яких переважають поліфаги використовують декілька джерел живлення.

Запитання для самоперевірки:

1. *Значення їжі як екологічного чинника.*
2. *Наведіть приклади форм харчування активного типу.*
3. *Які існують екологічні групи видів-гетеротрофів залежно від доступності їжі ?*
4. *Як класифікують організми в екологічних системах залежно від функції, яку вони виконують?*
5. *Як між собою взаємодіють пасовищний та детритний ланцюги живлення?*
6. *Чому зростання кількості населення на планеті розглядають як екологічну проблему?*
7. *Які причини виникнення харчової спеціалізації видів?*
8. *Який тип харчового режиму притаманний видам: ведмідь бурий, сом річковий, бджола медоносна?*

ТЕМА 1.7. БІОТИЧНІ ЧИННИКИ

Ключові поняття та терміни: гомотипові та гетеротипові реакції, коакції, синхронія, синойкія, синтрофія, ефект групи, ефект маси, агрегація, ізоляція, принцип Оллі, правило Червоної королеви, міжвидова та внутрішньовидова конкуренція, «золоте» правило конкуренції, принцип Гаузе, нейтралізм, мутуалізм, симбіоз, коменсалізм, аменсалізм, алелопатія, прокооперація, паразитизм, хижацтво, біотичний потенціал, коадаптація, коеволюція.

В природних умовах більшість рослин і тварин представляють собою комплекси різного ступеня складності, тобто різні форми взаємовідносин між особинами та популяціями.

Біотичні чинники середовища (коакції) – це сукупність впливів життєдіяльності одних організмів на життєдіяльність інших.

Спеціалісти різних областей біології розробили різні класифікації типів біотичних взаємовідносин, хоча між ними не існує чітких границь. Однією з них є класифікація за такими ознаками:

- взаємовідносини видів у часі – **синхронія** (наприклад, сутінкова активність мишоподібних гризунів і сови);
- взаємовідносини організмів в угрупованнях без передавання речовин і енергії – **синойкія** (наприклад, ліани і рослини-опори);

- трофічні взаємовідносини – **синтрофія**;
- поділ на корисні (наприклад, мутуалізм), шкідливі (наприклад, міжвидова конкуренція) та нейтральні (наприклад, нейтралізм) відносини між видами.

З екологічної точки зору в основу класифікації біологічних взаємовідносин покладено джерело їжі у організмів, які співіснують.

Біотичні чинники (за Клеменсом Ф. та Шелфордом В., 1939) розділяють на два типи коакцій: гомотипові та гетеротипові.

Гомотипові реакції.

ГОМОТИПОВІ РЕАКЦІЇ – це взаємодія між особинами одного виду, яка проявляється у ефекті маси, ефекті групи і внутрішньовидовій конкуренції

1. Ефект групи – це вплив числа індивідумів у групі особин на поведінку, фізіологію, розвиток, розмноження, що забезпечується сприйняттям присутності особин свого виду через органи відчуття (наприклад: баклани можуть існувати у колоніях не менше 10 тис осіб; стадо слонів – 25 особин, північного оленя – 300 голів). При сумісному житті особин одного виду за низької чи високої чисельності групи проявляються **позитивні ефекти**. Наприклад, згряя вовків може полювати на здобич великих розмірів; бізони у стаді краще бороняться від хижаків, у комах – тарганів або сарани у групі відмічають

інтенсивніший метаболізм, швидкість росту і прискорення статевої зрілості. Риби в зграї можуть виживати при внесенні у воду летальної для даного виду дози отрути, на відміну від поодиноких особин.

Негативні ефекти виникають, переважно, за надмірної щільності групи. Наприклад, ріст пуголовків у групі сповільнюється; знижується плодючість домових мишей; у жуків мучного хрущака збільшується частка незапліднених яєць.

Наглядно ефект групи проявляється у сарани. Так, особини, які живуть в групі досягають стадної фази – греганії, що має контрастні чорні плями на помаранчевому фоні, а у особин, які ведуть уособлене існування (ізолювано від стада) формується фаза солітарії із морфологічним проявом зеленого окрасу тіла. Раніше вважали, що це два різних види, поки не було встановлено вплив ефекту групи на морфологію виду.

2. Ефект маси проявляється в середовищі існування виду за збільшення чисельності особин і щільності їх популяції та не пов'язаний зі сприйняттям організмами особин того ж виду. Переважно ефект маси негативно відображається на плодючості, швидкості росту й тривалості життя особин у групі. Прикладом ефекту маси є розвиток популяції мучного хрущака в муці. Постійне накопичення екскрементів, шкурок від линьок призводить до погіршення якості середовища існування та, як наслідок, зумовлює зниження плодючості і підвищення смертності в популяції.

В природних умовах ефект групи та маси проявляються одночасно.

Агрегація – це скупчення особин одного виду. Ступінь агрегації залежить від умов місцеіснування, впливу кліматичних, геологічних, едафічних та інших чинників, але передусім, від біологічних особливостей виду.

ПРИНЦИП АГРЕГАЦІЇ ОСОБИН (принцип Оллі): для кожного виду існує оптимальний розмір групи і оптимальна щільність популяції. Перенаселення та відсутність агрегації можуть мати несприятливий вплив і є лімітуючим чинником природної агрегації.

Ізоляцією називають явище протилежне агрегації, яке виникає внаслідок конкуренції між особинами за ресурси середовища і забезпечує формування прямого антагонізму між ними. У вищих тварин ізоляція є результатом механізму поведінки (*наприклад, захист території, агресія*), а у нижчих тварин і рослин має хімічну природу (*наприклад, виділення фітонцидів*).

3. Внутрішньовидова конкуренція – це взаємовідносини, за яких організми одного виду конкурують між собою за одні й ті ж ресурси довкілля при недостатності останніх (*наприклад, харчові ресурси, статевого партнера, сховище, світло та ін.*). Вплив внутрішньовидової конкуренції на природні екосистеми надзвичайно великий і полягає у підтриманні оптимальної чисельності популяції за рахунок природного добору. *Наприклад, дуб, якщо він росте на*

відкритій місцевості (поле, луг) має крону розлогу, шароподібну, оскільки всі листя та гілки отримують достатньо світла, а у лісових дерев – нижні гілки відмирають і відпадають. У тварин внутрішньовидова конкуренція призводить до виникнення ієрархії. Наприклад, у популяції щурів виділяють «золотий генофонд» популяції, особини-демонстратори, які їдять нову їжу малими порціями, особини-спостерігачі, особини-солдати та ін.

Потреби популяції зростають і конкуренція загострюється по мірі росту особин та агрегації, що супроводжується зростанням ризику загибелі особин.

У деяких видів тварин дорослі особини харчуються власним приплодом – канібалізм. Наприклад, 80 % їжі великих риб в озерах Західного Сибіру складає молодь того ж виду; хижі звірі та птахи особливо в «гоłodні» роки знищують слабих особин того ж виду.

Гетеротипові реакції.

<p>ГЕТЕРОТИПОВІ РЕАКЦІЇ – це взаємодія між особинами різних видів, яка може носити позитивний, негативний та нейтральний характер</p>
--

Нейтралізм – це співжиття двох видів на одній території, що не мають позитивних чи негативних наслідків (наприклад, лосі та білки). В природі такий вид взаємовідносин зустрічається вкрай рідко, оскільки у

більшості випадків між особинами різних видів існують опосередковані впливи.

Симбіоз – це сумісне проживання двох філогенетично не пов'язаних між собою організмів, при цьому жодна із сторін не може існувати без іншої, а популяції, які взаємодіють називають **симбіонтами** (наприклад, рослини в симбіозі з азотфіксуючими бактеріями, лишайник є симбіозом водорості та гриба).

Мутуалізм – це форма симбіотичних відносин, за якої два різних організми покладають один на одного регуляцію своїх взаємовідносин з навколишнім середовищем. При цьому обоє отримують взаємну вигоду від партнерства та не можуть існувати один без одного. Наприклад, рифоутворюючі корали: близько 30 % продуктів фотосинтезу вироблених хлорелами (одноклітинними водоростями) використовує губка, в той час як поліп захищає її від несприятливого впливу навколишнього середовища. Мікориза – азот фіксуючі бульбочки у деревних рослин. Рослиноїдні копитні тварини та целюлозоруйнуючі бактерії. Терміти харчуються деревиною за відсутності ферментів, які розщеплюють целюлозу за рахунок джгутикових, що живуть в їхньому шлунково-кишковому тракті. Взаємини в такому випадку нагадують бартер: один із видів представляє іншому матеріал або «послугу», отримуючи «що-небудь» натомість. При цьому метаболічна взаємодія між партнерами відсутня.

Американськими вченими, які досліджували екологію долини пустельної місцевості встановлено, що головний корінь рослини поглинає воду з глибоких шарів субстрату,

а бокові корінці постачають її бактеріям для переведення азоту в сполуки придатні для засвоєння полином.

Прокооперація – це форма симбіотичних відносин, коли взаємодія партнерів взаємовигідна, але носить тимчасовий характер та не обов'язкова для їхнього існування. *Наприклад, актинія (тип Кишковопорожнинні, клас Коралові) поселяється на поверхні панциру ракоподібних, маскуючи їх та захищаючи своїми кропивними клітинами, а сама живиться залишками їжі рачків та переміщуються за їх допомоги. Риби-чистильщики, які живляться паразитами на поверхні тіла гідробіонта – мурени.*

Коменсалізм – це форма співіснування між організмами, за якої одна популяція отримує вигоду від взаємовідносин, а для іншої – взаємодія є нейтральною. Коменсальні відносини базуються на використанні простору, їжі, субстрату, морфологічних особливостей партнерів тощо.

Різновидами коменсалізму є:

- **квартирантство (синойкія)**, в основі якого лежить використання сховища, будівель або тіл інших видів. *Наприклад, тропічні рибки, які ховаються між щупальцями актиній від хижаків; на жуках-мертвоїдах і жуках-гноювиках зустрічаються личинки гамазових кліщів, які таким чином розселяються;*

- **нахлібництво (трофобіоз)** – це споживання залишків їжі іншого виду. *Наприклад, падальники (гієни, грифи, шакали) харчуються залишками їжі великих хижаків (леви); кільчасті черви живуть в раковині рака-*

відлюдника і споживають залишки його їжі; риби-причепи супроводжують акул з цією ж метою;

- **співтрапеца** – це споживання різних речовин або їх складових із одного ресурсу. *Наприклад, ґрунтові бактерії-сапрофіти, різні рослини одного місцєперебування використовують поживні речовини з одного джерела;*

- **нідіколи** – це використання мікросередовища у сховищі іншого виду. *Наприклад, деякі види комах і кліщів зустрічаються лише в норах гризунів або гніздах птахів (наприклад, пухопероїди).*

Аменсалізм – це взаємовідносини, за яких один організм впливає на інший та пригнічує його життєдіяльність, але сам при цьому не відчуває жодних негативних впливів. *Наприклад, ялина, яка пригнічує ріст і розвиток рослин нижнього ярусу. В основі аменсалізму лежать алелопатичні реакції.*

- **алелопатія (антибіоз)** є різновидом аменсалізму і характеризується явищем, за якого один організм виділяє у довкілля продукти життєдіяльності, які створюють несприятливі умови для існування іншого виду. Це явище поширене у грибів, рослин, бактерій. *Наприклад, речовини, за допомогою яких мікроорганізми впливають один на одного називають антибіотиками, а на вищі рослини – колінами; вищі рослини для знищення мікроорганізмів використовують фітонциди, а мікроорганізми – маразміни, які шкодять вищим рослинам.*

Хижачтво – це взаємодія, за якої одна популяція з метою харчування нападає на одну або декілька особин інших видів, при цьому стан популяції хижака тісно пов'язаний зі станом популяції жертв. *Наприклад, вовки*

та зайці. При зменшенні популяції одного виду жертви (наприклад, зайців) хижак може переключатися на іншу (наприклад, миші, косулі, жаби, комахи).

• **канібалізм** є різновидом хижацтва, що характеризується вбиванням та поїданням особин того ж виду. Він притаманний популяціям щурів, бурих ведмедів, свиней, а також відомі випадки канібалізму у диких племен людини (наприклад, племена Папуа Нової Гвінеї, Африки, незалежно від рівня розвитку).

В ході еволюції хижацтво сприяло морфологічному прогресу як хижаків так і жертв. **У хижаків** спостерігають адаптативний комплекс, який забезпечує більш надійне виявлення здобичі за рахунок розвитку нервової та сенсорної систем, а саме *модифікація ротового апарату, кінцівок і зубів для активного захоплення, поїдання жертви, поява специфічних травних ферментів. Жертвам* притаманний широкий діапазон пристосувань, що допомагає їм уникнути зустрічі з хижаком, а саме *зміна забарвлення шерсті, поява отруйних та електричних клітин, вироблення поведінкових реакцій* тощо.

Хижак і жертва, так само як паразит і хазяїн, постійно змагаються між собою за швидкість вироблення адаптації та її ефективність. Відставання у темпах «перегонів озброєння» призводить до зникнення виду.

Принцип відбору адаптативних ознак полягає у збереженні тих, які дають перевагу серед особин одного виду. *Наприклад, миша має бути більш прудкою за своїх батьків, а сова – швидшою за своїх.*

ГІПОТЕЗА ЧЕРВНОЇ КОРОЛЕВИ або «еволюційні перегони озброєння» (Лі Ван Вален, 1973): для існування та виживання виду в постійно змінюваних умовах навколишнього середовища йому необхідно постійно удосконалювати свої адаптації.

Одним із ефективних механізмів у «еволюційних перегонах озброєння» є перехід до статевого розмноження. В експерименті вчених Індіанського університету з нематодою *Caenorhabditis elegans* встановлено, що статеве розмноження здійснюється з частотою 1–30 %, решта – за рахунок гермафродитизму. Зараження нематод патогенними бактеріями призвело до переходу до статевого розмноження, оскільки це виявилось єдиною умовою виживання виду.

Гіпотеза Червоної Королеви пояснює зникнення видів і пов'язує його саме з головуванням біотичного чинника, присутністю інших видів, які є невід'ємним компонентом середовища життя та забезпечує необхідність еволюційних змін виду й постійну конкуренцію з ними задля отримання ресурсів.

Хижацтво також можна розглядати як прояв міжвидової конкуренції. Вплив жертви на чисельність популяції хижака безсумнівно позитивний – забезпечення існування виду. На популяцію жертви хижаки впливають позитивно, знищуючи хворих тварин та покращуючи якісний склад популяції і негативно – зменшуючи чисельність популяції. Роль хижацтва відчутна лише тоді,

коли обидва види мають однаковий **біотичний потенціал** – це теоретичний максимум потомків від однієї пари або особини за одиницю часу (рік або життєвий цикл). Величина біотичного потенціалу різна у різних видів. *Наприклад, самка косулі народжує за життя 10–15 козенят, паразит *Trichinella spiralis* відкладає 1,8 тис. личинок, самка медоносної бджоли – 50 тис. яєць.*

Паразитизм – це взаємовідносини, за яких паразит впродовж тривалого часу використовує організм хазяїна як середовище існування та джерело харчування. Паразитизм – це природне явище, яке представляє собою складну динамічну біологічну систему і процес, який веде до освоєння живих організмів як специфічної екологічної ніші та формування унікального типу речовинно-енергетичних й інформаційних взаємодій в біологічних системах.

Спільним між хижаками та паразитами є:

1) харчування «живого-живим» однаково характерний для хижаків і паразитів;

2) здатність підтримувати щільність популяції рослиноїдних тварин на низькому рівні, так що останні не знищують власні джерела їжі та не руйнують місцеперебування, тобто паразити й хижаки підтримують статевий процес у багатьох груп рослин і тварин;

3) при тривалому контакті в системах «жертва-хижак» та «паразит-хазяїн» їхній вплив стає помітним, потім нейтральним й, згодом, навіть, сприятливим. Таке явище можливе за тривалої **коадаптації** – сумісної адаптації двох видів упродовж еволюційного процесу.

КОЕВОЛЮЦІЯ – це тип еволюційних взаємодій між організмами, за яких обмін генетичною інформацією між компонентами угруповань, що знаходяться в тісному взаємозв'язку мінімальний або взагалі відсутній

В таблиці 1 наведено відмінності екологічних властивостей хижацтва та паразитизму.

Головною умовою поступового зменшення ступеня негативної взаємодії популяцій є стабільність екосистеми.

Наприклад, в результаті мутацій один з видів рослин починає синтезувати не властиві йому хімічні речовини, які перешкоджають нормальному онтогенезу, які, водночас, можуть зменшувати привабливість рослин для травоїдних тварин. Однак, комахи-фітофаги можуть виробити реакцію-відповідь на таке явище, в результаті чого з'являються популяції комах здатних споживати такі рослини.

Формується так званий **«генетичний зворотній зв'язок»**, коли еволюціонуючи разом один вид є фактором відбору для іншого та впливає на його генетичну структуру. Закріплення нових ознак у рослин і комах, які еволюціонують разом, є коеволюцією. Груповий відбір є генетичним механізмом коеволюції, що забезпечує збереження ознак «корисних» для популяції та біотичних угруповань і не вигідних для їхніх окремих носіїв всередині популяції. Водночас, за прояву шкідливих для угруповання ознак генетичний механізм зумовлює загибель популяції.

**Порівняння екологічних властивостей хижацтва
та паразитизму**

Екологічні властивості	Хижацтво	Паразитизм
вплив на метаболічні процеси	відсутній	взаємодія партнерів на біохімічному рівні
рівень взаємовідносин	популяційний	організмий
вплив на життєздатність	припинення життя жертви	паразит маскує свою присутність в організмі хазяїна
адаптації до взаємодії	етологічні (пошук жертви), морфо-фізіологічні (поява кігтів, зубів та ін.)	зміна анаеробного типу живлення на аеробне
тривалість контакту	контакт «хижак-жертва» не тривалий	тісний тривалий контакт паразита з хазяїном
залежність від чисельності популяції	зниження чисельності популяції хижака сприятливо впливає на зростання чисельності популяції жертви і навпаки	зниження чисельності популяції паразита не призводить до структурних чи кількісних змін у популяції хазяїв, а хазяїна – негативно відображається на популяційних параметрах паразита

З коеволюційним процесом пов'язують факти альтруїзму у тварин (*наприклад, турбота про потомство, взаємодопомога, покірність вожакам тощо*).

**ЗАКОН АНТІА: в системі «паразит-хазяїн»
коеволюція сприяє виживанню менш
вірулентних паразитів та більш резистентних
хазяїв, зумовлюючи поступовий перехід до
коменсальних взаємовідносин, мутуалізму**

Однак, такий процес можливий лише у збалансованих, стійких екосистемах з тривалим історичним періодом взаємовідносин, де вплив антропогенних чинників є мінімальним.

У трансформованих екосистемах порушення закону Антіа призводить до прискорення темпів еволюції в паразитарних системах і гальмування процесу природної коадаптації паразитів та хазяїв. В реальності конкурентна боротьба між ними не зменшується, а навпаки — стимулює розвиток у партнерів важливих процесів: ускладнення механізмів імунітету, синхронізацію поведінкових програм і збільшення складності паразитарної системи в цілому. Такі зміни проявляються **ефектом «несподіваного посилення патогенності»**. Наприклад, масове зараження церкаріозом населення пов'язане зі зміною збудником свого специфічного хазяїна – качки на людину. Серед гельмінтозів собак токсокароз є найбільш епізоотично значимим у більшості регіонів світу. В деяких містах ураженість тварин *Toxocara canis* сягає 100 %, але при цьому відсутньої шкоди популяції хижаків не несе. Однак, збудник може спричиняти ларвальний токсокароз у неспецифічного хазяїна – людини. Яскравим прикладом ефекту «підвищення патогенності» є

епідемічна ситуація з вірусом Ебола, яка виникла в 2013-2014 рр. Вірус було відкрито у 1976 р., але через декілька десятиліть спричинив інфікування понад 10 тис. осіб і загибель близько 5 тис.

Основна екологічна роль хижацтва, паразитизму й інших варіантів харчових зв'язків в угрупованнях полягає в наступному:

- послідовно харчуючись один одним, живі організми створюють умови для колообігу речовин, без якого неможливе життя;
- взаємна регуляція чисельності видів в системах «хижак-жертва» та «паразит-хазяїн».

Міжвидова конкуренція – це конкуренція між особинами різних але екологічно близьких видів.

Конкуренцію поділяють на:

- **активну (пряма, інтерференція)** – це пригнічення одного виду іншим. Вона може проявлятися в агресивних сутичках між тваринами, алелопатії, специфічній поведінці тварин, що перешкоджає доступу до їжі, сховища, місця розмноження тощо;
- **пасивну (експлуатаційна)** – це споживання ресурсів, необхідних обом видам. Перевагу отримують особини того виду, які здатні швидше та ефективніше використовувати ресурси, що є предметом конкуренції.

Екологічне значення конкуренції:

- відіграє вирішальну роль, оскільки визначає місце виду в екосистемі;
- результатом конкуренції є коадаптація або заміщення популяції одного виду іншим, який

переселяється на іншу територію, починає споживати іншу їжу або вмирає;

- конкуренція призводить до природного відбору та збільшення екологічних відмінностей між конкуруючими видами.

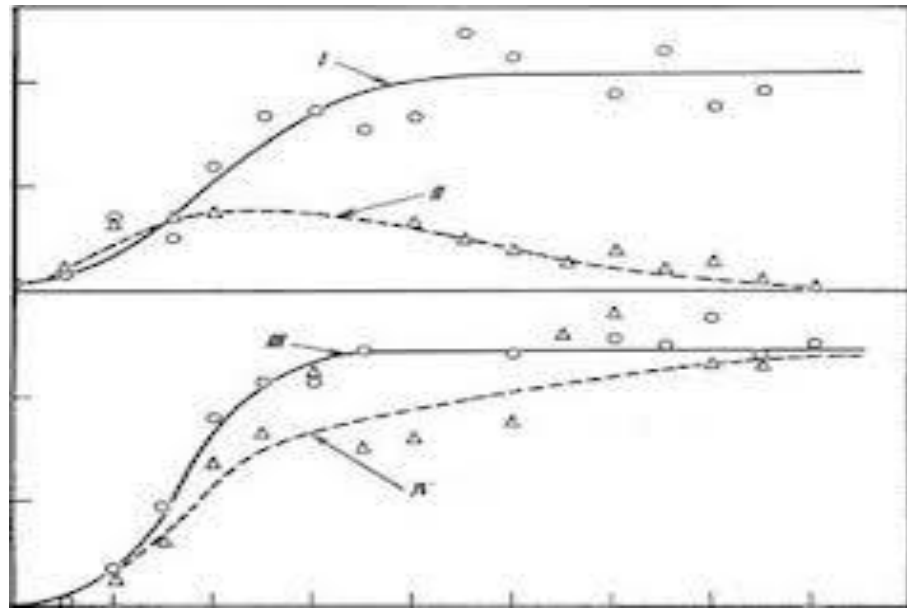
ЗОЛОТЕ ПРАВИЛО КОНКУРЕНЦІЇ: чим більше співпадають потреби конкурентів, тим гостріша конкуренція. Внутрішньовидова конкуренція є більш вираженою ніж міжвидова

Гаузе Г.Ф. вперше продемонстрував явище конкурентного витіснення у експериментах з інфузоріями за ізолюваного та сумісного утримання двох близькоспоріднених видів (рис. 6).

*При ізолюваному утриманні чисельність популяції інфузорій кожного виду росла до максимуму, а за сумісного – один вид (*P. aurelia*) пригнічував розвиток іншого (*P. caudatum*).*

ПРИНЦИП КОНКУРЕНТНОГО ВИТІСНЕННЯ (принцип Гаузе): два види з однаковими потребами не можуть існувати разом, один з них обов'язково буде витіснений

Щільність популяції



Час, доба

Рис. 6. Конкурентне виключення на прикладі лабораторного експерименту з двома видами інфузорій (за Г.Ф. Гаузе, 1934)

Примітка. 1 – *P. aurelia*, 2 – *P. caudatum* (за сумісного утримання) А – *P. aurelia*, Б – *P. caudatum* (за роздільного утримання)

Виключенням з цього принципу є наприклад, сумісне гніздування у Великій Британії двох споріднених видів бакланів: великого і чубатого. Мешкаючи на одній території вони харчуються з одного джерела, але різною їжею: великий баклан глибоко пірнає за бентосними гідробіонтами (камбала, креветки), а чубатий баклан полює у поверхневих водах на оселедцевих риб.

Запитання для самоперевірки:

1. Які наслідки впливу на організми ефекту маси та ефекту групи?
2. У чому полягає принцип Оллі?

3. Наведіть приклади різних форм симбіотичних відносин.
4. Для якого з типів гетеротипових відносин характерна взаємодія між видами на генетичному рівні?
5. Які типи коменсалізму Ви знаєте?
6. Назвіть спільні та відмінні риси між хижацтвом і паразитизмом.
7. Дайте визначення «біотичного потенціалу».
8. Поясніть у чому подібність принципу Гаузе і золотого правила конкуренції?
9. У чому полягає закон Антіа?
10. Чому «гіпотеза Червоної королеви» пов'язана з еволюцією видоутворення?

РОЗДІЛ II. ПОПУЛЯЦІЙНИЙ ТА ЕКОЛОГІЧНИЙ ПІДХОДИ У ТРАДИЦІЙНІЙ ЕКОЛОГІЇ

ТЕМА 2.1. ДЕМЕКОЛОГІЯ (ВЧЕННЯ ПРО ПОПУЛЯЦІЮ)

Ключові поняття та терміни: демекологія, популяція, стація, елементарна, екологічна та географічна популяції, рівномірна, дифузна і агрегована популяція, перманентна та темпоральна, панмектична й клональна популяції, просторова, вікова, статева, етологічна структура популяцій, криві виживання, чисельність, щільність, народжуваність, смертність, тривалість життя, темпи росту і часові коливання чисельності популяції, K- та r-стратегі, опірність середовища, сучасна концепція автоматичного регулювання чисельності, біотичні механізми регулювання чисельності популяції

Поняття про популяцію.

ДЕМЕКОЛОГІЯ – це наука, об'єктом вивчення якої є популяція. Вона вивчає прямі та зворотні зв'язки популяцій з середовищем і внутрішньо популяційні процеси

Вперше термін «популяція» запропонував у 1903 р. датський вчений-генетик Вільгельм Йогансен для того,

щоб відрізнити групу гетерозиготних особин від гомозиготних організмів чистої лінії.

ПОПУЛЯЦІЯ – це група особин одного виду, які:

- **здатні вільно схрещуватися та обмінюватись генетичною інформацією;**
- **населяють певний простір – стацію – упродовж багатьох поколінь;**
- **відокремлені від інших подібних угруповань**

Розвиток популяційної екології базувався на формуванні нового підходу в аналізі польового та експериментального матеріалу і спостереженнями за сукупностями організмів. Було виявлено, що ці сталі сукупності особин одного біологічного виду володіють рядом специфічних властивостей, які не спостерігають у окремих організмів, тобто мають надорганізмове походження. Переважно досліджували популяції організмів, що мають важливе господарське значення (об'єкти промислу, шкідники сільського та лісового господарств, збудники хвороб тварин і людини, а також види, що потребують охорони).

Популяція виду просторово займає **стацію – частину ареалу з певними екологічними умовами**. Вибір стації, як правило визначається одним чинником. Залежно від середовища життя це може бути солоність води, кислотність ґрунту та ін. Представники видів, які здатні переміщуватися на значні відстані і долати географічні

перешкоди (наприклад, ріки, протоки, гірські хребти та ін.) характеризуються невеликою кількістю популяцій (наприклад, північний олень, песець). Види не здатні до переміщень на великі відстані формують безліч дрібних популяцій (наприклад, популяції мокриць, які живуть у місцях з високою вологістю). Для популяцій, здатних існувати у найрізноманітніших біотопах і переміщуватись на великі відстані характерне суцільне поширення виду (наприклад, горобець хатній, семицяткове сонечко) – це так звані **космополітні види**.

Класифікація популяцій.

1. За розмірами стації популяції поділяють:

- **елементарна (локальна)** – група особин, що характеризується практично повною панміксією (ізоляцією) (наприклад, зграя риб серед багатьох у водоймі). Обмін окремими особинами між популяціями підтримує єдність виду, без якого тривала ізоляція популяцій призводить до утворення нових видів;
- **екологічна** – це просторово суміжні елементарні популяції (наприклад, популяція білок в сосновому, мішаному та широколистовому лісах одного регіону);
- **географічна** – це просторово суміжні екологічні популяції (наприклад, у виду – білка звичайна нараховується 20 географічних популяцій або підвидів у різних регіонах земної кулі).

2. За типом просторового розташування популяції бувають:

- **рівномірна (регулярна)**, коли особини розміщені на однаковій відстані один від одного (наприклад, поле кукурудзи, яблуневий сад та інші сільськогосподарські культури);

- **дифузна (випадкова)** (наприклад, хрущаки в борошні);

- **агрегована (мозаїчна)** є типовою для більшості природних екологічних систем.

3. За здатністю до самовідтворення та самостійної еволюції популяції поділяють:

- **перманентну (постійну)** – це відносно стійка у просторі та часі популяція, здатна до необмежено тривалого самовідтворення;

- **темпоральну (тимчасову)** – це популяції стійкі у просторі та часі, які можуть перетворюватися в перманентні або зникати.

4. За способом розмноження розрізняють популяції:

- **панмектичні**, коли розмноження виду відбувається статевим шляхом;

- **клональні**, для яких характерно безстатеве розмноження;

- **клонально-панмектичні** види, у яких відбувається чергування статевого і безстатевого розмноження (партеногенез).

Популяція є структурною одиницею виду та одиницею еволюції, які володіють рядом специфічних властивостей :

- чисельність;
- щільність;
- народжуваність та смертність;
- приріст популяції;
- темп росту.

Структура популяції.

Структура популяції – це співвідношення груп особин за статтю, віком, генотипами, поширенням та ін.

1. Просторова структура популяції визначає характер розміщення особин на території стації (*рівномірна, дифузна, агрегована*).

2. Статева структура популяції відображає певне співвідношення чоловічих і жіночих особин в популяції. За впливу чинників природного середовища співвідношення статей може змінюватися в бік більшої смертності самців. *Генетичний механізм забезпечує первинне співвідношення статей – 1:1 при заплідненні, вторинне співвідношення статей в популяції людини при народженні складає 100 дівчаток: 106 хлопчиків; третинне співвідношення статей у дорослому віці до 50 р. – 100 жінок : 85 чоловіків, а до 80 р. – 100 жінок : 50 чоловіків. Цей факт пояснює причину перевищення вартості страхового полісу для чоловіків у 1,5 рази порівняно з жінками у більшості країн Європи. У популяції мечоносців співвідношення статей залежить від значення рН середовища існування: при рН=6,2 частка самців становить 87–100 %, а за рН=7,8 – від 0 до 15 %.*

3. Вікова структура популяції характеризується співвідношенням особин різних вікових груп. Вікова

структура властива природним угрупованням тварин та рослин, якщо вони не однолітні. В популяціях культурних рослин, в яких завдяки одночасному посіву вік особин однаковий, вікова структура не має значення.

4. Етологічна структура популяції – це система взаємовідносин між тваринами, що належать до однієї популяції. Розрізняють такі способи співіснування особин в популяції:

- **поодинокий спосіб життя**, за якого особини живуть окремо, утворюючи пари лише на репродуктивний період (*наприклад, тетеруки*);

- **сімейний спосіб життя** – особини утворюють пари на тривалий період (*наприклад, лебеді*);

- **зграйний спосіб життя** – тимчасове об'єднання тварин в угруповання для захисту від ворогів, пошуку їжі, міграції. Зграї можуть бути з лідером (*наприклад, більшість птахів, собак*) або без вираженого домінування окремих особин (*наприклад, риби, перелітна сарана*);

- **стадо** – це найбільш стійка форма угруповання організмів (*наприклад, копитні*);

- **колонії** – це сукупність особин одного виду організмів, пов'язаних спільним місцем проживання, які представляють собою, переважно поселення осілих тварин різного віку і статі. В колоніях мурах та бджіл головують лише самки, а у термітниках – пара (король і королева). Розподіл праці між особинами популяції чітко розподілений: існують терміти-солдати з великою головою й міцними челюстями; хімічні війська, які «обстрілюють» ворога кислотою, що роз'їдає панцир;

камікадзе – заповзають у гущу противника та вибухають; робочі особини – будують термітник і перетравлюють целюлозу для годування солдат, личинок та королівської пари;

- **прайди** – сукупність особин одного виду, що складаються з самця, двох-трьох самок та молоді (наприклад, леви).

Тривалість життя особин в популяції формує криві виживання (рис. 7.):

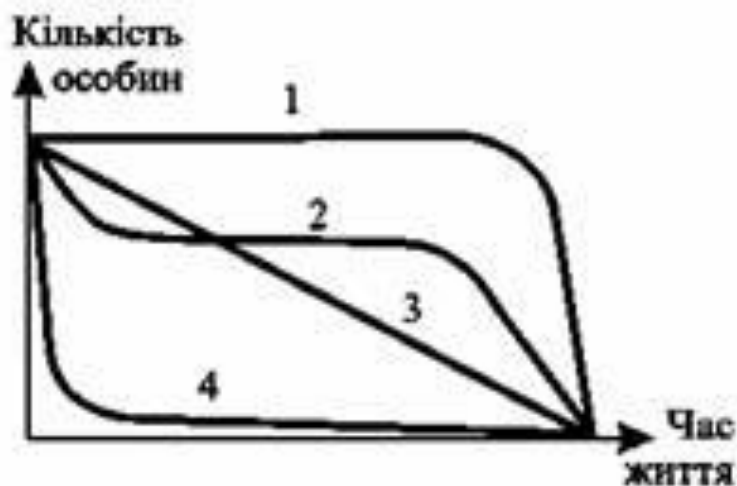


Рис. 7. Типи кривих виживання популяцій

- Примітка. 1. Перший тип кривої виживання;
2. Другий та третій тип кривої виживання;
3. Четвертий тип кривої виживання

1. Перший тип кривої виживання (випукла) – більшість особин популяції мають однакову тривалість життя з високим відсотком смертності особин у зрілому віці (наприклад, деякі види копитних, акули, морські зірки, людина);

2. Другий та третій типи кривої виживання (пряма лінія) – властивий видам, коефіцієнт смертності

яких залишається постійний упродовж всього життя або з високою часткою загибелі у молодому та похилому віці (*наприклад, прісноводна гідра*);

3. Четвертий тип кривої виживання (увігнута) – висока смертність особин у ранньому віці (*наприклад, птахи, риби, безхребетні*), причинами якої є високий тиск з боку хижаків, хвороби, нестача харчових ресурсів.

Залежно від типу кривої виживання формується піраміда віку:

1. Класичний тип, високий відсоток молодняку формує широку основу піраміди;

2. Середній тип – це рівномірне розподілення особин за віком в популяції;

3. Обернений тип з чисельним переважанням старих особин над молодняком.

Статичні та динамічні показники популяції.

I. Статичні показники популяції – характеризують стан популяції на даний момент часу:

1. Чисельність – це загальна кількість особин в популяції, яка визначається протилежними явищами: народжуваність – смертність, вселення – виселення особин (міграція).

Дисперсія популяції – це обмін особинами з сусідніми популяціями або заселення нових територій. У комах дисперсія популяцій відбувається здебільшого дорослими особинами, у птахів і ссавців – молоддю. *Наприклад, у зайця біляка дисперсію забезпечує 1 % молоді, а у синиці великої – 60 %.* У рослин розселення виду забезпечується спорами, насінням, пилком та ін.

Теоретично будь-яка популяція здатна до необмеженого зростання чисельності, якщо відсутні лімітуючі чинники. В такому випадку швидкість зростання популяції залежить від біотичного потенціалу виду. *Наприклад, бактерії діляться кожні 20 хв. упродовж 36 год., кульбаба за 10 років може заповнити усю планету, якщо усе її насіння проросте.* Однак, в природних умовах ріст чисельності популяції лімітується екологічними чинниками.

Чисельність популяції регулюється екологічними чинниками:

- вплив абіотичних чинників;
- біотичні чинники:
 - ❖ поява великої кількості хижаків або паразитів;
 - ❖ дефіцит харчового ресурсу. *В регуляції чисельності популяції важлива роль належить їжі, наприклад, на Алясці та у Скандинавії раз на чотири роки за піку чисельності лемінгів, вони повністю знищують рослинність і починають мігрувати, масово гинуть у річках та фіордах. На чисельність гризунів також впливає поживність їжі та токсинів;*
 - ❖ міграція видів (сезонні, добові);
 - ❖ поведінкові чинники (*наприклад, мічення території, агресія, охорона території, гормональні розлади*).
- вплив антропогенних чинників. *Забруднення знижує резистентність рослин, в результаті чого чисельність комах зростає, однак при високому ступені забруднення чисельність комах знижується.*

Сукупність лімітуючих чинників, що сприяють зниженню чисельності популяції називають **опірністю середовища**.

Гомеостаз популяції – це підтримання певної чисельності особин, що залежить від опірності системи, біотичного потенціалу та інших чинників.

Часові коливання чисельності популяції:

- **періодичні:**

- ❖ **коливання з періодом декілька років:** заєць-біляк та рись мають коливання чисельності 9,6 років і пов'язані між собою трофічними зв'язками; полярна сова та песець – 4 роки. Пізніше, було встановлено, що в регіонах, де рись була повністю винищена циклічність зміни чисельності зайців не змінилася. Цей факт підтвердив гіпотезу, що харчовий ресурс (зайці) є контролюючою першопричиною коливання чисельності хижаків (рисі). Біля берегів Перу раз на 7 років відбувається витіснення холодних вод теплими, що зумовлює підвищення температури води на 5 °C і зумовлює зміни чисельності видів пов'язаних ланцюгом живлення: планктон → нектон → птахи (рис. 8);

- ❖ **сезонні коливання.** Наприклад, популяція комара збільшує свою чисельність у певні періоди календарного року (рис. 9). На території міста Києва зареєстровано 34 види та підвиди комарів, з яких 23 види є визначеними переносниками збудників трансмісивних хвороб. Відповідно до типу життєвого циклу виділяють 5 екологічних груп, а з урахуванням термінів появи і тривалості активного періоду у самок – чотири фенологічні групи комарів:

весняні, весняно-літні, літні та полісезонні (за Кілочицькою Н.П., 2014).

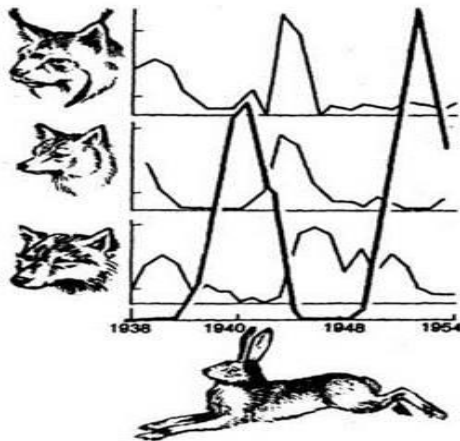


Рис. 8. Коливання чисельності з періодом декілька років (за Ю. Одумом)

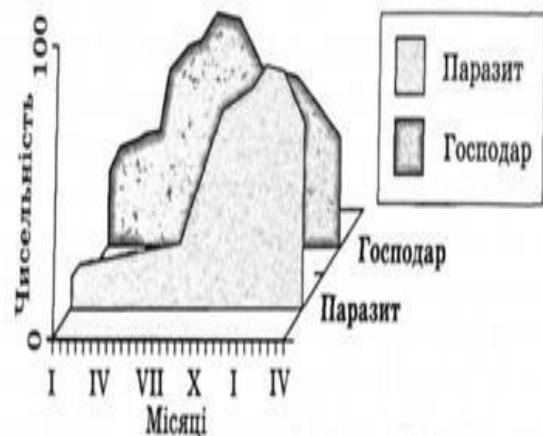


Рис. 9. Сезонні коливання чисельності популяції

ЗАКОН ПЕРІОДИЧНОГО ЦИКЛУ (ЗАКОН СИСТЕМИ ХИЖАК-ЖЕРТВА): аналогічно коливанням чисельності жертви відбувається коливання чисельності хижака.

• **неперіодичні коливання** носять непередбачуваний характер і пов'язані зі спалахами чисельності популяції.

Найчастіше непередбачувані коливання чисельності популяції відмічають в тих випадках, коли:

❖ вид вселяється (інтродукується) на нову територію, де є невикористані ресурси та відсутні негативні взаємодії. Природні механізми регуляції чисельності виду відсутні або малоефективні й зумовлюють несподіване чи швидке заселення організмів.

Наприклад, фермер Томас Остін у 1859 році завіз на австралійський континент і випустив на волю 24 кролика, чисельність яких до кінця 19-го століття зростає до сотень мільйонів особин (рис. 10).

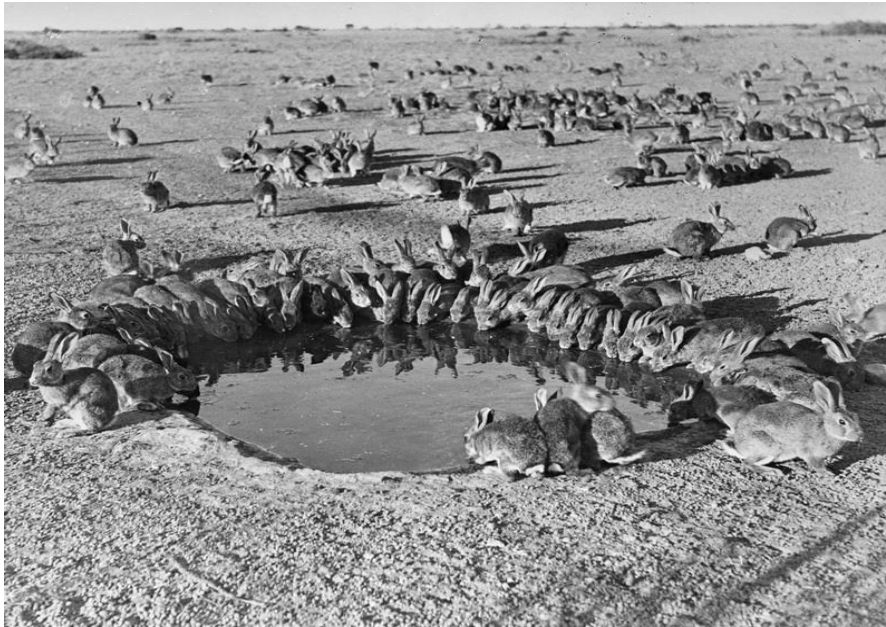


Рис. 10. «Вибух» популяції кролів у Австралії

«Вибух» популяції кроликів завезених до Австралії був спричинений наявністю достатньої кількості їжі та відсутністю природних хижаків. В результаті такої інтродукції багато аборигенних видів рослин і тварин виявилися на межі зникнення, а ґрунти були позбавлені рослинного покриву й стали піддаватися сильній ерозії. Для зниження чисельності популяції кролів до Австралії було завезено лисиць, які замість полювання на кролів почали харчувалися аборигенними видами: сумчастим мурахойдом, тасманським дияволом та ін.

Найбільшу шкоду сільському та лісовому господарству наносять комахи-шкідники нещодавно заселені у нові для

них райони (наприклад, гриб паразитуючий на каштані, хвороба Лайма).

Яскравим прикладом інтродукції є поширення сільськогосподарського шкідника – колорадського жука на Європейській території. У Європу колорадський жук вперше потрапив у 1918 р. в період Першої світової війни з імпортованим вантажем, а саме з бульбами картоплі. Французи, які перші зіткнулися з цією проблемою, не приділили їй достатньо уваги, що дозволило шкіднику «закріпитися на плацдармі» і впевнено просуватися на схід. Перші осередки поширення шкідника на території України було зареєстровано у 1949 р. на Львівщині, пізніше у 1958 р. мав місце масовий заліт комах з території Угорщини та Чехії в Закарпатську область і далі, в наступні роки, на всю територію країни.

Нагальною проблемою для України на сьогодні є всихання хвойних насаджень, внаслідок враження жуками-короїдами (підродина *Scolytidae*), що набуло ознак надзвичайного екологічного стану. Стрімке зростання чисельності популяції шкідників лісових насаджень, зокрема найбільш поширених: *Ips acuminatus* (верхівковий короїд) і *Ips tyrographus* (короїд-типограф), також реєстрували в Білорусії, Польщі, Словаччині, Німеччині, Швейцарії й Румунії. Подібну ситуацію відмічають на всіх континентах за винятком Антарктиди, що пов'язують з глобальними кліматичними змінами. За даними Державного агентства лісових ресурсів, перші осередки всихання соснових лісів було зафіксовано в Україні у 2011 році в Житомирській області. Починаючи з 2015 року реєстрували стрімке поширення шкідника в північно-західному напрямку, а з 2017 році – в центральних областях України, у лісостеповій зоні, зокрема, на її

Лівобережжі. Станом на початок 2018 року площа уражених шкідниками соснових лісів сягала майже 350 тис. га., на 01.01.2019 р. – 413 тис. га, із яких близько 250 тис. га – хвойні.

❖ за різкої зміни середовища та умов харчування, які дозволяють популяції уникнути впливу звичайного механізму регуляції чисельності (*природних ворогів, хижаків*). Наприклад, зростання чисельності оленів на плато Кайбаб у Великому Каньйоні з 4-х тис. до 100-ти тис. впродовж 20-ти років пов'язували з Державною програмою знищення хижаків. Однак, популяція оленів швидко виснажила свою кормову базу, після чого зменшилась.

2. Щільність – це кількість особин на одиницю території (або об'єму простору).

ПРИНЦИП ЗАСНОВНИКА: нові популяції, що виникли при штучному переселенні (акліматизації), часто втрачають спадково закріплені механізми саморегуляції чисельності. Натомість, згодом, вступають в силу біоценотичні механізми регуляції чисельності

Сучасна концепція автоматичного регулювання чисельності базується на принципово протилежних явищах:

- **модифікації** – це випадкові коливання чисельності, які *не залежать від щільності популяції*. Вплив різних

абіотичних чинників зумовлює коливання чисельності популяції, але не ліквідує їх;

• **регуляції залежать від щільності популяції** та пов'язані з існуванням і активністю живих організмів, оскільки лише вони здатні реагувати на щільність своєї популяції та популяцій інших видів за принципом зворотного зв'язку. Якщо біотичний потенціал хижака набагато нижчий біотичного потенціалу жертви і вплив хижака не відображається на щільності його популяції. Наприклад, одні лише комахоїдні птахи, без впливу інших екологічних чинників не можуть зупинити масового розмноження комах. В популяціях гризунів регуляцію щільності популяції до оптимального рівня забезпечує явище так званої **«шокової хвороби»** – це фізіологічний ефект, який характеризується зниженням плодючості та зростання смертності в популяції.

Зазвичай регуляція чисельності видів в природних умовах забезпечується множинними типами зв'язків.

Під впливом біотичних факторів відбувається регуляція чисельності та щільності популяції. Водночас, залежно від рівня чисельності популяції регулюючі механізми принципово різні (рис. 11).

1. Функціональна реакція характерна для неспеціалізованих хижаків (хижаки-поліфаги) і базується на здатності змінювати свою активність за зміни (переважно зниженні) чисельності жертви.

2. Чисельна реакція – явище притаманне спеціалізованим хижакам (хижаки-олігофаги) – при зростанні чисельності жертви вони впливають на неї регулююче в ширшому діапазоні ніж поліфаги.

3. Епізоотії виникають при досягненні популяції жертви настільки високої чисельності, що виходить за межі впливу хижаків. Саме таким чином виникають спалахи епідемії та епізоотії. *Наприклад, хвороби, спричинені мікроорганізмами або паразитами в популяції людини можуть перебігати у вигляді епідемій (лихоманка Ебола, пташиний грип).*

Аналіз різних епізоотій останнього періоду свідчить, що рушійною силою епідемічного процесу є не відома тріада «збудник-механізм передачі-сприятливий хазяїн», а горезвісний людський чинник.

4. Внутрішньовидова конкуренція – межа фактора регуляції, що веде до вичерпання доступних ресурсів і розвитку стресових ситуацій в популяції жертви. *Наприклад, ендокринна реакція ссавців на збільшення щільності популяції проявляється стресом та посиленням агресивності особин.*

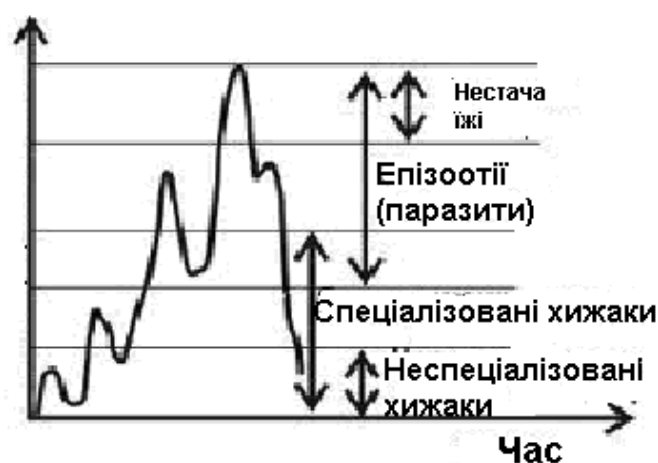


Рис. 11. Механізм біотичного регулювання чисельності популяції на прикладі комах

У видів з незначною кількістю ворогів (*наприклад, слони, великі хижі*) основну роль в регуляції чисельності відіграють не міжвидові, а внутрішньовидові зв'язки, територіальні відносини.

Відносно популяцій людини біотичні механізми регуляції популяції залишаються мало вивченими. Водночас, окремі дослідники стверджують, що виникнення нових хвороб (*лихоманка Ебола, коронавірус COVID-19 та MERS, атипова пневмонія та ін.*), стійкості до дії антибіотиків та хімічної отрути, підвищення патогенності збудників різних патологій є одним із проявів природних механізмів регуляції чисельності у відповідь на домінування популяції людини та її антропогенну діяльність.

II. Динамічні показники популяції відображають процеси, що протікають в ній за певний проміжок часу:

1. Народжуваність визначають як кількість нових особин за певний проміжок часу на одну особину:

- **фізіологічна (максимальна)** – це максимально реалізована можливість народження за відсутності лімітуючих чинників;

- **екологічна (реалізована)** – дійсна народжуваність за конкурентних умов.

Організми можуть відтворювати своє потомство за один або декілька актів. У зв'язку з цим тварин поділяють на:

- **моноциклічні види**, які відтворюють потомство за 1-2 статевих цикли в рік або в один акт розмноження (*наприклад, дикі тварини, домашні собаки і деякі породи кішок, травневий жук, лососеві*);

- **поліциклічні види**, для яких характерно декілька актів розмноження відповідно до сезону. Поліциклічність характерна для більшості хребетних і ряду безхребетних тварин (*наприклад, велика та мала рогата худоба, кобили, свині*).

Серед рослин виділяють:

- **монокарпічні види** – це рослини, що дають насіння раз у житті (*наприклад, однолітні та багато дволітніх рослин, деякі види багатолітніх: бамбук, пальми, агави*);

- **полікарпічні види**, у яких формування насіння відбувається декілька разів за життя (*наприклад, ярові та озимі злаки, конюшина, капуста, яблуня, дуб*).

Людина один із небагатьох видів, здатний відтворювати потомство упродовж календарного року.

Тактика розмноження пов'язана із затратами, вкладеними батьками для відтворення потомства. Розрізняють дві основні тактики розмноження:

- один великий і добре адаптований нащадок – це актуальна тактика в конкурентному середовищі;

- максимальна кількість нащадків з малими розмірами і низькою адаптацією (*наприклад, батьки отримують більшу віддачу, якщо вкладають по 20 % в кожного з 5-ти нащадків, а не 100 % – в одного*). Така тактика оптимальна для «конкурентного вакууму», коли щільність популяції низька.

2. Смертність – кількість померлих особин за певний проміжок часу:

- **мінімальна (фізіологічна)** – це мінімально можлива величина смертності за відсутності конкурентних умов;

- **реалізована (реалізована)** – реальна величина смертності.

Розрізняють три типи смертності:

I тип – однакова на всіх стадіях життя і зустрічається вкрай рідко (наприклад, муха-дрозофіла);

II тип – підвищена смертність у ранньому віці (наприклад, у дерев зрілого віку досягає менше 1 % особин, у мальків риб – 1-2 %, у комах – менше 0,5 %);

III тип – висока смертність у старості та характерна для більшості ссавців.

3. Тривалість життя – це період існування особини від народження до смерті. Розрізняють тривалість життя:

- **фізіологічну**, яка залежить від генетичних можливостей організму, тобто за теоретичного виключення впливу на популяцію лімітуючих чинників;

- **екологічну** – це тривалість життя, яка можлива в реальних умовах середовища, тобто за впливу сприятливих та несприятливих чинників.

4. Темп (швидкість) росту популяції – це зміна чисельності популяції за одиницю часу. Швидкість росту популяції може бути позитивною, нульовою та негативною, залежно від народжуваності, смертності й міграції, а також пов'язана зі щільністю популяції (*статичним показником*). У зв'язку з цим розрізняють наступні типи росту популяції:

I тип – швидкість росту популяції зменшується по мірі збільшення щільності, за рахунок:

- зниження народжуваності (наприклад, самка африканського слона при низькій щільності популяції народжує 1 слоненя на 4 роки, а при високій – на 7 р.);
- зміна віку настання статевої зрілості (наприклад, самка африканського слона може досягати статевої зрілості в період від 12 років до 18 років, залежно від щільності популяції).

II тип. – темп росту популяції максимальний при середніх значеннях щільності. Такий тип характерний для видів з груповим ефектом (наприклад, у чайок число пташенят у виводку збільшується зі зростанням щільності популяції, а за досягнення максимальних показників починає знижуватися).

III тип – темп росту популяції не змінюється доти, доки не досягне максимальних показників, а потім різко знижується. Наприклад, лемінги, при досягненні максимальної щільності популяції починають мігрувати. В книзі Ч. Элтона «Экология насекомых и растений» описано міграції лемінгів в Норвегії: тварини в такій кількості мігрували через населені пункти, що собаки і коти перестали навіть реагувати на них. Тварини були здатні долати природні перепони, а досягнувши моря – тонули.

Швидкість росту популяції може бути виражено у вигляді ***кривої росту популяції***. Розрізняють дві основні моделі росту популяції:

- ***експотенційний тип росту (J-подібна крива)*** – ріст чисельності популяції не залежно від щільності. Такий

тип росту можливий доти, поки біотичний потенціал популяції реалізується повністю в умовах низької конкуренції за ресурси. Однак, за досягнення ємності середовища чисельність популяції різко знижується. Прикладом експотенційного типу росту чисельності популяції є реальні спостереження. У 1944 р. на безлюдному острові св. Матвія, де були залишені 29 оленя, а мохи та лишайники, основна їжа оленів, були чудовою кормовою базою для них. На острові не було ані хижаків ані мисливців, що зумовило збільшення їх чисельності до 6 тис. голів за наступні 19 років. Упродовж наступних трьох років майже всі тварини вимерли, залишивши жалюгідне стадо з 41-ї самиці і одного самця. Причиною зниження чисельності популяції було надмірне виснаження пасовища, для поновлення якого необхідні десятиліття. Несуча здатність території визначається як максимальна кількість тварин, які можуть упродовж року перебувати на території без порушення екосистеми. Для острова св. Матвія вона становить 5 оленів на 1 кв. км. Під час піку популяції на 1 кв. км припадало 18 особин. Після цього поголів'я деякий час зростало, а відтворюваність корму зменшувалася. Деградація пасовища виявилася незворотною; сталося стрибкоподібне зменшення популяції оленів.

- якщо теоретично припустити, що всі народжені особини вижили і дали потомство, то чисельність будь-якої популяції через певні інтервали часу зростала би у геометричній прогресії та графічно відображалася експотенційною кривою, яка йде в безмежність (рис. 12, примітка 1).



Рис. 12. Типи динаміки змін чисельності популяцій за збільшення харчових ресурсів
Примітка: 1 – поширений, з колапсом і ризиком цілковитої загибелі; 2 – "захищений", з поступовим виходом на нову урівноважену чисельність без колапсу

- **логістичний тип росту (S-подібна крива)** – швидкість росту популяції залежить від щільності популяції. При цьому швидкість росту популяції знижується (до нуля) по мірі росту чисельності та щільності. Такий тип росту характерний для мікроорганізмів, рослин і тварин в лабораторних умовах (рис. 12, примітка 2).

У випадку несподіваного зменшення чисельності виду виникає **«ефект пляшкового горла»**, коли серед особин, що вижили зустрічаються рідкісні генотипи, які мають переваги в нових умовах і популяція за їхній рахунок відновлюється. Наприклад, зоологи стверджують, що всі існуючі сьогодні на планеті гепарди мають настільки схожий генотип, що навіть припустима пересадка шкіри від одного до іншого без ефекту відторгнення. Це дає

підставу стверджувати, що вся популяція гепардів є нащадками однієї пари.

В деяких випадках ріст популяцій окремих видів організмів не підпорядковується закономірностям визначеним у двох попередніх моделях росту популяцій:

• **опортуністичний тип** росту популяції характеризується регулярними чи випадковими сплесками росту чисельності популяцій. Його реєструють за періодичного порушення середовища (наприклад, пожежі, урагани, засухи), які призводять до катастрофічної смертності, не пов'язаної зі щільністю популяції або за виснаження популяцією харчового ресурсу і зниження якості середовища через накопичення відходів метаболізму. За таких умов ріст чисельності популяції спочатку йде за експотенційним механізмом, а потім знижується до нульових значень та переходить у так зване «плато». Наприклад, популяція кліщів інтродукована на нове місце існування; збільшення весною чисельності однорічних рослин і комах, фітопланктону у водоймах та їх зменшення восени.

До опортуністичного типу росту популяції належать багато видів бактерій (наприклад, *Penicillium candidum*) та грибів (наприклад, *Mucor racemosus*) з числа редуцентів, які швидко ростуть і розмножуються при доступності харчового ресурсу. За його вичерпування чисельність популяції цих видів різко знижується, однак залишається велика кількість спор, які дають ріст новій популяції за появи джерела їжі. Насиченість атмосфери опортуністами пояснює швидке псування продуктів

харчування: скисання молока, гниття м'яса, появи плісняви.

• **рівновісний тип** – це популяції, які знаходяться у стані, близькому до рівноваги з ресурсами, при цьому значення їх щільності стійкі.

Опортуністичний тип коливання чисельності популяції впливає на природній відбір та на самі популяції, зумовлюючи формування **екологічної стратегії популяції** (r-відбору і K-відбору), а організми, в яких він закріпився отримали назву r-стратеги та K-стратеги;

За коливанням чисельності популяції розрізняють наступні типи організмів:

❖ **r-стратеги** – популяції, що швидко розмножуються, але мають низьку конкурентну спроможність, невеликі розміри, малу тривалість життя та здатні швидко заселяти нові місцеперебування (наприклад, комахи, мікроорганізми). Вони мають J-подібну криву росту популяції. r-стратегів умовно називають **«шакалами»**, оскільки вони здатні за короткий період завойовувати екологічний простір, що звільнився;

❖ **K-стратеги** – це популяції, що повільно розмножуються, мають великі розміри тіла та характерні для стабільних місцеперебувань. Вони мають S-подібну криву росту популяції і їх умовно називають **«левами»** – здатні тривалий час утримувати екологічний простір (наприклад, людина, великі тварини, дерева). Великі розміри тіла дають переваги: непривабливість для потенційних хижаків, легше переносять вплив абіотичних

чинників, що зумовлює їх територіальну поведінку, соціальну стратегію та оптимальні розміри групи.

Таким чином, вплив екологічних чинників на рівні популяції характеризується такими показниками:

- народжуваність;
- смертність;
- середня тривалість життя особин;
- швидкість росту популяції та її розміри.

У свою чергу популяція адаптується до зміни абіотичних чинників:

- змінюючи характер свого просторового розміщення;
- шляхом адаптативної еволюції.

Рекомендації для закріплення теоретичного матеріалу: перегляд документальних фільмів «Вторгнення видів. Нічого випадкового» та «Вторгнення паразитів».

Ситуаційні завдання:

1. Поясніть можливі причини лімітуючі щільність популяції птахів-дуплогніздовиків у молодому та старому лісі.

2. Чи у всіх видів реєструють «вибух» чисельності популяції за відсутності природних ворогів?

3. Чому вплив більшості абіотичних чинників середовища на популяцію не забезпечує регуляцію їхньої чисельності?

4. Які чинники визначають особливості динаміки чисельності популяції ворон у містах? Так, щорічно взимку

чисельність птахів збільшується у декілька разів порівняно з літом.

Запитання для самоперевірки:

1. У чому різниця між поняттями «стація» та «ареал»?
2. Які класифікації популяцій Вам відомі?
3. Наведіть приклади різних типів кривої виживання популяції.
4. Які типи популяційної структури Вам відомі?
5. Які переваги й недоліки характеризують різні типи етологічної структури популяції?
6. Як впливають екологічні чинники на рівні популяції?
7. Поясніть механізм впливу біотичних чинників на чисельність популяції.
8. На яких явищах базується сучасна концепція автоматичного регулювання чисельності популяції?
9. Що розуміють під поняттям «швидкість росту популяції»?
10. Які типи коливання чисельності популяції розрізняють?

ТЕМА 2.2. ЕКОЛОГІЯ ВИДІВ

Ключові поняття та терміни: вид, ареал, космополіти, ендеміки, убіквісти, екологічна ніша, ширина та перекриття екологічних ніш, потенційна і реалізована екологічна ніша, правило вікаріата, екологічна диверсифікація, правило Бергмана, правило Аллена, правило Глогера, екологічні еквіваленти, правило обов'язкового заповнення екологічних ніш, правило географічного оптимуму

Поняття про вид.

Вид – екологічна одиниця. Види різняться між собою цілою низкою ознак: розміром, забарвленням особин, фізіологічними процесами, середовищем проживання, поведінкою та ін.

ВИД визначають як сукупність особин, схожих за основними морфологічними і функціональними ознаками, каріотипом, поведінковими реакціями, що мають:

- загальне походження;
- заселяють певну територію – ареал;
- схрещується в природних умовах виключно між собою і мають плодовите потомство

Територія, яку займає вид упродовж всього життя називають **ареалом**. Види часто займають великий ареал,

в межах якого особини розподілені нерівномірно, групами – популяціями. Кожна популяція живе в певних умовах. Завдяки цьому вид, що складається з низки популяцій, займає великий ареал, незважаючи на різноманітність умов у його межах. Однак, будь-який вид, що складається з однієї або декількох популяцій є цілісним. Границі ареалів визначаються крайніми значеннями (від міні до максимум) показників екологічних чинників (температури, солоності, вологи).

ПРАВИЛО ГЕОГРАФІЧНОГО ОПТИМУМУ: будь-який вид тварин займає певну територію (ареал), на якій він репрезентований системою популяцій

В процесі еволюції у кожного виду сформувалися пристосування до певного середовища проживання. *Наприклад, арктичні птахи та ссавці мають біле забарвлення і пристосовані до життя в умовах низьких температур. Мешканці пустелі мають жовто-сіре забарвлення та різноманітні пристосування до високих температур, до нестачі вологи тощо. Подібні адаптації властиві всім особинам виду, хоча й можуть дещо різнитися в межах великого ареалу.*

Класифікація ареалів:

- **суцільний** – представники виду рівномірно представлені на всій території ареалу;

- **розірваний** – формується за наявності природних або штучних перепон (водні, орографічні) або просторів не зайнятих представниками даного виду.

Залежно від величини ареалу і характеру поширення види поділяють:

- **космополіти** – види рослин і тварин, представники яких зустрічаються на більшій частині території Землі (*наприклад, кімнатна муха, сірий щур*);

- **убіквісти** – види рослин та тварин з широкою екологічною валентністю, здатні існувати в різних умовах середовища й мають широкий ареал (*наприклад, вовк, тростина звичайна*);

- **ендеміки** – види рослин і тварин, які мають невеликі обмежені ареали (*наприклад, лемури на о. Мадагаскар*). Ендеміки часто зустрічаються на територіях ізольованих упродовж тривалого періоду, що налічує тисячі років – це океанічні острови, гірські хребти та ін.

Для тварин характерні: **трофічний ареал** та **репродуктивний ареал**, між якими існує зв'язок у вигляді шляхів перельоту (для птахів) і шляхів міграції (для деяких риб та ссавців).

Екологічна ніша.

Кожен організм, популяція, вид в межах місцеперебування або ареалу займають екологічну нішу. Термін "екологічна ніша" був уперше вжитий американцем Д. Грінделом у 1917 р. Згодом, у 1933 р. його співвітчизник Ч. Елтон дав визначення цього поняття: екологічна ніша становить не лише певні умови середовища, але й спосіб

життя і спосіб добування їжі. За образним висловлюванням Ю. Одума (1975): «... **місцеперебування** – це "адреса" організму, а **екологічна ніша** – його "професія", яка дає можливість відповісти на питання: де, чим, як харчується вид, чиєю здобиччю він є, як і де розмножується».

ЕКОЛОГІЧНА НІША – це роль виду в переносі енергії або фізичний простір з властивими йому екологічними умовами, що визначають можливість існування будь-якого організму, популяції, виду в природі

Екологічна ніша включає наступні категорії:

- **просторова ніша** – це місцеперебування («адреса») організму, популяції, виду;
- **трофічна ніша** – це трофічний статус («професія»), тобто спосіб добування їжі, харчова спеціалізація, харчовий режим;
- **багатомірна ніша** – це область у просторі, обмежена кожним з екологічних чинників діапазоном толерантності, тобто ставлення конкретного виду до абіотичних факторів середовища існування. Поняття багатомірної ніші увів у 1952 р. англійський еколог Дж. Хатчинсон і визначав її як систему з багатьма координатами в екологічному просторі, де проживає і відтворює себе особина (або популяція) (рис. 13).

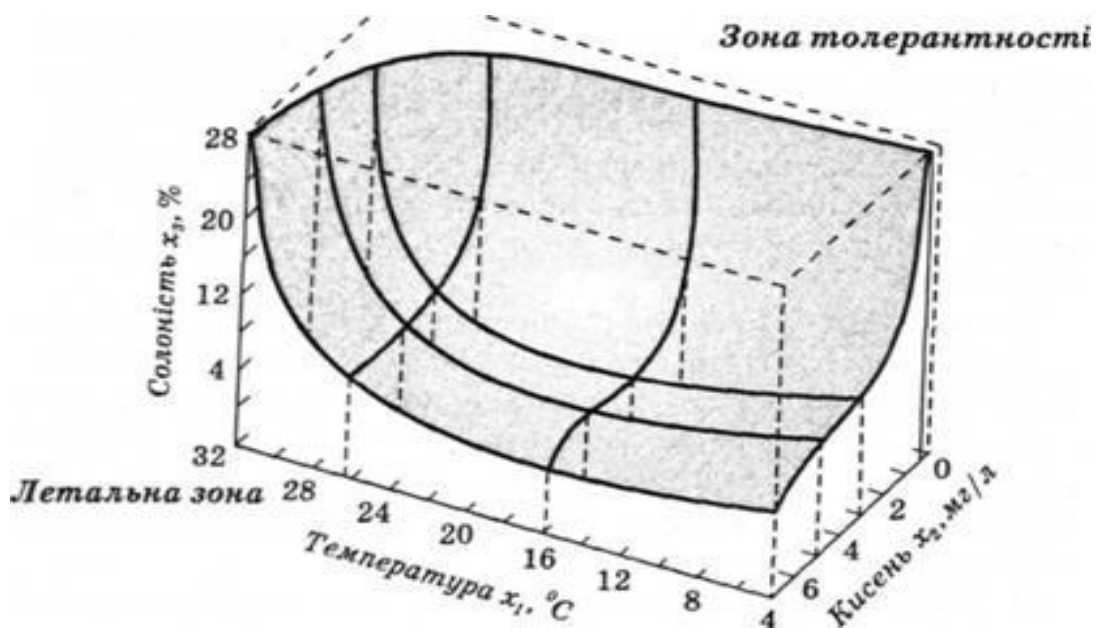


Рис. 13. Фрагмент екологічної ніші

Кожен вид має свою амплітуду значень щодо кожного екологічного чинника, при якій він може існувати. Оскільки факторів, що забезпечують існування у тварин і рослин багато, то екологічну нішу можна уявити собі як ділянку в багатомірному просторі обмежену абіотичними та біотичними факторами, за яких може існувати дана популяція.

Деякі види знайшли свої екологічні ніші в штучних екосистемах, подолали біологічні перепони та адаптувалися до тієї чи іншої системи господарювання – **синантропні види** (наприклад, мухи, таргани, гризуни, міські птахи та ін.). Доволі часто вони є шкідниками і переносниками соціально-небезпечних хвороб (наприклад, чума, орнітози та ін.). Наприклад у м. Берлін постійно перебувають близько 10 тис. кабанів. Причиною цього явища є зниження ролі хижаків у системі «вовк-кабан», відсутність конкуренції в межах біотопу, висока безпека, доступність харчових ресурсів (смітники

житлових масивів, ресторанів, кафе). Наслідками, так званої, «непомірної» благодійності людини є поява диких тварин у містах, де вони з'являються на ігрових площадках, риють ґрунт у парках, скверах, на стадіонах, гинуть під колесами автомобілів, а контакт з людиною може стати причиною особливо небезпечних інфекційних хвороб (африканська чума свиней, хвороба Ауескі та ін.).

Всюди, де фізичне середовище однакове розвиваються подібні екосистеми не залежно від географічного походження. В них еквівалентні екологічні ніші займають види — **екологічні еквіваленти**. Наприклад, зебри і антилопи в Африці, бізони — у Північній Америці, кенгуру — в Австралії, велика та мала рогата худоба — на антропогенно трансформованих територіях.

Екологічну нішу характеризують два поняття:

1. Ширина екологічної ніші. Цей показник завжди відносний та носить порівняльний характер. Так, стенобіонти мають вузьку екологічну нішу, а еврибіонти — широку. Наприклад, про вузьку екологічну нішу говорять характеризуючи дубового шовкопряда, гусінь якої харчується лише дубовим листям. На відміну від нього гусінь непарного шовкопряда харчується багатьма видами листяних дерев, що забезпечує формування широкої екологічної ніші.

2. Ступінь перехрещування екологічних ніш має місце коли види використовують однакові ресурси.

- **екологічні ніші з повним перекриттям** виникають при співпадінні потреб конкурентів;

- **екологічні ніші з частковим перекриттям.** В таких умовах чим більше перекриття тим більша конкуренція, а існування виду можливе завдяки специфічності їх пристосування. *Наприклад особини одного виду займають сховища, недоступні для більш активного конкурента;*

- **повністю розділені екологічні ніші,** види яких взагалі не конкурують між собою.

Ареали таких видів (переважно копитні, які ведуть груповий спосіб життя) знаходяться поруч і суттєво не перехрещуються, водночас, регулярно або епізодично здійснюють обмін особинами між популяціями.

ПРАВИЛО ВІКАРІАТА (Д. Джордана):
близькоспоріднені види, що ведуть груповий спосіб життя, як правило вікаріюють, тобто географічно заміщують один одного

Розрізняють потенційну та реалізовану екологічні ніші:

- **потенційна екологічна ніша** (фундаментальна) представляє собою комплекс екологічних факторів, необхідних для даного виду за відсутності конкурентів (преконкурентна). Цей тип ніші відповідає потенційним можливостям виду.

- **реалізована екологічна ніша** охоплює ту амплітуду умов, яка доступна виду в присутності його конкурентів (постконкурентна). Реалізована ніша, як правило, в тій чи іншій мірі менша від фундаментальної.

Взаємодія між потенційною та реалізованою екологічними нішами пояснюється за допомогою поняття **«екологічної ліцензії»** – місце в просторі та часі, наявність зовнішніх умов та потоків речовини і енергії, які забезпечує екосистема для існування популяції або організмів. Реалізована екологічна ніша ніколи не виходить за межі ліцензії, але при цьому обов'язково перекриває потенційну екологічну нішу. Ліцензія може вміщувати кілька популяцій, при цьому між ними виникає конкуренція за ресурс (складна екосистема). Рослини часто мають подібні екологічні ніші, оскільки у них однакові джерела живлення – сонячна радіація, вода, поживні речовини ґрунту. Але й тут завжди є диференціація: види можуть займати різні яруси, з метою пом'якшення конкуренції за опилувачів або квітнуть в різний час і т. п. У тварин механізм диференціації за екологічними нішами часто буває досить сильним.

Наприклад, у популяції бамбуку Південного Сахаліну немає дрібних хижаків, оскільки вони мешкають поблизу водойм в долинах річок. Їх екологічна ніша заповнена сірими пацюками, які схильні до хижацтва. Існує гіпотеза, що вірус імунодефіциту людини (ВІЛ) зайняв екологічну нішу вірусів грипу, популяція яких була майже знищена сучасними противірусними засобами.

**ПРАВИЛО ОБОВ'ЯЗКОВОГО ЗАПОВНЕННЯ
ЕКОЛОГІЧНИХ НІШ: будь-яка порожня
екологічна ніша завжди стає природно
заповненою**

За принципом Гаузе: два види з однаковими потребами не можуть існувати разом, один з них обов'язково буде витіснений, тобто ці види не можуть займати одну й ту ж екологічну нішу. Це сприяє розділенню екологічних ніш, спеціалізації видів, виникненню екологічної диверсифікації.

Розділ екологічних ніш, як наслідок міжвидової конкуренції отримало назву **екологічної диверсифікації**. Вона здійснюється за такими параметрами:

- **просторове розміщення** – це вибір видами різних стацій. Прикладом може бути міграція чорного щура на північ (завдяки шляху «із варягів у греки») і заселення його на горищах, де раніше жила популяція сірого пацюка. Різні види дятлів: великий, середній та малий строкатий шукають їжу на стовбурі, великих гілках і вітах крон дерева, відповідно, обираючи для існування різні стації;

- **харчовий раціон** – це різні харчові потреби у споріднених видів. Наприклад, ящірки одних видів харчуються лише мурахами, других – термітами, третіх – рослинністю і т. д. Бувають випадки, коли конкуренція за їжу призводить до прискорення розвитку та зміни всього життєвого циклу виду. Так, муха-саркофагіда заражає сарану, відкладаючи в її тіло яйця, а оса-сфекс ослаблену комаху (ту ж сарану) паралізує, затулює в свою нірку разом з яйцем саркофагіди. В результаті личинка мухи гине не витримуючи харчової конкуренції з личинками осі. З часом у личинок мухи виробились і закріпились еволюційні зміни, які характеризуються прискоренням розвитку личинок, а плодючість їх при цьому стала меншою;

• **розподіл активності у часі** базується на різних типах активності: добовій (наприклад, ластівки та кажани) та сезонній (наприклад, ящірки, комахи).

Наслідками екологічної диверсифікації є:

1. Дивергенція – це посилення відмінностей між близькоспорідненими видами за їхнього існування на одній географічній території. Так зване явище «**зміщення ознак**» проявляється у випадках, коли на ділянках сумісного існування два близькоспоріднені види морфологічно різняться більше порівняно з видами, що живуть у різних частинах ареалу. Якщо два види морфологічно схожі, то в межах території їх сумісного проживання морфологічні ознаки набувають специфічності (наприклад, різний окрас, форма дзьоба та ін.);

2. Зміна чисельності популяції, залежно від адаптованості близькоспоріднених видів. Наприклад, в лабораторних умовах за однакової чисельності популяцій двох видів малого мучного хрущака (*Tribolium castaneum* і *Tribolium confusum*) та впливу певних екологічних чинників (температура повітря +34 °C і вологість 70 %) популяція *T. castaneum* завжди домінує. Водночас, за іншого вихідного співвідношення чисельності популяції перевагу однієї чи іншої передбачити неможливо, незалежно від впливу абіотичних чинників.

3. Спеціалізація виду. Наприклад, на Кубі гостромордий крокодил характеризується великою екологічною пластичністю і добре адаптований до засолення водойм, а кубинський крокодил зустрічається лише в прісних водах та за сумісного існування

виявляється більше конкурентоспроможним через вузьку спеціалізацію. Наслідком такого співіснування стало витіснення гостромордого крокодила в солоні води.

ПАРАДОКС ХАДИСОНА (для гідробіонтів): два види можуть співіснувати в одній екологічній ніші, а якщо вони близькоспоріднені та вимушені використовувати один ресурс, то природний добір може сприяти їхньому співіснуванню і ці види будуть еволюціонувати в одному напрямку

Вплив екологічних чинників на рівні виду.

Види адаптуються до впливу екологічних чинників наступним чином:

- **визначення географічного поширення** (положення, контури, розміри ареалів, провідними серед яких є температура і вологість). Протягом свого життєвого циклу особини одного виду можуть міняти середовище проживання, входячи в зовсім різні спільноти. Подібне явище спостерігається у багатьох комах. *Наприклад, у комара, личинки якого живуть у водному, а дорослі особини – в наземно-повітряному середовищі життя. Багато видів тварин належать до різних біологічних угруповань залежно від пори року (міграції птахів і ссавців), пристосовуючись таким чином до сезонних змін клімату;*

- **обмеження географічного поширення пов'язано з діапазоном впливу абіотичних чинників,**

пристосувальною еволюцією та підпорядковується морфолого-зоогеографічним закономірностям, які стосуються підвидів одного виду або близьких видів;

- **зміна життєвих циклів** у видів носять статичний характер та може бути проілюстрована за допомогою морфолого-зоогеографічних закономірностей.

ПРАВИЛО БЕРГМАНА: в міру віддалення від полюсів до екватора розміри тіла пойкилотермних тварин стають більшими, а гомойотермних – меншими

Наприклад, білий ведмідь більший за бурого ведмеда, а останній – за гімалайського; найбільший із пінгвінів – імператорський (зріст 90–120 см), живуть на берегах Антарктиди на льоду, королівський пінгвін (до 95 см) живе на півночі, в більш теплому кліматі, а найменший – малий (40 см) живе біля південного берегу Австралії та Нової Зеландії. Це пов'язано з тим, що великим тваринам з постійною температурою тіла в холодному кліматі легше утримувати температуру (тому вигідно, щоб розміри тіла були великими), а в теплому – необхідно її випромінювати.

ПРАВИЛО АЛЛЕНА: виступаючі частини тіла теплокровних тварин в холодному кліматі коротші, ніж в теплому

Наприклад, американська пустельна лисиця, що живе в пустелі Північної Америки і відрізняється довгими ногами та великими вухами від близькоспоріднених видів, що живуть в прерії, лісостепу та степу. Пов'язано це з тим, що подовження різних частин тіла сприяє ефективнішому випроміненню тепла.

ПРАВИЛО ГЛОГЕРА: у близьких видів теплокровних тварин, що живуть в районах з різним кліматом забарвлення тіла різне: темніше і більш насичене притаманне формам із теплих та вологих частин земної кулі (що пов'язане з накопиченням пігментів – еумеланінів), переважно світле – із сухих і спекотних областей (пігменти – феомеланіни)

Наприклад, індійський тигр має яскравіше забарвлення ніж тигр з далекого Сходу; пустельне забарвлення характерне для пустельно-степових тварин, що робить їх непомітними на фоні піску та сухих трав.

Запитання для самоперевірки:

- 1. Як класифікують види залежно від величини ареалу і характеру поширення видів?*
- 2. Поясніть різницю між просторовою, трофічною та багатомірною екологічною нішею. Наведіть приклади.*
- 3. Поясніть взаємодію між потенційною й реалізованою екологічною нішею за допомогою екологічної ліцензії.*

4. За якими параметрами здійснюється екологічна диверсифікація?

5. Наведіть приклади статичних адаптації у видів за допомогою морфолого-зоогеографічних закономірностей.

6. Як проявляється вплив екологічних чинників на рівні виду?

ТЕМА 2.3. СИНЕКОЛОГІЯ (ВЧЕННЯ ПРО БІОЦЕНОЗИ)

Ключові поняття та терміни: угруповання, біоценоз, біотоп, фітоценоз, зооценоз, мікроценоз, зв'язки в біоценозі (топічні, форетичні, трофічні, стохастичні, інформаційні, гостальні, просторові, фізичні і хімічні), просторова структура біоценозу, ярусність, мозаїчність, консорція, синузія, парцела, «каскад вимирання», ключові види, екологічні «інженери»

Структурно-функціональна організація біоценозу.

На будь-якій ділянці земної поверхні мешкає комплекс видів. Ізольовано види довго існувати не можуть, оскільки швидко погіршують умови свого існування. Тому, в природі особини, популяції та види завжди живуть у спільнотах (угрупованнях), створюючи системи з емерджентними властивостями, які відсутні в популяційних системах, що входять до їх складу.

Популяції різних видів організмів, які сумісно існують на одній території формують біологічні системи — біотичні угруповання або біоценози.

СИНЕКОЛОГІЯ (екологія спільнот) – це розділ екології, який вивчає особливості формування та функціонування угруповань різних видів, досліджує весь комплекс впливів та взаємовідносин в біоценозі

УГРУПОВАННЯ – це сукупність видів, об'єднаних між собою:

- *певними взаємозв'язками (трофічними, топічними, інформаційними, форетичними та ін.);*
- *територією проживання – біотопом;*
- *впливом комплексу умов існування*

Поняття «угруповання» часто використовують як синонім терміну «біоценоз». Однак, воно має дещо вужчі межі. *Наприклад, виділяють окремо угруповання комах, птахів, мікроорганізмів.* Водночас, угруповання постійно змінює зовнішній облік (*наприклад, зимовий, осінній та весняний ліс*), але зберігає властиві йому структуру та функції.

БІОЦЕНОЗ визначають як сталу біологічну систему, в якій організми пов'язані між собою різними типами зв'язків і населяють порівняно однорідну ділянку суші або води – біотоп

Термін біоценоз вперше було вжито німецьким зоологом К. Мебіусом (1977).

Біоценоз та біотоп нерозривно пов'язані один з одним, про що свідчать ряд принципів їх взаємозв'язку в системі «біотоп-біоценоз».

ПРИНЦИП РОЗМАЇТТЯ УМОВ ЖИТТЯ (Тіннеман А.): чим різноманітніші умови біотопу, тим більше число видів існує в біоценозі та навпаки – в одноманітних біотопах з порівняно стабільними умовами життя кількість видів різко зменшується

ПРИНЦИП ПОВІЛЬНОЇ ЗМІНИ СЕРЕДОВИЩА (Франц Г.М.): чим повільніше змінюються умови середовища в біотопі та чим триваліший час він залишається незмінним, тим багатший на види біоценоз, урівноваженіший і стабільніший

ПРИНЦИП ВИДОВО-РОДОВОГО ПРЕДСТАВНИЦТВА (Іллієс Й.): оскільки два види (навіть близькоспоріднені) не можуть займати однакові екологічні ніші в одному біотопі, багаті видами роди, як правило, представлені в біотопі єдиним видом

Угруповання можна назвати біоценозом лише тоді, коли воно відповідає таким критеріям: видовому складу та просторовій структурі.

Видовий склад біоценозу визначають за наступними критеріями:

1. Характерний видовий склад. Існує дві характерні групи видів:

- **домінантні види**, які творять зовнішній вигляд біоценозу, причому кожен з них має свою особливу, неповторну зовнішність. Домінування особливо виразно проявляється там, де абіотичні чинники носять екстремальний характер (пустеля, тундра). Так, біоценози лісів Півночі можуть на 90 % бути представлені одним

або двома видами дерев, в той час як в тропічних лісах домінантами можуть бути понад 10 видів дерев. Назву біоценозу дають за рослинними асоціаціями, наприклад, біоценоз очеретяний, сосновий, ковиловий, сфагновий, пшеничного поля й ін.). У водному середовищі поділ на біоценози пов'язаний з екологічними зонами водойми, наприклад, біоценози літоральної зони, абісальних глибин та ін.

На особливу увагу серед них заслуговують:

- **види-едифікатори** – це види рослин, які переважають у фітоценозах і визначають особливості рослинного угруповання та мікросередовище. Вони контролюють біоценотичне середовище, створюючи тим самим умови для існування інших видів;

- **субдомінантні види (другорядні)**, які своєю присутністю віддзеркалюють умови місцезростання. Наприклад, коли ми згадуємо про барвінок, то бачимо діброву, в якій домінує дуб.

Про значення окремого виду у видовій структурі біоценозу судять за такими показниками:

- **багатство виду** – це число видів в угрупованні;

- **частота зустрічності** – це відношення числа особин одного виду до загальної чисельності особин угруповання виражене у відсотках;

- **ступінь домінування** – це біологічна маса (для великих особин) або число особин (для дрібних особин) одного виду на одиницю площі або об'єм простору, що він займає;

• **видове розмаїття** визначають малочисельні рідкісні види.

2. Видова структура біоценозу забезпечує колообіг речовини й енергії та включає необхідну для цього сукупність організмів: угруповання рослин – **фітоценоз**, угруповання тварин – **зооценоз**, мікробний компонент біоценозу – **мікроценоз**.

Деякі види відіграють в угрупованнях настільки важливу роль, що визначають здатність інших видів до існування. Це так звані **ключові види**. Їх зникнення може спровокувати серію загибелі інших видів – **«каскад вимирання»**. Наприклад, за відсутності вовків, які регулюють чисельність травоядних, ріст чисельності останніх може призвести до руйнування рослинного покриву і зникнення багатьох видів фітофагів. Фікуси в тропічних лісах забезпечують своїми плодами багато видів птахів та ссавців. Завдяки діяльності бобрів утворюються місцеіснування з підвищеною вологістю, сприятливі для багатьох видів.

В угрупованні складно визначити, які ж види є ключовими для конкретної екосистеми. Так звані види **«екологічні інженери»** змінюють середовище існування у власних цілях, при цьому опосередковано створюють умови (місцеіснування) для існування інших видів.

Цікавим підходом, що визначає взаємозв'язок між біорізноманіттям та функціонуванням екосистеми є гіпотеза надлишковості або **«гіпотеза заціпок»**, згідно з якою види подібні до кнопок, що виконують незначну, але важливу роль для утримання системи. Зникнення видів один за одним зумовлює ослаблення зв'язків всередині

системи. Водночас, кожен з видів в екосистемі виконує декілька функцій і дублює один одного, тому зникнення одного виду відразу не є відчутним, в той же час може бути непередбачуваним (гіпотеза унікальності).

Зв'язки між компонентами біоценозу.

Між компонентами біоценозу існують різні типи зв'язків:

Стохастичні зв'язки – випадкова взаємодія.

Трофічні – виникають між організмами, коли вони харчуються один одним:

- ***прямий зв'язок*** проявляється при безпосередній взаємодії системи «хижак-жертва» та «паразит-хазяїн». *Наприклад, харчування левів антилопами, гієн – трупами тварин, жуків-гнойовиків – екскрементами рогатої худоби;*

- ***опосередковані зв'язки*** виникають при конкуренції різних видів за один ресурс. *Наприклад, поїдаючи комах-запилувачів, птахи побічно впливають на кількість вироблених рослиною плодів, на хижаків і паразитів цих тварин та рослин.*

Топічні зв'язки – створення одним видом умов для існування іншого (наприклад, паразитизм, коменсалізм або взаємодія між деревом та комахами, птахами, ссавцями, що живуть на ньому).

Форетичні зв'язки – участь одного виду в поширенні іншого: ***зоохорія*** – перенесення тваринами на поверхні свого тіла насіння, пилку, ***форезія*** – дрібних особин.

Фабричні зв'язки – використання одним видом продуктів життєдіяльності інших видів для влаштування

фабрикацій – свого помешкання. *Наприклад, птахи використовують для спорудження своїх гнізд гілки дерев, траву, пір'я інших тварин.*

Гостальні зв'язки виникають між популяцією хазяїна і популяцією паразита (екстенсивність та інтенсивність інвазії).

Просторові зв'язки між різними організмами і видами при їх поширенні та розселенні. *Наприклад, успішному існуванню і розмноженню пугачів та сов, крім сприятливих кормових умов необхідна наявність вільних гніздових стацій.*

Інформаційні зв'язки – пов'язані з передачею генетичної інформації. На будь-якому рівні генетичного контролю (молекулярному, клітинному, організмовому, популяційному) гени задають початкові умови, а наступні процеси відбуваються за принципом саморегуляції за рахунок зворотного зв'язку.

Часові зв'язки виникають за контакту між особинами одного або різних видів у часі. *Наприклад, здатність жертви уникати контакту із хижаками через різні форми адаптації до добових ритмів.*

Фізичні зв'язки проявляються за фізичного контакту між особинами одного або різних видів. *Наприклад, спарювання, вигодовування, симбіоз.*

Хімічні зв'язки – це адаптація організмів до середовища життя, передусім, пов'язана з активністю внутрішньоклітинних ферментів та їх здатністю до утворення альтернативних шляхів підтримання метаболічних процесів і виробленню нових специфічних властивостей. *Наприклад, паразитичні нематоди-*

геогельмінти в ході життєвого циклу можуть змінювати тип обміну речовин та дихання: на стадії імаго в організмі хазяїна – анаеробний, у докїллі в стадії яйця – аеробний.

3. Тривалість життя у часі. Біоценоз з його видовим складом є системою стійкою і довговічною, однак його компоненти мають різну тривалість життя. *Наприклад, у мікробів вона триває хвилини, у дрібних безхребетних – дні, у великих – роки, а лісові дерева живуть сотні років.* Окремі біоценози тропічних лісів вирізняються геологічною історією, тоді як на місцях згарищ чи евтрофних озер розвиваються цілком юні біоценози.

4. Визначені територія та межі. Простір, на якому функціонує окремий біоценоз характеризується однорідністю й особливістю умов біотопу. Невеликі за розмірами біоценози можуть існувати на кількох метрах квадратних (*наприклад, джерело з його особливим тваринним і рослинним світом, камінець вкритий мохом, мурашник*) та входять до складу більших – *ялицевого лісу, а він, у свою чергу, – до лісового масиву Українських Карпат.* Головним у визначенні меж біоценозу є необхідний набір видів для реалізації обігу матерії та енергії.

3. Просторова структура біоценозу пов'язана з розподіленням організмів у просторі та часі, а також характером їх взаємодій між собою й навколишнім середовищем. В комплексі це формує поняття «внутрішня організація угруповання» та визначається наступними параметрами:

- ***розподілення у просторі;***
- ***розмежування у часі.***

Однорідність біотопу в межах біоценозу є відносною і місцеіснування відрізняються відмінностями у зволоженні ґрунту, засоленості, різноманітності рослинного покриву, неоднакової освітленості тощо.

Популяції у складі біоценозів розташовуються у просторі горизонтально – **мозаїчно** і вертикально – **ярусно**.

1. Вертикальна ярусність (стратифікація). Два основних яруси автотрофний та гетеротрофний в багатьох біогеоценозах та екосистемах розділяють на додаткові. Завдяки цьому система завжди займає трьохмірний простір. Наприклад, лісові фітоценози вертикально структуровані за ярусністю:

- перший ярус – ґрунт, листяна підстилка, лишайники, водорості;
- другий ярус – низькорослі трави, мохи;
- третій ярус – високорослі трави, напівкущі;
- четвертий ярус – кущі;
- п'ятий ярус – середньорослі дерева;
- шостий ярус – високорослі дерева.

Ярусне розподілення видів у просторі знижує конкуренцію між ними, забезпечує існування багатьох видів на обмеженій території та сприяє максимальному використанню ресурсів середовища.

Компоненти біоценозу ніколи не існували в природі як окремі й самостійні частини. Їхній взаємозв'язок здійснюється за рахунок різних типів зв'язків. Одним із таких типів міжвидового поєднання на визначеній території є консорція.

Консорція – це структурна одиниця біоценозу, що об'єднує автотрофні та гетеротрофні організми на основі топічних і трофічних зв'язків навколо центрального ядра. Наприклад, дерево, що росте окремо і взаємопов'язані з ним організми: лишайники, комахи, ссавці, паразити рослин та тварин й ін. Такого типу угруповання не притаманні саморегуляція й самовідновлення (рис. 14).

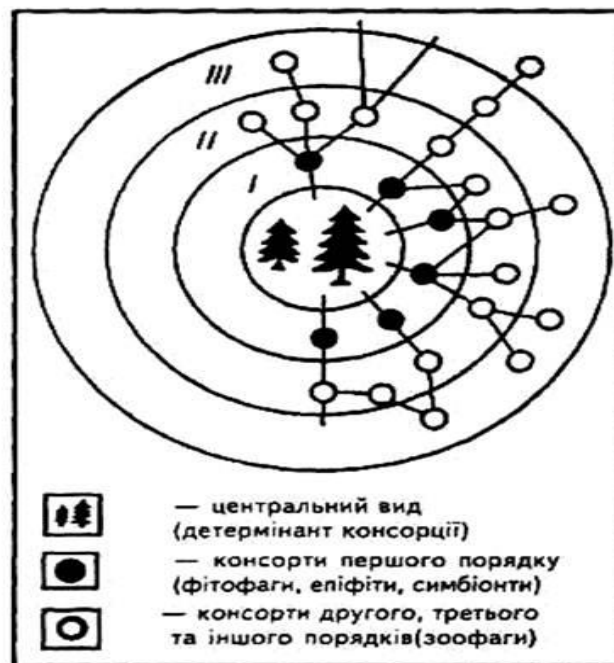


Рис. 14. Структура консорції на прикладі хвойного лісу

Горизонтальна структура (зональність) обумовлена мозаїчністю і пов'язана з нерівномірним розподілом популяцій по площині. Мозаїчність біоценозу проявляється в його поділі на окремі мікроценози, які відрізняються за видовим складом, кількісним співвідношенням особин. Елементами горизонтального розчленування також можуть бути синузії.

Синузія – структурна частина фітоценозу у вертикальному та горизонтальному розчленуванні

біоценозу, що утворена подібними видами за життєвими формами й обмежена в просторі та часі. *Наприклад: в сосновому лісі можна виділити синuzію мохів, синuzію чорниці, синuzію сосни та ін. (рис. 15).*

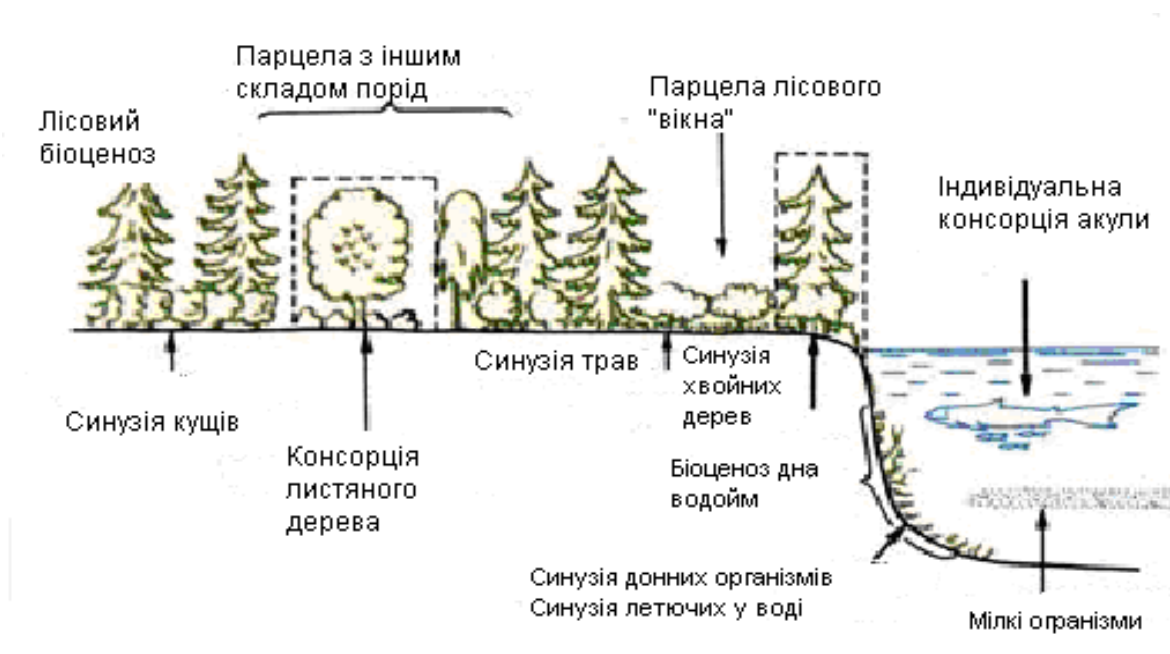


Рис. 15. Просторова структура біоценозу

Парцела – структурна частина у горизонтальному розчленуванні біоценозу, яка відрізняється від інших частин складом і властивостями компонентів. *Наприклад, березові зарості у хвойному лісі.*

Різні групи організмів можуть змінювати своє просторове положення та активність упродовж певного періоду часу: доби, місяця, сезонів, року тощо. *Наприклад, добова вертикальна міграція характерна для прісноводних гідробіонтів: на світанку біля поверхні води знаходяться фотосинтезуюча вища водна рослинність та фітопланктон, пізніше до поверхні мігрують безхребетні (ранішній пік чисельності 6–10 год); у денні години, коли*

реєструють зниження фотосинтетичної активності ці організми переміщуються на дно водойми (денний пік – 10–14 год.); у сутінкові години (18–22 год.) гідробіонти рівномірно розташовуються в товщі води від дна до поверхні, а вночі концентруються біля самого дна.

У часі використання автотрофних організмів гетеротрофами може відбуватися не відразу, а з суттєвою затримкою. Наприклад, листя, деревина, коріння в лісовій екосистемі споживаються редуцентами не відразу, а з часом.

Також, на властивості біотичного угруповання впливають такі чинники як:

- трофічні взаємозв'язки;
- етологічна структура популяцій (зграї, колонії, пари та ін.);
- гомотипові та гетеротипові коакції;
- характер розмноження: зв'язок нащадків з батьками, статеве і безстатеве розмноження та ін.

Запитання для самоперевірки:

1. В якому випадку поняття «угруповання» та «біоценоз» є синонімами?
2. Які існують типи зв'язків між організмами?
3. Які особливості зміни просторової структури біоценозу у часі?
4. Наведіть приклади видової та просторової структури біоценозу.
5. Визначте основні принципи взаємозв'язку в системі «біотоп-біоценоз».

6. За якими показниками визначають значення окремого виду у видовій структурі біоценозу?

7. Поясніть причини ефекту «каскад вимирання» видів.

ТЕМА 2.4. БІОГЕОЦЕНОЗ ЯК ЕЛЕМЕНТАРНА ЕКОСИСТЕМА

Ключові поняття та терміни: біогеоценоз, екотоп, сукцесія, первинна та вторинна сукцесія, кліматичний клімакс, едафічних і циклічний клімакс, дисклімакс, закон сукцесійного уповільнення, принцип сукцесійного заміщення, зоогенні, фітогенні, антропогенні та катастрофічні сукцесії, континуум, екотон, види-індикатори, краєвий ефект

БІОГЕОЦЕНОЗ – це визначена окрема ділянка біосфери Землі з однорідними природними явищами (склад атмосфери, ґрунту, водним режимом) та визначеною структурою біоценозу, поєднаних обміном речовин і енергії в єдиний природний комплекс

Взаємозв'язок біоценозу та екотопу формує **біогеоценоз**. Термін біогеоценоз був введений в 1944 р. М.В. Сукачовим (рис. 16).

ЕКОТОП – це однорідний за абіотичними факторами простір середовища, зайнятий біоценозом, який включає кліматотоп (атмосферу) і едафотоп (ґрунт).

Деякі автори біогеоценоз ототожнюють з екосистемою (Ю. Одум, В. Кучерявий).

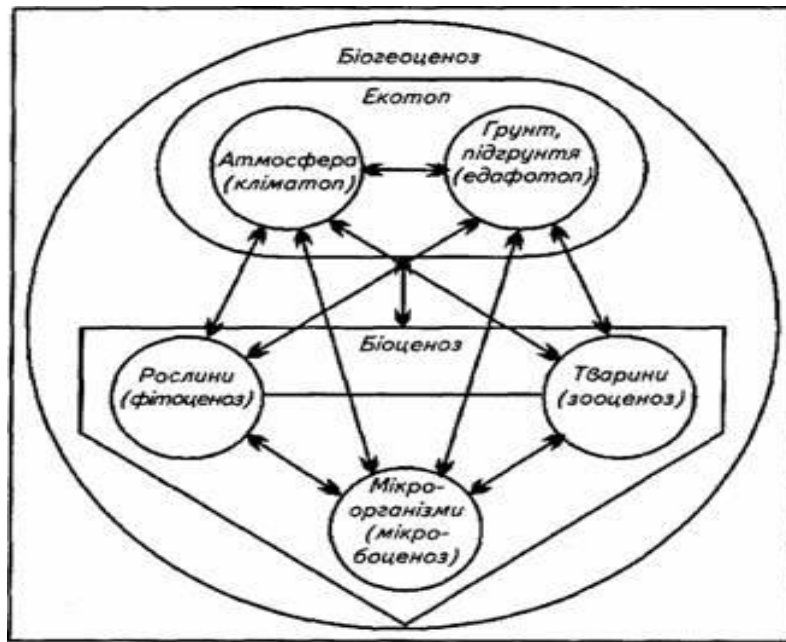


Рис. 16. Схема будови біогеоценозу
(за В.М.Сукачовим)

Біогеоценоз можна розглядати як один з видів екосистеми, що має чітку територіальну прив'язку. З іншого боку, біогеоценоз можна розглядати як найнижчий рівень ієрархії екосистеми, тобто її мінімальну розмірну одиницю. У цьому випадку між поняттями «біогеоценоз» та «екосистема» можна ставити знак «дорівнює».

Для кожної такої одиниці екосистеми лімітуючим є вплив власного специфічного чинника. Біогеоценози здатні швидко (упродовж декількох місяців або років) змінювати свою структурно-функціональну організацію під впливом зовнішніх чинників, що пов'язано з процесами заміщення, загибелі та ін. Водночас, такі зміни залишаються непомітними на вищих рівнях організації екосистеми й носять місцевий та короткотерміновий характер порушень. Вони відбуваються за рахунок поступової зміни фізичного середовища під впливом

біотичних угруповань з метою модифікації та створення умов для існування інших популяцій. Це явище отримало назву **сукцесія** (від лат. "суццедо" – наступний). Наприклад, послідовне освоєння упалого дерева грибами, бактеріями, безхребетними.

СУКЦЕСІЯ – це направлений розвиток екосистеми, результатом якого є встановлення рівноваги між біотичним угрупованням та фізичним середовищем

В процесі сукцесії популяції організмів і типи функціональних зв'язків між ними закономірно та періодично змінюють один одного. На противагу еволюційному процесу, який є незворотнім, сукцесійні процеси розвиваються циклічно (по спіралі). Наприклад, в лісі через вітровії, урагани, пожежі постійно виникають ділянки з порушеним рослинним покривом. Кожне впале дерево звільняє простір для початку сукцесійного процесу.

ПРИНЦИП СУКЦЕСІЙНОГО ЗАМІЩЕННЯ: поступове заміщення одних видів біоценозу іншими

Заміщення видів при сукцесії через ряд етапів буде відбуватися доти, поки не буде досягнуто рівноваги між біотичним та абіотичним її компонентом.

Розрізняють сукцесії:

- **зоогенні**, які виникають під впливом життєдіяльності тварин. *Наприклад, неконтрольоване зростання чисельності популяція бакланів на території заповідника «Куршська коса» в Литві призвело до знищення вікового прибережного соснового лісу, через надмірну кількість гніздових місць та екскрементів, які «спалюють» хвою дерев;*

- **фітогенні** – під впливом рослинності;

- **антропогенні** – за впливу діяльності людини;

- **катастрофічні** – внаслідок пожежі, землетрусу, повені тощо.

В екології порушення середовища прийнято розмежовувати на катастрофу та **стихійне лихо**. Останні відбуваються в біотичних угрупованнях доволі часто і зумовлюють еволюційні зміни, що дозволяють уникнути впливу несприятливого чинника за його повтору. *Наприклад, викошування трави відбувається регулярно і рослини адаптуються до нього змінюючи терміни вегетації та цвітіння. Так, кульбаба відцвітає до його початку, а жовтець їдкий починає квітнути після завершення сінокошу.*

В природних екосистемах шкідливі впливи на рівні особин та популяцій виявляються корисними на рівні виду з точки зору адаптативної еволюції.

Катастрофи передбачити неможливо, вони виникають несподівано, характеризуються потужною руйнівною силою і організми не зберігають «**генетичну пам'ять**» про неї. *Наприклад, виверження вулкану,*

пожежі, шкідники знищують біоценози, сприяючи тим самим повторенню сукцесії.

Розрізняють первинні та вторинні сукцесії.

Первинна сукцесія – це процес розвитку і зміни екосистем на раніше не заселених ділянках (пісок, лавовий потік, поверхня нещодавно утвореної скелі). Наприклад, поступове обростання гранітної скелі, яке завершується розвитком лісу або заростання піщаних дюн та ін.

Вторинна сукцесія – це відновлення екосистеми, що раніше існувала на даній території. Наприклад, відновлення соснового лісу після пожежі або вирубки, природний заповідник Асканія-Нова в Україні, джунглі та інші території, на яких раніше вели господарську діяльність.

Сукцесійний процес здійснюється поетапно, при цьому біотичні угруповання послідовно змінюють один одного, і лише деякі види можуть зберігатися від початкових стадій до зрілого стану екосистеми (рис. 17).

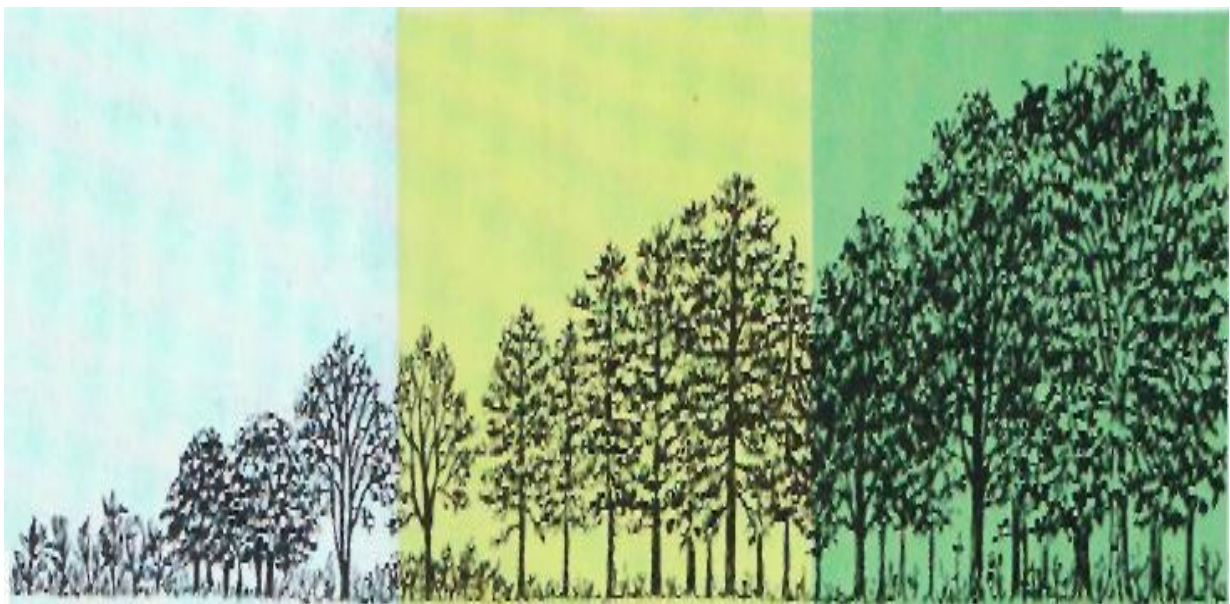


Рис. 17. Сукцесійний процес

Закономірності сукцесійного процесу:

• **початкова стадія сукцесії** або **стадія сукцесійного росту** характеризується незначним видовим різноманіттям з простими схемами харчування. В переважній більшості занесення спор та насіння, проникнення піонерних рослин на нову територію відбувається випадково і пов'язано з видовим складом суміжних біотопів. Однорічні рослини витрачають більшу частку енергії на відтворення насіння та освоєння вільної території, а не на розвиток біомаси (листа, пагону, кореневої системи). Місцеіснування здатні освоїти та закріпитись у ньому лише ті види, які володіють екологічною валентністю до абіотичних чинників конкретного середовища. Між видами представленими великою кількістю продуцентів і незначною – редуцентів виникають конкуренція, витіснення найменш пристосованих популяцій, видозміна місцеперебування та поступова стабілізація умов і взаємовідносин.

Продуктивність екосистеми на цій стадії досягає максимуму з високими показниками біомаси. Водночас, висока продуктивність біогеоценозу зумовлює її низьку надійність та нестабільність середовища, а це означає, що можуть відбуватися різкі коливання чисельності і щільності популяцій.

Біогеоценоз отримує поживні речовини від інших біогеоценозів, як правило зі стоком від суміжних біогеоценозів;

• **стадія зрілості або стабілізації** характеризується зростанням кількості та ролі симбіотичних відносин, ускладненням ланцюгів живлення й харчової сітки. В

біогеоценозі домінують редуценти, що розкладають велику кількість мертвої органіки. Серед рослин домінують багаторічні трави, кущі, дерева, які значну частку енергії та поживних речовин витрачають на підтримання кореневої системи, стовбура, а не на утворення нових рослин. Біотичні угруповання біогеоценозу самі добувають, утримують і переробляють біогенні речовини, які їм необхідні. Система стає більш надійною та стабільною;

• **стадія клімаксу** є завершальним етапом сукцесійного процесу, коли всі види угруповання зберігають відносно сталу чисельність та характеризується відсутністю подальших структурних змін. Формується стабільний біогеоценоз, в якому на одиницю потоку енергії приходить максимальна біомаса, видове різноманіття і реалізуються усі можливі міжвидові взаємозв'язки. Водночас, є мінімальною або повністю відсутня річна чиста продукція органічної речовини. Стратегія життя рослин в такому угрупованні спрямована на збільшення розмірів організму, накопичення поживних речовин і води та посилення міжвидової конкуренції, що зумовлює скорочення видового багатства біогеоценозу.

ЗАКОН СУКЦЕСІЙНОГО УПОВІЛЬНЕННЯ:
процеси, які відбуваються в стійких
врівноважених системах, як правило, проявляють
тенденцію до уповільнення

Кожний наступний етап сукцесійного процесу триває довше і повільніше від попереднього та має циклічний характер через регулярно виникаючі катастрофи.

Розрізняють декілька варіантів клімаксного процесу.

Кліматичний клімакс – це теоретичне угруповання, спрямоване на розвиток біогеоценозу на даній території, а його компоненти знаходяться у рівновазі із загальними кліматичними умовами.

Едафічний клімакс має місце в тих випадках, коли рельєф місцевості, водойми, ґрунт та інші фактори перешкоджають розвитку кліматичного клімаксу.

Антропогенний субклімакс (дисклімакс) реєструють у випадках, коли угруповання підтримуються людиною. *Наприклад, через надмірний випас худоби в степу утворюється пустеля (дисклімакс), хоча за умовами регіонального клімату повинен зберегтися степ (кліматичний клімакс). Так, пустеля Олешківські піски в Херсонській області поблизу біосферного заповідника Асканія-Нова утворилася тут у ХІХ столітті, коли барон Фальц-Фейн, засновник заповідника почав завозити і випасати величезні стада овець, які знищили траву, звільнили піски, а вітрова ерозія сприяла розширенню пустелі.*

Катастрофічний (циклічний) клімакс – це повторення циклічного сукцесійного процесу після знищення біоценозу в результаті катастрофи. Кліматичний та катастрофічний клімакс не завжди співпадають

Для розмежування біогеоценозів користуються характерними ознаками, які поділяють на:

- **фізіономічні** – це виділення площі з рослинністю за наявністю домінуючих видів (наприклад, діброва). Такий підхід може бути використаний за наявності 1–2 видів-домінантів;

- **таксономічні** – базуються на поодиноких видах або сукупності характерних видів, які можуть існувати разом лише в одній конкретній екосистемі;

- **екологічні**, які визначають за параметрами абіотичного середовища.

Визначення границь екосистеми є складним завданням. У разі поступової зміни абіотичних чинників на межі різних біогеоценозів перехід від однієї екосистеми до іншої є згладженим, біотичні угруповання поступово змінюються і визначити їхні межі вкрай важко (наприклад, схил пагорба). Таке явище носить назву **континуум**.

За різкого розмежування біогеоценозів (наприклад, границя між лісом та посівами зернових) між ними виникає перехідна зона (зона напруження) – **екотон**. Часто чисельність та щільність популяцій в перехідній зоні значно перевищує ці показники у центральній частині екосистеми, що отримало назву **краєвого ефекту**.

Різкий перехід між екологічними системами пов'язаний, передусім, з просторовим розміщенням найважливіших екологічних чинників. Першими на зміну абіотичних чинників реагують **види-індикатори** – це організми з вузькими межами екологічної валентності, які за зміни абіотичних чинників здатні реагувати проявом фізіологічних і поведінкових реакцій або самою своєю

появою свідчать про зміни в середовищі їхнього існування чи його певні характеристики. Кращими екологічними індикаторами є види К-стратегі. *Наприклад, біологічним індикатором забруднення атмосфери в урбоєкосистемах є соснові культури; кропива і малина свідчать про високий вміст азоту у ґрунті; личинки комарів-звонців є індикаторами органічного забруднення ґрунту; жуки-короїди – антропогенного забруднення повітря та вмісту у ньому хімічних речовин.*

Запитання для самоперевірки:

1. В якому випадку поняття «біогеоценоз» та «екосистема» є синонімами?
2. Дайте визначення біогеоценозу за В.М. Сукачовим.
3. Назвіть закономірності сукцесійного процесу.
4. Поясніть причини та особливості формування фітоценозу на різних етапах сукцесійного процесу.
5. Які причини виникнення кліматичного, едафічного клімаксу і дисклімаксу?
6. Які особливості реакції відповіді біотичного угруповання на порушення середовища існування (катастрофу і стихійне лихо)?
7. Особливості розмежування біогеоценозів.
8. Про що свідчить види-індикатори?

ТЕМА 2.5. КОНЦЕПЦІЯ ЕКОЛОГІЧНОЇ СИСТЕМИ

Ключові поняття та терміни: екологічна система, концепція екологічної системи, біологічний спектр, трофічна та біологічна структура екосистеми, принцип емерджентності, продуктивність екосистеми, чиста первинна, валова, вторинна продукція, чиста продукція угруповання, закон спадаючої віддачі, «енергетична субсидія», біомаса, урожай на корені, закон збереження життя, «ціна врожаю»

Основною функціональною одиницею екології є екологічна система. Цей термін вперше був введений англійським біологом А. Тенслі в 1935 р.

ЕКОЛОГІЧНА СИСТЕМА (ЕКОСИСТЕМА) – це історично сформована, безперервно змінювана єдність, що включає всі організми на даній території, які взаємодіють між собою і з фізичним середовищем таким чином, що потік енергії створює:

- певну трофічну структуру;
- видове різноманіття;
- колообіг речовин

Екологічна система на відміну від біогеоценозу не має просторової прив'язки. Наприклад, екосистемою може

бути корова із мікроорганізмами, що паразитують на її тілі, трухлявий пеня, термальне джерело та ін.

Концепція екосистеми.

ЕКОСИСТЕМА – це структурна одиниця екології

I. Складність зв'язків на структурному рівні забезпечується числом її елементів і зв'язків між ними. В основі концепції ієрархічних рівнів організації в екології лежить так званий «*біологічний спектр*», який визначає основні рівні організації живої матерії: ген, клітина орган, організм, популяція, біоценоз. На кожному з рівнів у результаті взаємодії з навколишнім фізичним середовищем (енергія, речовина) виникають характерні функціональні системи: генетичні, клітинні, системи органів, популяційні, екологічні (табл. 2).

Таблиця 2

Спектр рівнів організації (за Ю. Одумом)

Біотичні компоненти	Ген	Клітина	Орган	Організм	Популяція	Біоценоз
+						
Абіотичні компоненти	РЕЧОВИНА ~~~~~ ЕНЕРГІЯ					
=						
Біосистеми	Генетичні системи	Клітинні системи	Системи і органів	Системи організмів	Популяційні системи	Екологічні системи

Адаптація проявляється на різних ієрархічних рівнях організації живого: від молекулярного до біоценотичного.

- **молекулярний (молекулярно-генетичний) рівень** має місце за організації живої матерії в складні високомолекулярні органічні сполуки: білки, нуклеїнові кислоти;

- **субклітинний (надмолекулярний) рівень**, коли матерія організовується в органоїди: хромосоми, мітохондрії, комплекс Гольджі, рибосоми, лізосоми та ін.;

- **клітинний рівень** – утворюються клітина – елементарна структурна і функціональна одиниця живого;

- **органно-тканинний рівень** – це формування тканин – сукупність клітин подібних за структурою і функцією та пов'язаних міжклітинною речовиною; органів – частина багатоклітинного організму, що виконує певну функцію;

- **організмівий (онтогенетичний) рівень** – утворення організму (особина, індивідуум) – неподільної одиниці життя, її реального носія, що характеризується всіма її ознаками;

- **популяційно-видовий рівень** – жива матерія організовується в популяції;

- **біоценотичний рівень** – біотичні угруповання пов'язані між собою, що населяють однорідний життєвий простір (біотоп);

- **біогеоценотичний рівень** – біоценоз утворює комплекс з абіотичними чинниками в межах однієї території (екотопу). Компоненти біогеоценозу пов'язані між собою колообігом речовини, енергії та інформації.

- **біосферний рівень** – жива матерія утворює біосферу – оболонку Землі, яка формується під впливом діяльності живих організмів.

Абіотичний чинник, впливаючи на організм, може зумовити два варіанти відповіді (рис. 18):

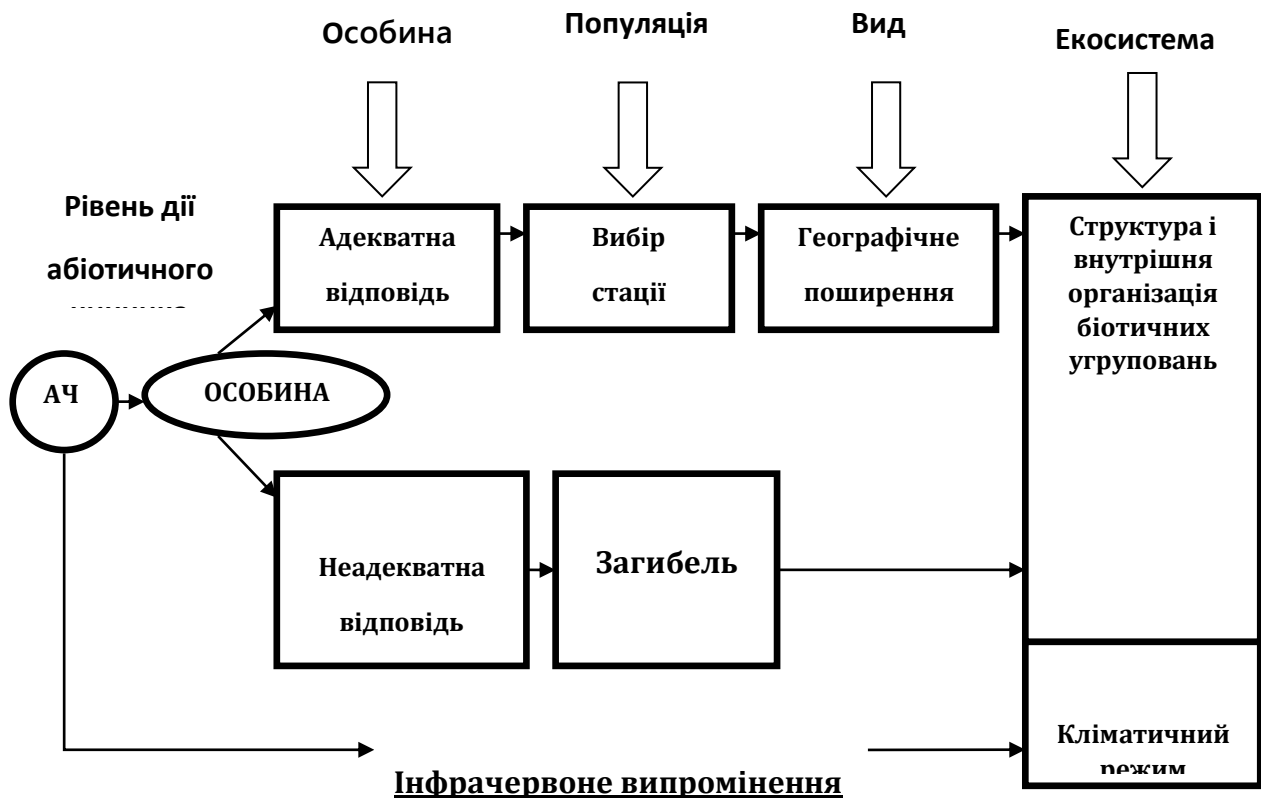


Рис. 18. Ефекти, зумовлені впливом абіотичних чинників на різних рівнях – від особини до екосистеми

- неадекватну, коли вплив чинника є надпороговим або надто швидким і організм не здатний відповісти на нього, що призводить до його загибелі;

- адекватна відповідь зумовлює ланцюгову реакцію взаємопов'язаних відповідей на вплив абіотичного чинника, що завершується формуванням ефектів на рівні популяції та виду.

ЕКОСИСТЕМА – це функціональна одиниця екології

II. Екосистема втілює ідею нерозривного зв'язку організмів, популяцій, угруповань з фізичним середовищем.

ЕКОСИСТЕМА – самостійний рівень організації живої матерії

III. Екосистемі притаманні емерджентні властивості.

Будь-яку **систему** визначають як сукупність взаємопов'язаних складових (компонентів), які взаємодіють між собою і утворюють єдине ціле. В результаті взаємодії компонентів між собою, система набуває якісно нових властивостей (емерджентні властивості), які не притаманні кожному з її компонентів окремо. Емерджентні властивості виникають внаслідок взаємодії компонентів, а не в результаті зміни природи цих компонентів.

Передбачити властивості кожного з наступних рівнів біологічного спектру на основі властивостей притаманних попередньому рівню неможливо. Наприклад, неможливо передбачити властивості води, виходячи з властивостей кисню (оксигену) та водню (гідрогену) або водоростей і кишковопорожнистих тварин, які еволюціонуючи разом (коеволюція) утворюють систему коралового рифу, яким властива висока продуктивність

та різноманітність. В цьому полягає **принцип емерджентності**.

Кожен із ієрархічних рівнів екосистеми потрібно розглядати як структуру, що об'єднує компоненти нижчого порядку і ,водночас, як окрему самостійну систему з притаманними їй властивостями.

Екосистема адаптується до зміни абіотичних чинників з двох причин:

1. Абіотичні чинник в сукупності створюють кліматичний режим екосистеми, на фоні якого протікають всі процеси життєдіяльності видів та взаємодії між ними.

Існування кожного з рівнів організації екосистеми від найменшого – біогеоценозу до найбільшого – біосфера залежить від власного специфічного чинника, а його масштаб зростає по мірі переходу від нижчих рівнів до вищих. Так, на рівні біогеоценозу визначальними є чинники едафічного клімаксу, які непомітні на більш високих рівнях організації екосистем, на рівні ландшафту – рельєф, біому – фактори кліматичного клімаксу, біогеографічної області – чинники еволюції, екосистем суші та океану – геологічні, а на найвищому – біосфера – космічні.

2. Всі особини, що входять до складу угруповання піддаються впливу абіотичних чинників, що може призводити до загибелі особин, зумовлюючи зменшення щільності популяції або до адекватної реакції, тобто формування адаптації та видового різноманіття екосистеми (рис. 19).

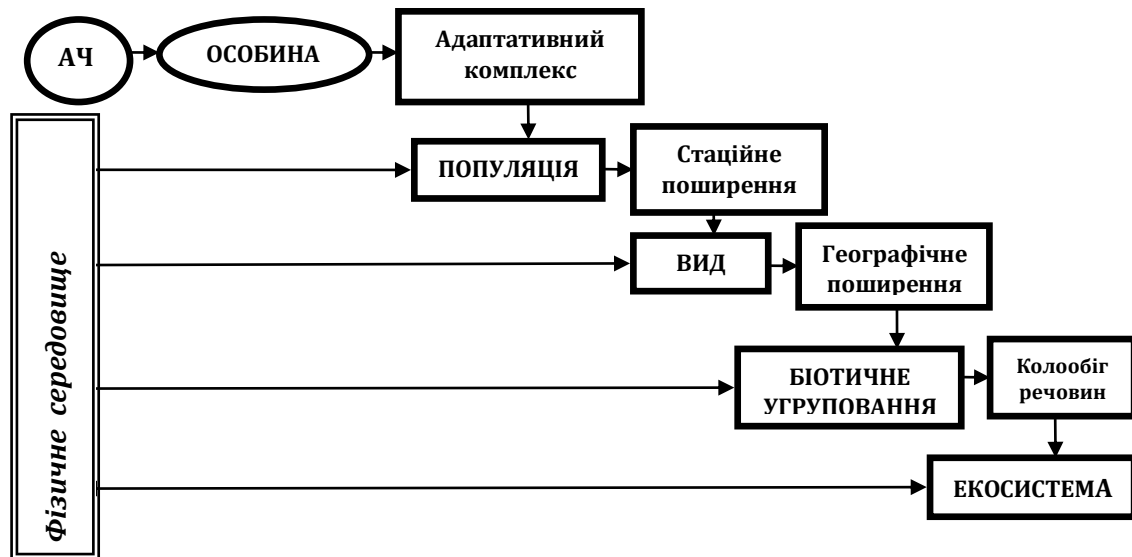


Рис. 19. Рівні впливу абіотичного чинника

Вплив екологічних чинників на рівні екосистеми відображається на:

- властивостях екосистеми;
- стратегії її розвитку.

Класифікація екосистем за Л. Барталанфі:

- **відкриті системи** обмінюються з навколишнім середовищем речовиною та енергією. *Наприклад, природні біоценози, які безперервно отримують енергію із довкілля (до рослин потрапляє сонячна енергія, фіксується в процесі фотосинтезу і т.д.);*

- **закриті системи** обмінюються з навколишнім середовищем лише енергією, отримують її ззовні і, з часом, приходять до стану рівноваги. *Наприклад, штучний біоценоз – аераційна споруда з очищення стічних вод. За постійного надходження стоків їхня кількість постійно збільшується, а концентрація активного мулу зменшується, що стає недостатнім для ефективної сорбції шкідливих речовин. Гомеостаз системи забезпечує*

людина: штучно нагнітає повітря, періодично оновлює мул;

- **ізольовані системи** повністю відокремлені від середовища, наприклад, екосистема акваріуму.

За розмірами екосистеми поділяють на:

- **мікроекосистеми** – це можуть бути консорції (наприклад, трухлявий пеня, мурашник, мертві стовбури дерев);

- **мезоекосистеми або біогеоценози** (наприклад, ділянка лісу, озеро, водосховище);

- **макроекосистеми (біоми)** – екосистеми суші та океану, які охоплюють величезні території чи акваторії, що визначаються характерними для них макрокліматами і відповідають цілим природним зонам (наприклад, екосистеми тундри, тайги, степу, пустелі, саван, листяних і мішаних лісів помірного поясу, субтропічного та тропічного лісів, морські екосистеми);

- **глобальна екосистема** охоплює біосферу планети Земля.

За ступенем трансформації людською діяльністю екосистеми поділяють на:

- **природні.** В промислово розвинутих країнах екосистем не захоплених людською діяльністю майже не залишилося, за виключенням заповідників. Наприклад, тропічні ліси, савани та ін.;

- **антропогенно-природні.** Наприклад, лісові насадження, луки, ниви хоча й складаються майже виключно з природних компонентів, але створені та регулюються людьми;

• **антропогенні.** Переважають штучно створені антропогенні об'єкти і крім людей можуть існувати лише окремі види організмів, що пристосувалися до цих специфічних умов. *Прикладом є міста, промислові вузли, села (в межах забудови), кораблі тощо.*

Слід зауважити, що якими б різними не були екосистеми всі вони створені та функціонують за єдиним правилом. Так, для будь-якої екосистеми необхідні: сонячна енергія (або інші види енергії), вода, елементи харчування, органічні і неорганічні сполуки, автотрофні й гетеротрофні організми, що утворюють харчові сітки.

ЗАКОН ЗБЕРЕЖЕННЯ ЖИТТЯ: життя може існувати лише при проходженні через організм потоку речовин, енергії та інформації

Класифікація екосистем за типом поведінки. Всі системи, а особливо біологічні, постійно знаходяться в процесі безперервних змін їх стану. Для переходу з одного стану в інший необхідний певний час.

• **рівновісний стан.** Оптимальним варіантом розвитку екосистеми є досягнення нею оптимального стану стійкості – сукцесійного клімаксу з мінімальними втратами енергії. Крайні варіанти є критичними для екосистеми. *Наприклад, для пасовища, як кормової бази консументів I-го порядку несприятливим є «недостатній випас» худоби, адже через відсутність прямого споживання рослин детрит може накопичуватись швидше ніж детритофаги можуть його переробити, що*

сповільнює колообіг мінеральних речовин. Водночас, «перевипас» худоби зумовлює швидке виснаження кормової бази, «каскад вимирання» видів і, ймовірно, є причиною загибелі давніх цивілізацій;

- **перехідний** – рух системи із початкового стану до режиму, що формується;

- **періодичний режим** – властивий системі, яка через певні проміжки часу повертається до певного стану.

За спільністю основних структурних ознак, специфічністю флори та фауни, особливостями функціонування і подібними географічно-кліматичними умовами екосистеми об'єднують у біоми.

БІОМИ – це надекосистемне утворення до якого входять подібні екосистеми

Залежно від природних та кліматичних умов виділяють біоми: **наземні (біоми суходолу), прісноводні (біоми водойм) та морські**. Кожен з цих біомів поділяється на типи.

Типи наземних біомів:

- 1. Тундра: арктична та альпійська;**
- 2. Бореальні хвойні ліси (тайга);**
- 3. Листопадний ліс помірної зони** (Західна Європа, Східна Азія, Схід США);
- 4. Степ помірної зони** (в Євразії) та їх аналоги **прерії** (Північна Америка), **пампаси** (Південна Америка) і **туссоки** (Нова Зеландія);

5. Чапараль – райони з дощовою зимою та засушливим літом (Середземномор'я, південний берег Австралії, Каліфорнія, Мексика, Грузія);

6. Тропічний грасленд та савани (Центральна та Східна Африка, Південна Америка, Австралія, Індія);

7. Пустеля (пустелі Близького Сходу, Центральної Азії, пустеля Сахара, Північ Мексики та ін.);

8. Напіввічнозелені тропічні ліси (тропічна частина Азії, Центральна Америка);

9. Вічнозелені тропічні дощові ліси (Центральна Африка, острови Індійського і Тихого океану, екваторіальна Африка, Південно-Східна Азія).

Прісноводні біоми:

1. Стоячі води (озера, ставки, водосховища та ін.);

2. Текучі води (річки, струмки, джерела);

3. Заболочені угіддя (болота, болотисті ліси, приморські луки – марші).

Морські біоми:

1. Відкритий океан (пелагічна екосистема);

2. Води континентального шельфу (прибережні води);

3. Райони апвіланга – це межа між прісноводними і морськими екосистемами;

4. Естуарії (прибережні бухти, витoki річок, лимани та ін.);

5. Глибоководні рифтові зони (на глибині 3 тис. метрів і більше).

Структура екосистеми (за Ю. Одумом, 1986).

I. Трофічна структура:

Автотрофний ярус або «зелений пояс» утворений організми, які асимілюють неорганічні ресурси, утворюючи за допомогою світлової або хімічної енергії «упаковки» органічних молекул (білків, вуглеводів та ін.). *Наприклад, зелені рослини і деякі бактерії.*

Гетеротрофний ярус або «коричневий пояс» формується організмами, що потребують високоенергетичних ресурсів, якими для них стають органічні речовини. Гетеротрофи приймають активну участь у ланцюгу перетворень, в ході яких споживач ресурсу сам перетворюється у ресурс для наступного споживача.

II. Біологічна структура:

1) неорганічні речовини;

2) органічні речовини;

3) повітряне, водне і субстратне середовище;

4) продуценти – консументи – редуценти – це структура екосистеми відносно потоку енергії. Ефективність трофічних ланцюгів оцінюється величиною біомаси екосистеми та за її біологічною продуктивністю.

Продуктивність екосистеми – це швидкість, з якою живі організми виробляють корисну хімічну енергію (фіксують сонячну енергію), що міститься в біомасі.

Розраховується продуктивність екосистеми як кількість енергії, яку організми акумулюють за одиницю часу на одиницю площі (для наземних екосистем) або в одиниці об'єму (для водних екосистем). Одиницями виміру можуть бути: ккал/м²•добу або ккал/м²•год.

Продуктивність рослин виражається в кількості виділеного кисню: $\text{гO}_2/\text{м}^2 \cdot \text{добу}$ або $\text{гO}_2/\text{м}^2 \cdot \text{год}$.

Продукція приймає різні форми:

- ріст організмів або збільшення біомаси;
- виділення секретів (сечовина, слиз, екскременти);
- запас поживних речовин у вигляді жирових відкладень, які можуть бути використані пізніше.

Енергія сонячного випромінювання та довгохвильове теплове випромінювання від навколишніх тіл характеризують екосистему та визначають кліматичні умови середовища в кожному конкретному географічному регіоні. За сприятливих кліматичних чинників і за надходження енергії від абіотичних компонентів екотопу у вигляді випромінювання від навколишніх тіл витрати біоти на підтримання життєдіяльності зменшуються, а екосистема компенсує свої втрати на дихання та прискорює продукування біомаси.

У процесі фотосинтезу використовується незначна частина сонячної енергії, але вона є основною для створення ***первинної продукції екосистеми*** і залежить від структури екосистеми. *Наприклад, первина продукція пшеничного поля поступається первинній продукції листового лісу, через наявність в останнього вертикальної ярусності (дерева, кущі, трава), що забезпечує поглинання більшої кількості сонячної енергії.*

Близько 50 % енергії отриманої в результаті фотосинтетичної активності витрачається на дихання рослин. Вміст хлорофілу приблизно однаковий в різних типах біотичних угруповань. Однак, коли домінують

зелені пігменти – це показник фотосинтетичної активності угруповання, а якщо жовті – посиленого дихання рослин. У водних екосистемах через формування первинної продукції у приповерхневих шарах води (близько 30 м) колір прибережних вод здається темно-зеленим, а у відкритому океані цей процес здійснюється на глибині близько 100 м, що забезпечує її синій колір.

Первинна продукція екосистеми поділяється на:

- *загальну, наприклад, кількість деревної маси на 1 га, яку продукує сосновий ліс за період свого існування (200 м²).*
- *поточну, наприклад, кількість деревної маси на 1 га, яку продукує сосновий ліс за 1 рік (1,7–2,5 м²).*

Первинна продукція агроценозів і природних угруповань – це основне джерело харчування для людства. Сучасне споживання первинної продукції біосфери досягло 7 % чистої первинної продукції суші, що зумовило порушення біогеохімічного колообігу в біосфері. Переважно, такий рівень продукції отримують за рахунок урожайності агроценозів. Для власного споживання людина використовує близько 1 % первинної продукції, а для вигодовування сільськогосподарських тварин – 6 %. Отримання вищих показників врожайності потребує введення в екосистему додаткової енергії – **«енергетичної субсидії»**.

Людина, прагнучи збільшити чисту продукцію біоти, формує штучні екосистеми – монокультурні агроценози. Водночас, такі підходи ідуть у розріз із екологічними законами, адже при цьому людина свідомо сповільнює розвиток екосистеми на ранніх стадіях сукцесії, зменшує біорізноманіття, спрощує структуру системи, і як

наслідок, порушується стан рівноваги, що зумовлює низку надійність екосистеми.

**СТРАТЕГІЯ ЕКОСИСТЕМИ - НАЙБІЛЬШИЙ ЗАХИСТ.
СТРАТЕГІЯ ЛЮДИНИ - НАЙБІЛЬШЕ ПРОДУКЦІЇ.**

Реалізація підходу «*енергетичної субсидії*» включає механізми описані в законі спадаючої віддачі.

**ЗАКОН СПАДАЮЧОЇ ВІДДАЧІ
(А. Тюрго - Т. Мальтуса) : підвищення питомого
вкладення енергії в агроекосистему не
забезпечує адекватного пропорційного
збільшення її продуктивності**

Будь-яке підвищення ефективності біосистеми обертається збільшенням затрат на її підтримання. Видалення понад 30–50 % річного приросту біомаси створює стресову ситуацію для екосистеми та порушує її здатність до самовідновлення.

Валова первинна продукція (P_G) визначається як органічна речовина, яка синтезується рослинами за одиницю часу на одиницю площі або об'єму, включаючи ту частину, що витрачається на дихання. Виражається вона в одиницях маси або енергії на одиницю площі або об'єму в одиницю часу. В природі валова продукція перевищує дихання спільноти, в результаті чого відбувається накопичення неспожитої органічної речовини (наприклад, природні поклади кам'яного вугілля,

горючі сланці, купи листя восени в парках). Уся валова первинна продукція повністю витрачається на автотрофне та гетеротрофне дихання, так що в кінці річного циклу нічого не залишається. Подібна рівновага між продукуванням і споживанням енергії спостерігається в найбільш стабільних угрупованнях, де уся вироблена за рік органічна речовина утилізується значною кількістю консументів (наприклад, тропічна зона, джунглі). Людина випалювала тропічний ліс, сподіваючись отримати високі врожаї на цій території, натомість всі її сподівання виявилися марними. Вся річна продукція в тропічних лісах споживається консументами, а ґрунти залишаються абсолютно безплідними.

Природні екосистеми прагнуть до збільшення валової продукції.

Чиста первинна продукція (P_N) – це органічна речовина, яка накопичується в тканинах рослин за одиницю часу на одиницю площі або об'єму, за виключенням частини, яка витрачається на дихання в той самий період часу. Виражається в одиницях маси або енергії на одиницю площі або об'єму в одиницю часу: $P_N = P_G - R$.

Вторинна продукція – це органічна речовина, що синтезується на рівні консументів за одиницю часу на одиницю площі або об'єму. Позначається: P_1, P_2, P_3 , залежно від трофічного рівня. Одержана за рахунок сільськогосподарських тварин вторинна продукція не менш важлива, тому що біомаса містить тваринні білки необхідні для збалансованого харчування людини.

Чиста продукція угруповання – це чиста первинна продукція органічної речовини в екосистемі, за виключенням частини, яка була асимільована консументами за одиницю часу на одиницю площі або об'єму: $P_N - (P_2 + P_3 + \dots)$. На кожний момент часу чиста продукція угруповання виражається наявною **біомасою або урожаєм на корені**, яка постійно змінюється. *Наприклад, весною чиста продукція угруповання є незначною, а восени – максимальною.*

Оцінюючи продуктивність екосистеми, необхідно враховувати:

- втрати енергії, пов'язані зі збором урожаю, забрудненням середовища, несприятливими кліматичними умовам, стресовими явищами;

- надходження енергії ззовні сприяє збільшенню продуктивності та компенсує при цьому втрати енергії екосистемою при диханні. *Наприклад, енергія припливів підвищує продуктивність природної прибережної екосистеми.*

«Ціна» врожаю складається зі співвідношення економічних затрат та екологічних втрат. З метою отримання більших показників корисної продукції людина може впливати на продуктивність екосистеми наступним чином:

1. Вкладання енергії та зусиль в збільшення валової первинної продукції шляхом селекціонування, виведення високопродуктивних сортів рослин, генної інженерії. Такий шлях потребує високого рівня наукового потенціалу і тривалого періоду часу. Водночас, такий

підхід може мати іншу сторону — ефект «генетичного» забруднення.

2. Компенсувати затрати рослин на дихання, вкладаючи в екосистему енергію у вигляді роботи сільськогосподарської техніки та використовуючи добрива. Економічно це вигідно, але екологічні втрати відбуваються за рахунок забруднення й трансформації екосистеми. Органічне виробництво сільгосппродукції є найоптимальнішим з точки зору співвідношення економічних затрат і екологічних втрат.

3. Сприяти зменшенню вторинної продукції. Небажання ділитися врожаєм з «консументами» змушує людину використовувати доступні отрутохімікати, що забруднюють середовище, зменшують видове різноманіття, порушують гомеостаз агроценозу. З точки зору екологічних наслідків такий шлях є найдорожчим. Враховуючи вироблення стійкості до отрути у шкідників, формуються нові економічні затрати пов'язані з пошуком нових форм боротьби.

Уміння точно розрахувати потік енергії і масштаби продукції екосистем дозволяє одержати найбільший вихід продукції, необхідної людині.

Запитання для самоперевірки:

1. *Висвітліть основні положення концепції екосистем.*

2. *Поясніть, яким чином екологічний абіотичний чинник впливає на різні рівні екологічної системи та взаємозв'язок між ними.*

3. Основні типи класифікації екосистем. Наведіть приклади.
4. Дайте визначення поняттю «біомаса» та «урожай на корені».
5. Поняття продуктивності екосистем та її складових.
6. Методи збільшення валової первинної продукції та наслідки для екосистеми таких антропогенних впливів?
7. Дайте визначення поняттю «біом». Класифікація біомів.
8. Особливості структури і функціонування агроценозів в аспекті їх продуктивності.
9. Поясніть поняття «ціна врожаю» та шляхи впливу на продуктивність екосистеми.

ТЕМА 2.6. ВЛАСТИВОСТІ ЕКОСИСТЕМИ

Ключові поняття та терміни: властивості екосистеми, цілісність, принцип системної додатковості, функціональність, енергоспроможність, стійкість, пружність, стабільність, динамізм, гомеостаз, позитивний та негативний зворотній зв'язок, екологічний стрес, «шуми», гомеостатичне плато, закон подібності частин цілого, закон переходу в підсистему

В основі будь-яких біологічних досліджень повинні лежати уявлення про організм, як біологічну систему з її **основоположними принципами:**

1. Цілісність – одна із найсуттєвіших характеристик біосистеми, яка реалізується на всіх рівнях її структурно-функціональної організації. Здатність проявляти себе, як єдине ціле при взаємодії з іншими об'єктами довкілля, при цьому проявляючи загальні ознаки системи:

- *власна програма розвитку, що функціонує на основі регульованих інформаційних взаємозв'язків з довкіллям;*

ПРИНЦИП СИСТЕМНОЇ ДОДАТКОВАНOSTІ:
будь-яка підсистема, що входить до складу природної системи, не є нейтральною до інших підсистем, а об'єднання їх в систему є вигідним для кожної підсистеми та екосистеми в цілому

- *ієрархічність структури.* Ієрархія – характерна риса будь-яких складних екосистем, в якій кожний рівень спеціалізується на виконанні певних функцій.

ЗАКОН ПОДІБНОСТІ ЧАСТИН ЦІЛОГО: ієрархічно побудованим системам властива як структурна, так і функціональна диференціація, тобто кожен рівень (підсистема) спеціалізуються на виконанні певної групи функцій

- *складність всіх структурно-функціональних рівнів.*

ЗАКОН ПЕРЕХОДУ В ПІДСИСТЕМУ: цілісне функціонування системи можливе як результат дії всіх її компонентів

На основі вчення про біосферу, екологію та коеволюцію англійським хіміком Дж. Лавлоком та американським мікробіологом Л. Маргулісом було висунуто гея-гіпотезу.

ГЕЯ-ГІПОТЕЗА: живі організми об'єднані в єдине ціле з середовищем свого існування можуть на кожному із наступних рівнів організації контролювати умови існування, в тому числі склад атмосфери

2. Функціональність (цілеспрямованість) визначає мету існування екосистеми;

3. Продуктивність – це властивість екосистеми виробляти певну продукцію згідно мети екосистеми;

4. Енергоспроможність проявляється у здатності екологічної системи сприймати, переробляти, засвоювати зовнішню енергію, а також віддавати її за межі системи;

5. Емерджентність – це здатність екосистеми отримувати нові властивості відмінні від властивостей її структурних складових;

6. Стабільність – це здатність зберігати структуру й функції системи за дії зовнішніх чинників. У випадку тимчасового впливу на систему ззовні ці механізми забезпечують її повернення до стійкого стану.

КОНЦЕПЦІЯ СТАБІЛЬНОСТІ: будь-яка природна екосистема з потоком енергії, що проходить через неї схильна розвиватися в сторону стійкого розвитку і в ній виробляються саморегулюючі механізми

До механізмів, що забезпечують стабільність екосистеми відносять:

• **надлишковість функціональних компонентів екосистеми** забезпечується декількома видами автотрофів, які мають власті температурні діапазони функціонування, при цьому загальна фотосинтетична активність фітоценозу незмінна, незважаючи на коливання температур;

• *множинне дублювання ланцюгів харчування на видовому рівні* пов'язане зі спеціалізованим харчуванням різних систематичних груп організмів, які в сумі забезпечують максимальну утилізацію органічних речовин.

Нові системи не здатні протистояти зовнішнім впливам, на відміну від зрілих екосистем, компоненти яких мали можливість коадаптуватися в процесі еволюції. *Наприклад, стабільність популяції пов'язана зі сталими величинами її чисельності та щільності, вихід за межі якої здійснюється двома шляхами стабілізації: внутрішньовидова конкуренція і групова поведінка, що може проявлятися в ефектах «порядок клювання», «статеве домінування» та ін.*

7. Стійкість – це здатність системи повертатися у вихідне положення після дії чинників, які виводять її з рівноваги. Як єдине ціле екосистема здатна зберігати стійкість за відносно стабільного зовнішнього середовища і змінюватися в результаті змін у довкіллі та структури самої екосистеми. *Стійкість спільноти збільшується в результаті багаторазового дублювання харчових ланцюгів, на видовому рівні – за рахунок великого числа видів тварин, які належать до різних систематичних груп.*

Вплив неперіодичних чинників в природі (*наприклад, виверження вулкану, землетруси, повені, цунамі*), як правило, має сумарну енергію, що не перевищує 1 % енергії сонячного випромінювання, яке досягає Земної поверхні.

ПРАВИЛО 1%: вилучення енергії з екосистеми в межах одного відсотка і навіть менше виводить її з урівноваженого стану

Якщо відбувається перевищення показника в 1% реєструють різкі кліматичні зміни, наслідками яких є лісові пожежі, висихання боліт тощо. Такі зміни спрямовані на встановлення природної рівноваги і мають вагомe значення для глобальних екосистем.

8. Пластичність, коли система «деформується» під впливом чинника і потім швидко повертається у вихідне положення при припиненні або зменшенні сили впливу. Біосфера за свою історію пережила ряд масштабних обурень (*наприклад, зустрічі з астероїдом, гороутворення, виверження вулкану*) та справлялась з ними завдяки гомеостатичним механізмам.

9. Пружність – це здатність, яка обумовлює можливість системи сприймати значні впливи, не змінюючи при цьому своєї структури і властивостей. Водночас, за надпорогового впливу чинника така система або руйнується або переходить у нову якість.

ПРИНЦИП ЛЕ ШАТЕЛЬЄ-БРАУНА: при дії на систему сили, яка виводить її з рівноваги, остання зміщується в тому напрямі, за якого ефект зовнішньої дії зменшується

10. Динамічність. Динамізм – це зміна екосистеми під впливом різних причин. Виділяють *аллогенні зміни*

пов'язані з впливом геохімічних сил, які діють на систему ззовні та **автогенні зміни**, що протікають всередині самої екосистеми.

Динамізм характерний для усіх біологічних систем і представляє собою рух навколо вісі стійкості. Якщо ця вісь незмінна, то такий стан називають **гомеостазом**.

11. Гомеостаз (самоорганізованість) – це здатність системи адаптуватися до впливу середовища. **Гомеостатичні механізми пов'язані в основному зі структурою і функцією біоти.**

Гомеостаз характеризує різні рівні організації екосистем.

На рівні організму – це підтримання сталості внутрішнього середовища окремих організмів (*наприклад, склад крові тварин, структура тканин та ін.*).

На рівні популяції гомеостаз визначається такими показниками: просторова структура, генетичне різноманіття, чисельність та щільність, статеві і вікові структури популяції.

Гомеостаз екосистеми проявляється в стійких формах взаємодії між видами, у пристосуванні до особливостей середовища, підтриманні циклів колообігу біогенних елементів. Забезпечення сталих показників газового складу атмосфери, склад ґрунтів, концентрації солей в океанах формують гомеостаз біосфери.

Гомеостаз, існуючий в природних екосистемах здійснюється автоматично за рахунок **механізмів зворотного зв'язку**. Порушення у функціонуванні живих систем в екології визначають терміном «**шуми**» – це

різноманітні екологічні чинники, які виходячи за межі допустимого, створюючи *екологічний стрес* (рис. 20).

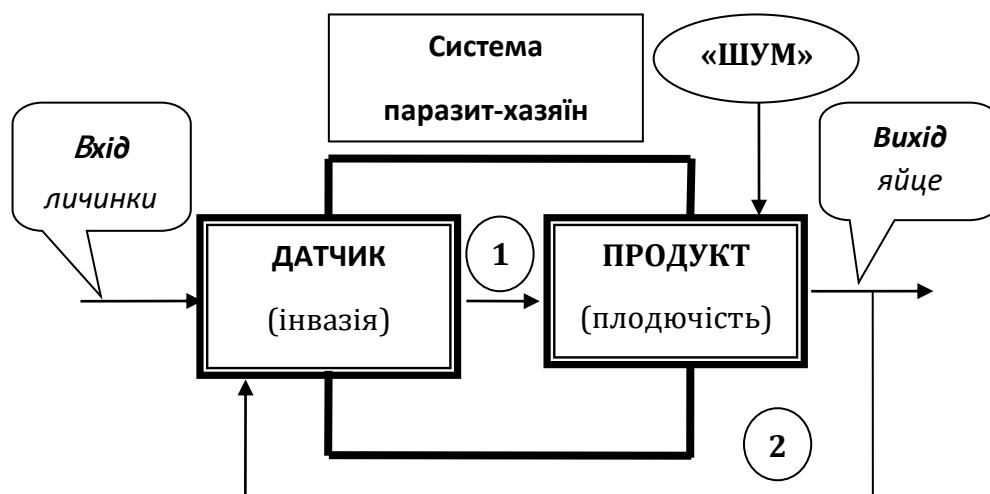


Рис. 20. Блок-схема системи «паразит – хазяїн»
(за Milsum, 1967, цит. за Кеннеді, 1978)

Примітка. 1 – керуючий вплив;

2 – зворотний зв'язок від виходу

Негативний зворотний зв'язок виникає коли «продукт» (наприклад, щільність популяції або число яєць, які продукують паразити) впливає на «датчик» (наприклад, харчові ресурси або число личинок паразита, які проникли в хазяїна). Відхилення щільності популяції від оптимуму в ту чи іншу сторону зумовлює «шуми» – дефіцит або надлишок харчових ресурсів, в результаті чого реєструватимуть зміни динамічних показників популяції: народжуваності або смертності, і в кінцевому результаті – повернення щільності популяції до оптимуму.

Позитивний зворотний зв'язок збільшує відхилення від оптимуму та зумовлює дисбаланс системи, тому рідко

зустрічається в біологічних системах. Наприклад, збільшення або зменшення харчових ресурсів: за збільшення чисельності оленів, збільшується популяція вовків, які їх поїдають – це **позитивний зворотний зв'язок**, який намагається вивести систему з рівноваги. Водночас, зменшення чисельності оленів через хижацтво – це прояв **негативного зворотного зв'язку**, що повертає систему у стан рівноваги. У випадку, якщо через будь-які стресові явища чисельність популяції вовків зростає, відповідно, – знизиться чисельність оленів, що врешті відобразиться на чисельності вовків, через недостатність їжі, але стабільність системи в цілому не зміниться (рис. 21).

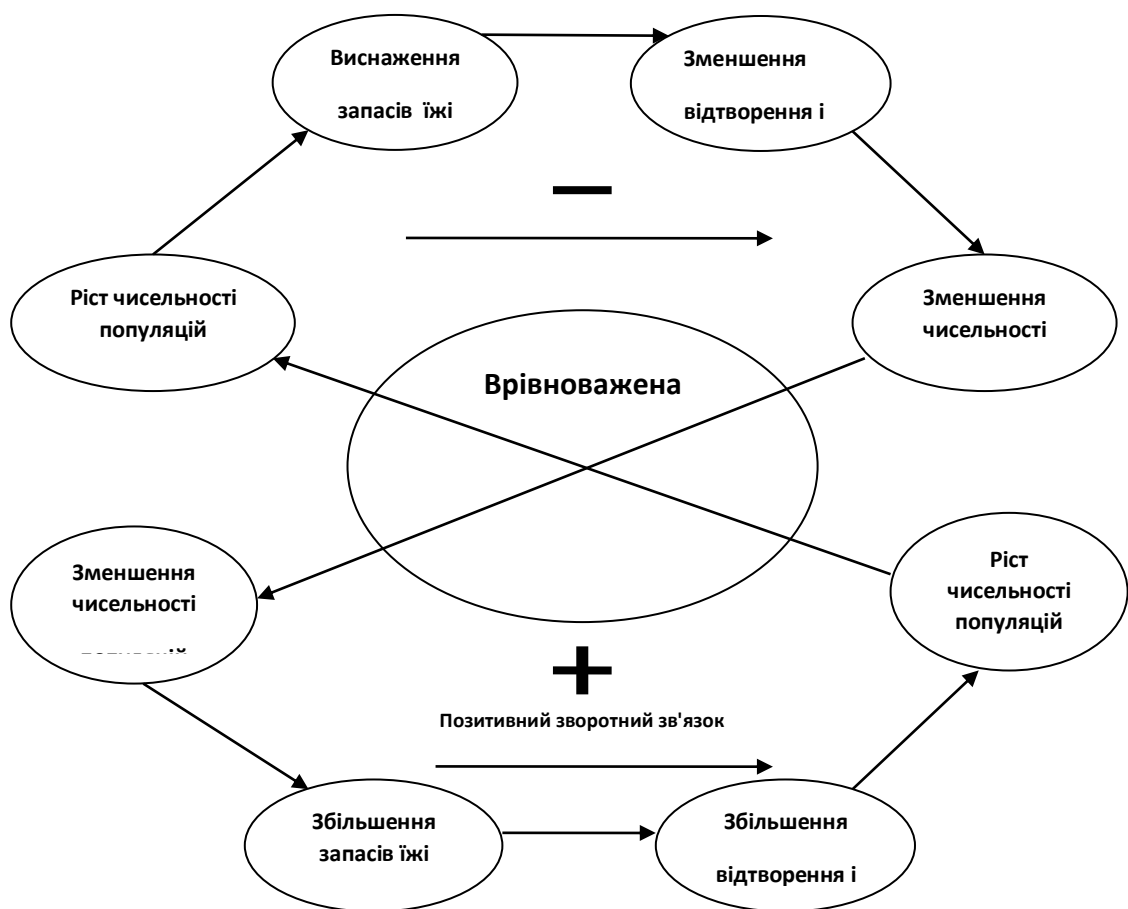


Рис. 21. Механізм забезпечення гомеостазу популяції

Саме негативний зворотній зв'язок забезпечує колообіг речовин і потік енергії в екосистемі та створює гомеостаз, який не потребує зовнішнього управління і формується не лише організмами та їхніми продуктами, а й компонентами неорганічної природи (наприклад, хімічні та фізичні зміни інертних речовин, надходження в середовище нових речовин та енергії).

Підтримання гомеостазу екосистеми можливе лише в певних межах. Область впливу негативного зворотного зв'язку можна відобразити у вигляді **гомеостатичного плато** – це сходинки, в межах яких діє цей зв'язок і перехід на іншу сходинку може відбутися в результаті екологічного стресу, тобто зміни певних умов (рис. 22).

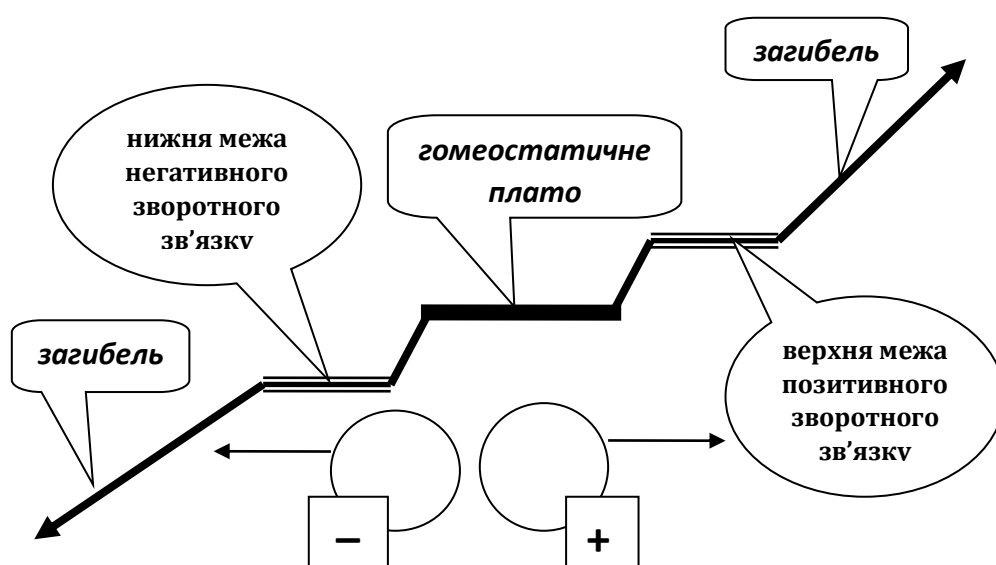


Рис. 22. Схема гомеостатичного плато (за Ю. Одумом)

Поза межами впливу негативного зворотного зв'язку в дію вступає позитивний зворотний зв'язок.

Перехід на кожну наступну сходинку гомеостатичного плато не призводить до розпаду екосистеми, але потребує

періоду еволюційного пристосування. В процесі антропогенної діяльності зменшення біорізноманіття веде до зменшення стійкості біосфери, руйнування екосистем та джерел життєзабезпечення для людини. В свою чергу людина створюючи синтетичні матеріали, невідомі у природі, повинна піклуватися про розробку і впровадження штучних циклів їх розкладу, тобто забезпечувати «штучну рівновагу».

ГОМЕОСТАТИЧНИМ ПЛАТО – це область, в межах якої механізми зворотного зв'язку здатні зберігати стійкість системи, не дивлячись на стресові ситуації

На антропогенно змінених територіях людина сама повинна відігравати функцію компенсаторного регулятора у верхніх і нижніх межах впливу зворотних зв'язків (наприклад, озеленення, очищення повітря та стічних вод).

Запитання для самоперевірки:

- 1. Поясніть механізми забезпечення стабільності екосистеми.*
- 2. Дайте визначення поняттю «гомеостатичне плато» та особливості його функціонування в природних і антропогенно змінених екосистемах.*
- 3. Як взаємодіють між собою позитивний та негативний зворотний зв'язок? Наведіть приклад.*
- 4. Що в екології екосистем називають «шумом»?*

5. У чому полягає різниця між властивостями екосистеми: пружність та пластичність?

6. Які критерії забезпечують цілісність екосистеми?

7. Які наслідки можуть бути при нехтуванні правилом 1 %?

2.7. ЕНЕРГІЯ В ЕКОСИСТЕМІ

Ключові поняття та терміни: закон збереження маси, речовина, енергія, ентропія, універсальна модель потоку енергії, екологічна піраміда, екологічна ефективність, зворотна петля, принцип мінімізації вільної енергії, енергетична класифікація екосистем

Екологічна піраміда.

Продуценти під впливом світлової енергії здійснюють фотосинтез, тобто процес перетворення води і CO_2 в цукри з виділенням побічного продукту — O_2 . Молекулами, за допомогою яких автотрофи вловлюють світлову енергію є зелений пігмент хлорофіл. Горіння і розкладання – процеси зворотні росту, що ведуть до руйнування складних органічних молекул та формування з них простих неорганічних атомів. При цьому ми говоримо лише про перегрупування атомів, а не про зміну їх властивостей чи кількості — одного з основних законів природи.

ЗАКОН ЗБЕРЕЖЕННЯ МАСИ: атоми в хімічних реакціях ніколи не зникають, не утворюються і не перетворюються один в одного, вони лише перегруповуються з утворенням різних молекул та сполук

Однак, в процесі хімічних реакцій атоми не лише перегруповуються. Має місце енергетичний процес, тобто

поглинання або вивільнення енергії. Тому, спочатку потрібно з'ясувати різницю між поняттями «речовина» і «енергія».

Речовина займає простір і має масу (тверді, рідкі, газоподібні речовини).

Енергія не має маси і не займає простору, це лише здатність здійснювати роботу (світло, тепло, рух).

Кінетична енергія обумовлена безпосередньою дією або рухом, а **потенційна енергія** запасується системою й показує можливість її реалізації в формі кінетичної. Одиниця виміру – калорія – кількість тепла, необхідна для нагрівання 1 мл води на 1°C. Зміна енергії в системі відбувається при здійсненні роботи. Енергія сама по собі поза межами матеріальних тіл не існує і при переході її з однієї форми в іншу кількість енергії залишається незмінною.

ЗАКОН ЗБЕРЕЖЕННЯ ЕНЕРГІЇ (перший закон термодинаміки): енергія в природі не виникає із нічого і не зникає, а лише переходить з однієї форми в іншу. Кількість енергії при цьому залишається постійною.

ДРУГИЙ ЗАКОН ТЕРМОДИНАМІКИ: деяка частина енергії завжди розсіюється у вигляді недоступної для використання теплової енергії.

Односпрямованість процесів та потоку енергії в природі є специфічним екологічним законом, що

проявляється в екосистемах і біосфері й загалом в глобальному законі природи (*наприклад, перетравлена їжа не володіє такою калорійністю як до травлення; гарячі тіла з часом охолоджуються, але самі по собі не нагріваються*).

Однією з енергетичних характеристик екосистеми є екологічні піраміди.

ЕКОЛОГІЧНА ПІРАМІДА - це графічне відображення співвідношення між продуцентами і консументами різних порядків, виражене у одиницях біомаси, чисельності або енергії

Розрізняють три типи екологічних пірамід: піраміда біомас, піраміда чисел та піраміда енергії. Усі три типи екологічних пірамід (продукції, біомаси і чисел) виражають у підсумку **енергетичне відношення в екосистемах**. Перші дві виявляються в угрупованнях із певною трофічною структурою, остання – піраміда продукції має універсальний характер.

1. Піраміда чисел показує чисельність окремих організмів на кожному трофічному рівні, причому загальне число особин, що беруть участь у ланцюгах живлення, з кожною ланкою зменшується. *Так, пасовищні ланцюги живлення в лісі (продуценти – дерева, консументи I-го порядку – комахи, що значно перевищують чисельно продуцентів) мають обернені піраміди чисел; пасовищні ланцюги живлення степу – конічну форму, де основою є чисельність продуцентів.*

Закономірності формування піраміди чисел:

- в будь-якій екосистемі дрібні тварини чисельно перевищують великих;
- для будь-якого хижака існують межі розміру їх жертв: верхня межа – хижак не може подолати тварину набагато більшу за розмірами від себе, нижня межа – при надто малому розмірі жертви полювання втрачає сенс через нераціональне використання енергії. *Виключення: вовки полюючи спільно можуть вбивати жертву більших розміри ніж вони (оленя); павуки і змії – виділяють отруту; людина – єдиний вид, який може харчуватися особинами будь-якого розміру.*

2. Піраміда біомас (урожай на корені) – це кількісне співвідношення органічної речовини, за якого сумарна маса рослин виявляється більшою, ніж біомаса всіх травоядних організмів, маса яких, у свою чергу, перевищує масу всіх хижаків.

Закономірності формування піраміди біомас :

- наземні і мілководні екосистеми більш стійкі, оскільки до їх складу входять продуценти великих розмірів, що мають довшу тривалість життя. Вершина піраміди може бути вузькою – у недавно створених екосистемах, де співвідношення біомаси консументів до біомаси продуцентів є меншим порівняно зі зрілими екосистемами;
- у відкритих та глибоких водах, де продуценти невеликого розміру та з короткими життєвими циклами, піраміда біомас може бути оберненою;

- в озерах і ставках, де продуцентами є великі рослини та мікроскопічні водорості піраміда буде мати проміжний вигляд.

3. Піраміда енергії (продукції) вважається найбільш інформативною, оскільки число та маса організмів залежать не від кількості фіксованої енергії, а від швидкості продукування їжі. Піраміда енергії відображає швидкість проходження маси їжі через харчовий ланцюг. Якщо враховані всі джерела енергії, піраміда завжди звужується до верху, що узгоджується з другим законом термодинаміки.

ПРАВИЛО ЕКОЛОГІЧНОЇ ПІРАМІДИ: на кожному попередньому трофічному рівні кількість біомаси і енергії, які запасуються організмами за одиницю часу, значно більші, ніж на наступному (в середньому в 5-10 разів)

Знання законів продуктивності екосистем і кількісний облік потоку енергії мають велике практичне значення, зокрема при створенні штучних екосистем.

ПРАВИЛО ВНУТРІШНЬОЇ НЕСУПЕРЕЧЛИВСТІ: стабільність екосистеми підтримують види, які проживають в екотопі. Види не можуть руйнувати середовище власного проживання

Важливою термодинамічною характеристикою екосистеми є її здатність створювати і підтримувати високий ступінь ентропії – міра кількості енергії, недоступна для використання. Система володіє низькою ентропією, якщо в ній відбувається безперервне розсіювання енергії, яка легко використовується (*енергія світла, їжа*) та перетворення її в енергію, яку важко використати (*теплову*). Надходження енергії в екосистему впорядковує її, внаслідок чого ентропія зменшується.

Універсальна модель потоку енергії в екосистемі (за Ю. Одумом, 1975).

Існування екосистеми можливе лише за надходження до неї енергії та речовин ззовні, тобто **реальні екосистеми – енергетично і структурно відкриті**.

Усім живим організмам для здійснення процесів життєдіяльності необхідна енергія, що надходить ззовні. Основним джерелом її є сонячна радіація, на яку припадає близько 99,9 % в загальному балансі енергії Землі. Якщо прийняти сонячну енергію, що досягає Землі за 100 %, то близько **19 %** її поглинається при проходженні через атмосферу, **34 %** – відбивається назад в космічний простір і **47 %** – досягає земної поверхні у вигляді прямої та розсіяної радіації. Із 47 % світлової енергії приблизно **1 %** вловлюють зелені рослини і накопичують у вигляді органічної речовини, перетворюють в енергію їжі, а решта – розсіюється у вигляді тепла та в сумі забезпечує формування клімату (рис. 23).

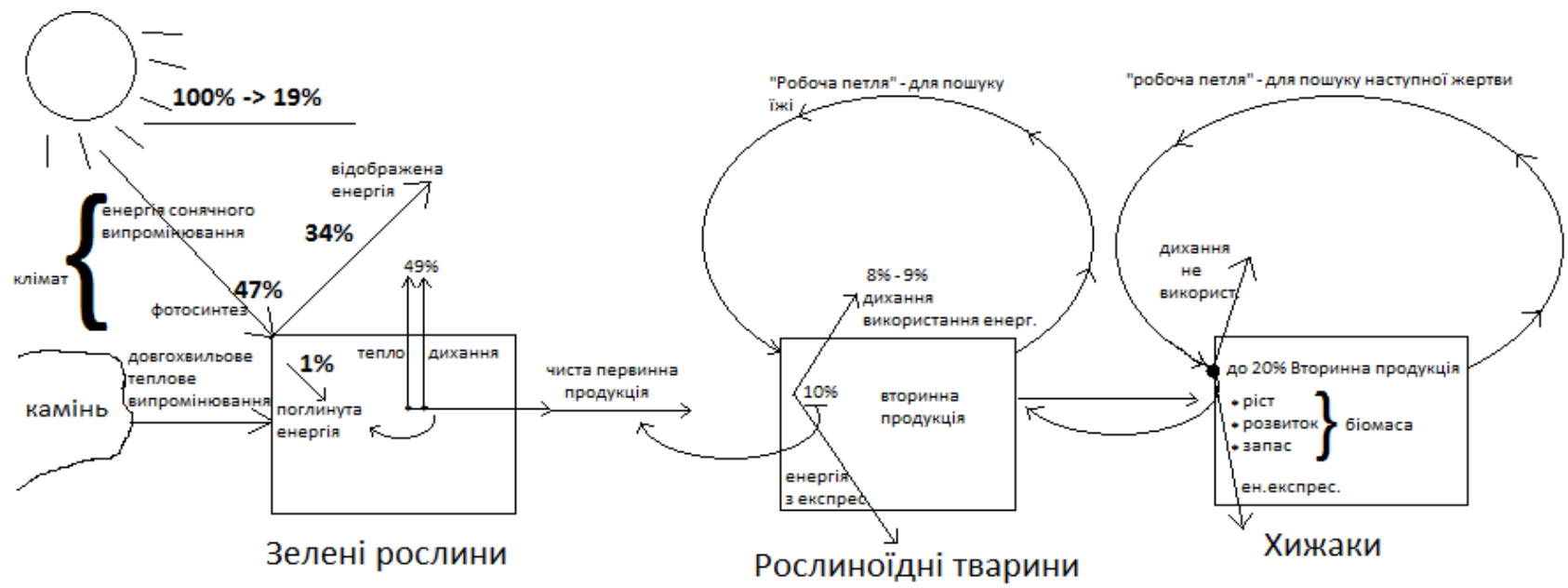


Рис. 23. Схема потоку енергії через екологічну систему (за Ю. Одумом, 1975)

Втрати енергії пов'язані зі збором урожаю, забрудненням середовища, несприятливими кліматичними умовами, різними типами стресових впливів.

За стресу зростають витрати енергії на дихання біоти.

Універсальна модель потоку енергії (рис. 24) може характеризувати:

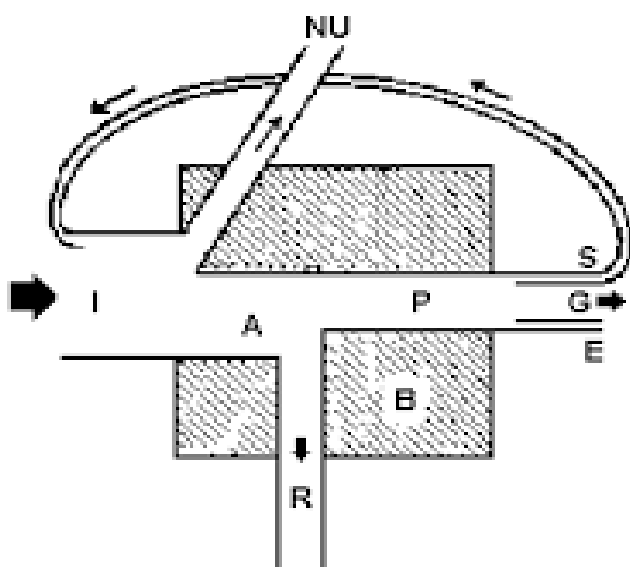


Рис. 24. Універсальна модель потоку енергії та функціонування робочої петлі (за Ю. Одумом)

Примітка. А - асимільована частина енергії; В - чиста первинна продукція; І - енергія, яка потрапляє на трофічний рівень; Р - енергія, що витрачається на продукування органічної речовини; S - запас енергії; R - енергія, яка витрачається на дихання; G - продукція росту або збільшення біомаси; E - асимільована органічна речовина, що виділяється з екскрементами або секретами (слиз, сечовина, прості цукри); NU - частина енергії, яка не засвоюється

I. Популяцію будь-якого виду відображає надходження потоку енергії з їжею на вході (I) та на виході (G+S) з кожної популяції.

Не вся енергія, яка надходить в систему з їжею асимілюється, **частина її не засвоюється** (NU). Так, при проходженні через шлунково-кишковий тракт частина їжі не перетравлюється (наприклад, хітин у комах). **Асимільована енергія** (A) витрачається на **дихання** (R) і **продукування органічної речовини** (P).

Продукція може приймати різні форми:

- ріст або збільшення об'єму (G);
- запас (S), який може бути використаний з часом шляхом включення до «робочої петлі». Зворотний шлях енергії, що запасалася організмом називають **«зворотною петлею»**, оскільки ця енергія може бути використана організмом в майбутньому (наприклад, хижак використає цю енергію для пошуку і схоплення нової жертви);

Сума продукції росту і запасу енергії (G+S) називають біомасою.

- виділення з секретом (E).

II. Певний енергетичний рівень. На першому трофічному рівні рослини частину засвоєної енергії використовують на забезпечення власних процесів життєдіяльності (**дихання**), а іншу частину запасують у вигляді синтезованих ними органічних сполук (**енергія їжі**).

На другому і наступних трофічних рівнях організми, які споживають зелені рослини, також запасують лише частину енергії, одержану з їжею (близько 10–20 %), у

хижаків ефективність може бути вищою – до 20 % через більш калорійне харчування. Решта енергії розсіюється у вигляді тепла (*випорожнення, дихання*) та витрачається на забезпечення процесів життєдіяльності (*ріст, розвиток, запас енергії*). Крім того, рослини і тварини виробляють велику кількість важко перетравлюваної органічної речовини (*хітин, целюлоза, хімічні інгібітори, які перешкоджають їх поїданню можливими консументами*).

Знаючи універсальну модель потоку енергії можна визначити **екологічну ефективність** – відношення величин енергетичного потоку в різних точках харчового ланцюга, виражене у відсотках. Ефективність асиміляції залежить від харчової цінності їжі. *Наприклад, ефективність асиміляції рослиноїдних тварин складає 85 % при вживанні насіння, 60 % – молодого листа, 30-40 % – старого листа; у хижаків 60 % – при споживанні комах та 90 % – м'яса і риби.*

**ПРИНЦИП МІНІМІЗАЦІЇ ВІЛЬНОЇ ЕНЕРГІЇ:
при відсутності зовнішніх збуджень будь-який
стан системи є не стійким**

Енергетична класифікація екосистем (за Ю. Одумом):

1. Природні екосистеми, що використовують енергію Сонця та не субсидуються. Системи з низькою продуктивністю, які отримують мало енергії, але

займають великі площі біосфери (наприклад, океани, глибокі озера, високогірні ліси);

2. Природні екосистеми, що використовують енергію Сонця та субсидуються з інших природних джерел. Окрім енергії Сонця такі екосистеми отримують додаткову енергію у вигляді дощу, вітру, органічних речовин та мінеральних елементів (наприклад, річні екосистеми, деякі дощові ліси);

3. Екосистеми, що використовують енергію Сонця та субсидуються людиною. Додаткова енергія подається людиною у вигляді пального, органічного чи мінерального добрива, пестицидів, стимуляторів росту рослин і тварин. Агроекосистеми порівняно з природними мають значно спрощену будову та функціонування.

Відповідно до законів екології прості екосистеми нестабільні. Умовою стабільності є біологічне різноманіття, яке відсутнє в агроекосистемах, тому стабільність досягається вкладенням додаткової антропогенної енергії. Агроекосистеми створені людиною, тому поєднують в собі екологічні і соціальні компоненти. Для урбасистеми характерними є розірваність трофічних ланцюгів, що створює умови для масового розмноження окремих видів та низького біологічного різноманіття. Такі системи виробляють продукти харчування й інші матеріали (наприклад, агроекосистеми, аквакультури, ліси);

4. Екосистеми, що використовують енергію палива. Основним джерелом енергії в таких системах є енергія палива. Структура систем включає промислові зони, селітебні території (міська забудова), рекреаційні зони

(бази відпочинку, парки, лісопарки), транспортні системи і споруди (автомобільні та залізничні полотна, метрополітен, аеродроми й ін.). Такі системи повністю залежні від екосистем перших трьох типів і паразитують на них (наприклад, промислові комплекси, міста та передмістя).

Запитання для самоперевірки:

1. Дайте визначення поняттю «екологічна піраміда». Їхня роль в підтриманні енергетичного режиму в екосистемах.
2. За якими принципами здійснюється енергетична класифікація екосистем?
3. Чим пояснюється односпрямованість потоку енергії в природі?
4. Дайте визначення «робочої петлі» та поясніть механізм її функціонування.
5. Поясніть універсальну модель потоку енергії на прикладі популяції.
6. Чому агроекосистеми є нестабільними?

ТЕМА 2.8. БІОСФЕРА – ГЛОБАЛЬНА ЕКОСИСТЕМА

Ключові поняття та терміни: біосфера, кісна речовина, геобіосфера, гідросфера, агросфера, правило Ешбі, геологічний та біогеохімічний колообіги речовин, резервний і обмінний фонд, глобальна екологічна піраміда, техносфера, ноосфера, цикли азоту, фосфору, сірки, вуглецю

БІОСФЕРА – глобальна екосистема – це оболонка Землі, склад, структура і властивості якої визначаються теперішньою та минулою діяльністю живих організмів

Вперше цей термін був ужитий австрійським геологом Е. Зюссом близько 100 років тому в його книзі про походження Альп і лише через 50 років радянським мінерологом В.І. Вернадським було сформульовано основні положення концепції про біосферу.

Для біосфери характерно:

- наявність значної кількості води;
- вплив потужного потоку енергії Сонця;
- поверхня розділу між речовинами, що знаходяться в рідкому, твердому, газоподібному станах.

За В.І. Вернадським в біосфері виділяють 7 різних, але геологічно взаємопов'язаних типів речовин:

1. Кісна речовина представляє собою абіотичне середовище не пов'язане з діяльністю живих організмів

(наприклад, породи магматичного та метаматичного середовища, осадові породи);

2. Біогенна речовина – це абіотичне середовище, пов'язане з діяльністю живих організмів (наприклад, крейда, вапняк, нафта, газ, кам'яне вугілля, кисень атмосфери);

3. Біокісна речовина утворена в результаті сумісної діяльності живих організмів і геологічних процесів (наприклад, ґрунт, кора вивітрювання, мул);

4. Радіоактивна речовина – це атоми радіоактивних елементів (наприклад, уран, радій, радон, берилій, цирконій);

5. Розсіяні атоми – це окремі атоми елементів, які зустрічаються в природі в розсіяному вигляді (наприклад, мікроелементи та ультрамікроелементи: кобальт, мідь, золото, срібло та ін.);

6. Речовина космічного походження: метеорити, космічний пил;

7. Жива речовина – це живі організми, що населяють планету.

Властивості живої речовини:

1. Здатність швидко займати весь вільний простір, що пов'язано з інтенсивним розмноженням та здатністю до збільшення поверхні свого тіла або угруповань, утворених ними;

2. Активний і пасивний рух;

3. Стійкість при житті та швидкий розклад після смерті;

4. Висока адаптаційна здатність, що дозволила організмам не лише заселити основні середовища життя,

а й пристосуватись до екстремальних умов (*наприклад, льодовики, води атомних реакторів та ін.*);

5. Феноменально висока швидкість протікання реакцій (*наприклад, деякі види комах здатні споживати кількість їжі, що значно перевищує вагу їхнього тіла*);

6. Висока здатність до поновлення живої речовини (*наприклад, середня швидкість поновлення суші становить 14 років, для океану – 33 роки*).

Всі перераховані властивості обумовлюють концентрацію в живому великих запасів енергії, яка може поступитися лише утворенню енергії за виверження вулкану.

Функції живої речовини:

1. Енергетична (біохімічна) – це накопичення енергії та передача її ланцюгами живлення;

2. Газова;

3. Окисно-відновна;

4. Транспортна: трофічна і транспортна діяльність організмів;

5. Утворення середовища існування;

6. Розсіювальна;

7. Інформаційна – це накопичення, закріплення та передача інформації наступним поколінням;

8. Біогеохімічна діяльність людини;

9. Деструктивна (*наприклад, сапрофаги живляться органічною речовиною, що розкладається; детритофаги – органо-мінеральними часточками, які розкладаються; некрофаги – мертвими тканинами*);

10. Концентраційна – це «захоплення» живими організмами із навколишнього середовища та накопичення біогенних хімічних речовини. *Наприклад, вміст вуглецю в рослинах у 200 разів, а азоту – у 300 разів перевищує їх рівень в земній корі. Результатом концентраційної діяльності живої речовини є утворення викопних копалин, вапняків тощо.*

Біосфера має умовні границі (підсфери) населені живими організмами.

- **геобіосфера** – це верхня частина літосфери, населена геобіонтами. На глибині більше 3 км від земної поверхні живі організми існувати не можуть, оскільки температура середовища перевищує 100°C;

- **гідробіосфера** – це гідросфера без підземних вод, населена гідробіонтами у всій товщі. Вода є більш важливим лімітуючим чинником в розселенні організмів порівняно зі світлом. Через це хлорофілвмісні рослини не можуть існувати вище 6200 м (еолова зона – Гімалаї);

- **аеробіосфера** – це нижня частина атмосфери, населена аеробіонтами, які можуть поширюватися на висоту від декількох сантиметрів до декількох кілометрів. Висхідні потоки повітря переносять спори, цисти, насіння, мікроорганізми.

Пустелі формально знаходяться поза межами біосфери, але фактично вони можуть рахуватися парабіосферними, оскільки живі організми там все ж існують. *Наприклад, в пустелях Наміб та Калахарі зустрічаються жуки-чорнотілки, які живляться сухими пиловидними залишками рослин і використовують метаболічну воду.*

Поширення живих організмів у біосфері пов'язане з такими чинниками:

1) наявність води;

2) глибина проникнення сонячних променів в ту чи іншу підсферу;

3) сила тяжіння, під дією якої на глибину морів опускаються часточки екскрементів, мертві та живі організми, а по тріщинам земної кори, колодязям, буровим свердловинам – мікроорганізми.

Оптимум біотичного різноманіття реєструють на поверхні розділу середовищ. Водночас, вихід органічної речовини дають рослини, здатні одночасно використовувати всі три фази (рідку, тверду і газоподібну). *Наприклад, тростина звичайна отримує з повітря діоксин вуглецю і кисень, а решту елементів та воду – з донного осаду, всмоктування яких значно полегшується через постійний тиск на нього рідини.*

Властивості біосфери:

1. Цілісність та дискретність.
2. Централізованість.
3. Стійкість та саморегуляція.
4. Ритмічність.
5. Колообіг речовин у природі та енергозалежність.
6. Горизонтальна зональність і висотна поясність.
7. Різноманітність умов існування та живих організмів.

ПРАВИЛО ЕШБІ: керуюча система або підсистема повинні бути організовані більш складно ніж підпорядковані їй. Саме це правило забезпечує біологічне різноманіття – синонім стійкості

Колообіг речовин в біосфері.

В більшості випадків екосистеми знаходяться в стаціонарному стані, тобто надходження біогенних елементів із системи врівноважується їх переходом з інших систем, атмосфери та порід, водночас, є незначними порівняно з швидкістю колообігу речовин в самій системі.

Колообіг речовин – це багаторазова участь речовин у природних пресах.

На Землі сонячна енергія спричинює два кола обігу речовин:

Великий (геологічний) – це циркуляції води і атмосфери, які протікають без участі живих організмів та забезпечують перерозподіл речовин між біосферою та більш глибокими шарами Землі. Цей колообіг забезпечують:

- **ендогенні геологічні процеси**, що відбуваються під впливом внутрішньої енергії Землі, в результаті радіоактивного розпаду, хімічних реакцій утворення мінералів, кристалізації гірських порід, тектонічних рухів, землетрусів;

- **екзогенні геологічні процеси**, що відбуваються під впливом зовнішньої енергії Сонця. *Наприклад, вивітрювання гірських порід і мінералів, видалення*

продуктів руйнації з одних ділянок земної кори та їх перенос на нові ділянки, утворення осадових порід, геологічна діяльність атмосфери, гідросфери, живих організмів та людини.

Малий (біологічний, біогеохімічний) – це колообіг речовин, рушійною силою якого є діяльність живих організмів. Він здійснюється в межах біосфери на основі великого колообігу. Головним джерелом енергії цього колообігу є сонячна радіація, яка забезпечує фотосинтез. Інтенсивність біологічного колообігу залежить від температури довкілля та кількості води (*наприклад, в тропічних лісах біогеохімічний колообіг інтенсивніший ніж в тундрі*).

В біогеохімічному колообігу розрізняють дві складові:

Резервний фонд – це частина речовини не пов'язана з живими організмами. Залежно від природи резервного фонду виділяють:

- колообіг газоподібних речовин з резервним фондом в атмосфері та гідросфері;
- осадовий цикл з резервним фондом в земній корі.

Обмінний фонд формується за рахунок речовин, які потрапляють в колообіг:

- від продуцентів до консументів, за рахунок первинної екскреції тваринами та розкладання детриту мікроорганізмами;
- за рахунок життєдіяльності організмів-симбіонтів, які передають елементи живлення безпосередньо до рослин;

- в результаті фізичних процесів (*наприклад, вивітрювання, ерозія, вимивання*) елементи з осадових порід (абіотичного резервуару) попадають в обмінний фонд;

- надходження в колообіг речовин в результаті діяльності людини та затрати енергії викопних копалин.

В природних екосистемах елементи розподілені нерівномірно і знаходяться в різній хімічній формі, але всі (понад 90 хімічних елементів, які зустрічаються в природі) й ті, що використовуються живими організмами (30–40 елементів) приймають участь у біогеохімічному колообігу. Безперервна взаємодія абіотичних чинників і живих організмів екосистеми супроводжується безперервним колообігом речовин у вигляді органічних та мінеральних сполук, що чергуються.

ПЕРШИЙ ПРИНЦИП ФУНКЦІОНУВАННЯ ЕКОСИСТЕМИ: в природних екосистемах використання ресурсів і звільнення від відходів здійснюється в межах колообігу всіх елементів

Цикл азоту. Резервний фонд азоту в атмосфері (80 % об'єму повітря містить молекули азоту (N_2)) забезпечує постійне утворення нітратів неорганічним шляхом. Водночас, елемент є лімітуючим чинником продуктивності окремих видів рослин. Рослини можуть засвоювати азот лише у зв'язаній формі, а в рослинах він закріплюється в органічній формі (*білки та інші азотовмісні сполуки*) і передається ланцюгами живлення.

Азот трансформується з органічної форми в неорганічну за допомогою хемотрофних бактерій (*окислення амонію до нітритів і далі до нітратів*), частина яких засвоюється рослинами, а інша – забезпечує відновлення нітратів до молекулярного азоту, в результаті діяльності денітрифікуючих бактерій. Мікроорганізми здатні перетворювати молекулярний азот в доступну для рослин форму – йони амонію.

Цикл фосфору. В обмінний фонд фосфор потрапляє за рахунок первинної екскреції консументів, а також в процесі руйнування мертвої органічної речовини фосфатредукуючими бактеріями (*переводять фосфор з органічної форми в неорганічну*). Резервним фондом для фосфору є гірські породи і відкладення, що утворилися в минулі геологічні епохи. Його доступність обмежена, через малу активність та рухливість обмінного фонду. В анаеробних умовах і за присутності феруму сірка випадає в осад та поступово накопичується в осадових породах.

Цикл сірки. Для сірки характерний широкий обмінний фонд в земній корі, атмосфері та гідросфері. Завдяки злагоженості резервного й обмінного фондів сірка не є лімітуючим чинником, оскільки вона добре розчинна та легко доступна для організмів у вигляді сульфатів. Поглинуті сульфати рослини відновлюють і синтезують сірковмісні амінокислоти.

Цикл вуглецю. Вуглець – це біоелемент з резервним фондом в атмосфері. Продуценти засвоюють вуглець із атмосфери у неорганічній формі (*діоксид вуглецю*) і в процесі фотосинтезу трансформують його в складний комплекс похідних органічних кислот, формуючи гумус.

За будь-яких умов органічний комплекс не може бути повністю мінералізований органічним шляхом і тому накопичується в різних осадових породах.

Глобальна екологічна піраміда.

В біосфері як екосистемі стабільність забезпечують усі її компоненти: потік енергії, субстрат, атмосфера, вода.

Глобальна екологічна піраміда має вигляд дзиги і називають її «*дзиґа життя*». Принцип її побудови наступний: кожний із основних рівнів (продуценти-консументи-редуценти) зображені у формі циліндра. Його висота – це біомаса, а діаметр – кількість видів. Співвідношення різних частин «дзиги»: голка, маховик та стержень можуть бути різними в різних екосистемах, але, щоб конструкція не падала вони не можуть бути довільними (рис. 25).

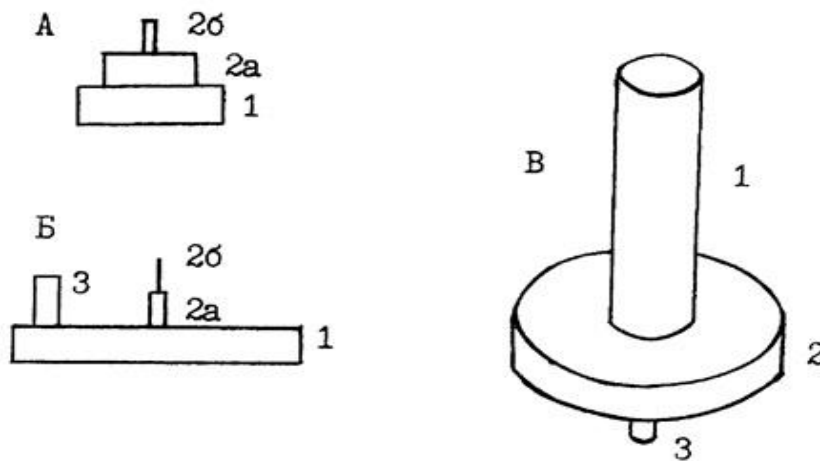


Рис. 25. Глобальна екологічна піраміда

Примітка. А та Б – екологічні піраміди екосистем;

В – «дзиґа життя» (за Реймерсом, 1992):

1 – продуценти, 2 – консументи (2а – первинні, 2б – вторинні), 3 – редуценти

Збалансованість всіх структурних елементів в екологічній піраміді підпорядковується чітким закономірностям, згідно з якими біотичне угруповання, що складає лише 0,01 %, керує абіотичною сукупністю елементів, а в біотичній системі керуючою підсистемою є консументи, оскільки від них залежить ступінь використання первинної продукції і стабільність екосистеми в цілому.

Ноосфера – сфера розуму.

НООСФЕРА – це оточуюче людину середовище, в якому природні процеси обміну речовин та енергії контролюються суспільством

Удосконалення розумових здібностей людини супроводжувалося:

- технічним прогресом;
- появою електронних засобів зв'язку;
- розвитком науки і культури;
- освоєнням все більш ефективних джерел енергії;
- збором і обробкою інформації;
- освоєнням космосу;
- демографічними вибухами;
- лавиноподібною деградацією біосфери.

Так, сучасне споживання продукції біосфери сягає понад 7 % чистої первинної продукції суші, що загрожує порушенням стійкості біосфери. В її основі лежить біогеохімічний колообіг, а саме біотична регуляція

колообігу речовин, згубне коливання чисельність популяцій, виснаження кормової бази. Різке зменшення чисельності або зникнення видів призводить до швидкого зростання інформаційних можливостей вищих трофічних рівнів. Це проявляється у складній поведінці хижаків, порушенні ієрархічної структури популяцій, неадекватній реакції на зміну середовища життя, що безпосередньо взаємопов'язано з діяльністю людини. Тобто, суспільство створює такі умови існування, за яких природні екосистеми не здатні до них адаптуватись. Деякі дослідники заперечують можливість керівництва біосферою, опираючись на правило Ешбі.

В межах ноосфери виділяють:

- **антропосферу** – сукупність людей як біологічного виду;
- **техносферу** – сукупність штучних об'єктів і засобів антропогенної діяльності, а також антропогенно трансформованих природних об'єктів;
- **соціосферу** – сфера суспільної соціальної діяльності, яка охоплена діяльністю людини.

Існуюча нині система суспільних взаємовідносин стимулює нераціональне використання природних ресурсів, нещадну експлуатацію природних екосистем та інше. Захопившись вирішенням конкретних питань охорони навколишнього середовища поза увагою залишились набуті знання законів формування та функціонування природних екосистем, принципів і концепцій класичної екології, які повинні слугувати основою для вирішення практичних питань природокористування.

Екологічні проблеми є загальнолюдськими, а необхідність об'єднання зусиль екологів, економістів, психологів, педагогів і представників інших спеціальностей є очевидною.

Запитання для самоперевірки:

1. Які типи речовин виділяють у складі біосфери за В.І. Вернадським?

2. Назвіть основні властивості та функції живої речовини.

3. Яким чином взаємопов'язані між собою малий та великий колообіг енергії?

4. Принципи побудови і функціонування глобальної екологічної піраміди.

5. Передумови формування ноосфери та її складові.

ОРІЄНТОВНІ ПИТАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ

Питання 1. Екологічні адаптації мешканців супраліторальної зони світового океану – це :

1	Реактивний рух
2	Хроматична адаптація
3	Біолюмінесценція
4	Добре розвинена мускулатура

Питання 2. До якого типу адаптації відносять наявність у травній системі бактерій, здатних розщеплювати целюлозу?

1	Онтогенетичні
2	Фізіологічні
3	Поведінкові
4	Біохімічні

Питання 3. Зв'язки між організмами, в основі яких лежить передача генетичної інформації називають

1	Фабричні
2	Інформаційні
3	Трофічні
4	Гостальні

Питання 4. Твердження : «Для кожного виду існує оптимальний розмір групи і щільність популяції, що є лімітуючим чинником природної агрегації» - лежить в основі...

1	Принципу Гаузе
2	Правило Глогера
3	Правило Аллена
4	Принципу Оллі

Питання 5. «Вибух» популяції кроликів, завезених до Австралії був пов'язаний з наступними екологічними аспектами :

1	Недостатність харчового ресурсу
2	Синергічний вплив абіотичних екологічних чинників
3	Відсутність звичайного механізму регуляції чисельності популяції
4	Високий вміст афродізіаків у рослинах, що входять до складу кормової бази кролів

Питання 6. Які з перерахованих екологічних явищ відносять до гомотипових реакцій?

1	Ефект маси
2	Внутрішньовидова конкуренція
3	Ефект групи
4	Усі відповіді вірні

Питання 7. Об'єктом вивчення екології є :

1	Тканина
2	Клітина
3	Екосистема
4	Система органів

Питання 8. Як називають прибережну зону морського дна, яка заливається під час припливів і осушується під час відливу?

1	Абісаль
2	Сублітораль
3	Батіаль
4	Літораль

Питання 9. До біотичних чинників відносять

1	Характер рельєфу
2	Газовий склад повітря
3	Вологоємність ґрунту
4	Знищення сільськогосподарських культур шкідниками

Питання 10. Екологічні фактори, зміна яких у часі повторюється регулярно називають

1	Періодичними
2	Синергічними
3	Антропогенними
4	Неперіодичними

Питання 11. Ороговілі покриви рептилій є пристосуванням до перенесення дефіциту води :

1	Поведінкове
2	Морфологічне
3	Онтогенетичне
4	Фізіологічне

Питання 12. Деякі організми не вживають воду ззовні, а обходяться лише метаболічною водою. До них належать :

1	Килимова міль
2	Амбарні і рисові довгоносики
3	Кріт
4	Американська кенгуровий щур (коло-коло)

Питання 13. Гомойотермні тварини - це :

1	Холоднокровні (комахи, риби, земноводні, плазуни)
2	Тварини, що частково здатні регулювати температуру тіла і змінювати її у конкретних умовах. Наприклад, летючі миші
3	Домашні і дикі ссавці, птахи, людина, що мають порівняно постійну температуру тіла, яка не залежить від коливань температури навколишнього середовища.
4	Рослинні організми

Питання 14. До якого типу екологічних абіотичних чинників відносять експозицію місцевості та рівень її нахилу до горизонту?

1	Кліматичні
2	Едафічні
3	Гідрологічні
4	Орографічні

Питання 15. Яке із правил статистичного характеру адаптацій стверджує: «Виступаючі частини тіла теплокровних тварин в холодному кліматі коротші, ніж в теплому»?	
1	Правило Бергмана
2	Правило Аллена
3	Правило Глогера
4	Принцип Оллі

Питання 16. До якого типу взаємодії екологічних чинників відносять посилення впливу голодування за низьких температурних показників?	
1	Адитивність
2	Антагонізм
3	Синергізм
4	Нейтралізм

Питання 17. При тривалому контакті жертва-хижак і паразит-хазяїн їхній вплив з часом стає помірним, потім нейтральним та навіть сприятливим, що в екології носить назву	
1	Аменсалізм
2	Адаптація
3	Нейтралізм
4	Коадаптація

Питання 18. Агресивні сутички між тваринами, аделопатія, приховування або маскування місць для вигодовування молодяку відносять до такого типу міжвидових взаємовідносин	
1	Активна конкуренція
2	Пасивна конкуренція
3	Нейтралізм
4	Мутуалізм

Питання 19. До якого з явищ гомотипових реакцій відносять негативні ефекти (наприклад: сповільнення росту пуголовків, зниження плодючості домових мишей)?	
1	Паразитизм
2	Ефект маси
3	Мутуалізм
4	Ефект групи

Питання 20. Який із підходів в екології застосовують для пізнання складних об'єктів шляхом вивчення їх складових?	
1	Холістичний
2	Мерологічний
3	Емерджентності
4	Економічної теорії

Питання 21. Біоценоз - це :	
1	Конкретна сукупність живих організмів на певному просторі суші або акваторії
2	Кількість біомаси і енергії, які запасуються організмами за одиницю часу
3	Здатність популяції або екосистеми підтримувати стійку динамічну рівновагу в умовах природного середовища, яке постійно змінюється
4	Сукупність на певному просторі земної поверхні однорідних природних явищ (атмосфери., ґрунту, кліматичних умов, рослинного, тваринного світу), поєднаних обміном речовин і енергії в єдиний природний комплекс

Питання 22. Організми, які використовують енергію Сонця для синтезу органічних речовин - це :	
1	Автотрофи
2	Гетеротрофи
3	Хемотрофи
4	Фототрофи

Питання 23. Індикаторами забруднення середовища може виступати:	
1	Зміна рівня різноманітності видів
2	Формування екологічної диверсифікації
3	Виникнення епідемій серед домінуючих популяцій
4	Загострення міжвидової і внутрішньовидової конкуренції

Питання 24. Ноосфера - це :	
1	Сфера розуму
2	Сфера божественного в Космосі
3	Сфера людського буття
4	Сфера життя

Питання 25. Речовини, які продукують вищі рослини, що вбивають хвороботворні бактерії - це :	
1	Алергени
2	Канцерогени
3	Коліни
4	Фітонциди

Питання 26. Яка частка продукції засвоюється на кожному наступному трофічному рівні?	
1	Близько 10%
2	Близько 20%
3	Близько 50%
4	Близько 100%

Питання 27. Хто запропонував термін «популяція»?	
1	Шелфорд
2	Пол Енріх
3	Вільям Йогансон
4	Юджин Одум

Питання 28. Агрегована (мозаїчна) просторова структура популяції характерна для :	
1	Урбанізованих територій
2	Природних екосистем
3	Агроекосистеми
4	Всі варіанти вірні

Питання 29. Для яких популяцій характерний III тип кривої виживання (увігнута лінія)?	
1	Риби
2	Прісноводна гідра
3	Птахи
4	Людина

Питання 30. Яка тактика розмноження є доцільною в умовах «конкурентного вакууму»?	
1	Поліциклічність
2	Моноциклічність
3	Максимальна кількість нащадків з низькою адаптацією
4	Великий та добре адаптований нащадок

Питання 31. Для якого з регулюючих чинників чисельності популяції характерні вичерпання доступних ресурсів і розвиток стресових ситуацій в популяції жертви?	
1	Функціональна реакція
2	Внутрішньовидова конкуренція
3	Епізоотії
4	Чисельна реакція

Питання 32. Простір на якому популяція або вид в цілому зустрічається упродовж всієї своєї життєдіяльності, називається:	
1	Стація
2	Біотоп
3	Екологічна ніша
4	Ареал

Питання 33. Поступове заміщення одних видів іншими в біоценозі, називають :	
1	Сукцесія
2	Флуктуація
3	Експансія
4	Консорція

Питання 34. Як називають в екології «органічну речовину», що синтезується на рівні консументів за одиницю часу на одиниці площі?	
1	Чиста первинна продукція
2	Валова первинна продукція
3	Вторинна продукція
4	Чиста продукція спільноти

Питання 35. На якому рівні організації екологічних систем проявляється принцип емерджентності?	
1	Популяційний
2	Організований
3	Біоценотичний
4	Екосистемний

Питання 36. Для якої екологічної групи за харчовою спеціалізацією кількість їжі є лімітуючим чинником?	
1	Олігофаги
2	Монофаги
3	Поліфаги
4	Фітофаги

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Бигон М. Экология. Особи, популяция и сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд / в 2-х томах. М.: Мир, 1989. Т. 1 – 667 с.; Т.2 – 477 с.
2. Бровдій В.М. Закони екології (соціально-економічні, геофізичні, геохімічні) / В.М. Бровдій, О.О. Гаца. – К.: НПУ, 2003. – 179 с.
3. Бродский А.К. Общая экология: учебник для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлению подготовки бакалавров, магистров "Биология", биологическим специальностям и по специальности "Биоэкология" направления "Экология и природопользование" / А.К. Бродский. – 5-е изд., М.: Академия, 2010. – 256 с.
4. Бродский А.К. Экология: ученик / А.К. Бродский. – М. : КНОРУС, 2012. – 272 с.
5. Волошина Н.О. Загальна екологія та неоекологія: навчальний посібник. / Н.О. Волошина. – К.: НПУ ім. М.П. Драгоманова, 2015. – 341 с.
6. Гайченко В.А. Екологія тварин: Навчальний посібник / В.А. Гайченко, Й.В. Царик - Херсон: Олді-плюс, Київ: Ліра – К, 2012. – 232 с.
7. Голубець М.А. Від біосфери до соціосфери / М.А. Голубець. – Львів. Поллі, 1997. – 251 с.
8. Горелов А.А. Экология. Конспект лекций / А.А. Горелов. – М.: Высшее образование, 2008. – 192 с.
9. Дажо Р. Основы экологии / Р. Дажо. – М.: Прогресс, 1975. – 415 с.

10. Димань Т.М. Екологія людини / Т.М. Димань. – К.: ВЦ «Академія», 2009. – 376 с.
11. Дідух Я.П. Популяційна екологія / Я.П. Дідух. – К.: Фітосоціоцентр, 1998. – 91 с.
12. Злобін Ю.А. Основи екології. Підручник. / Ю.А. Злобін. – К.: Лібра, 1998. – 248 с.
13. Колесников С.И. Экология: Учебное пособие. 5-е изд., стер. / С.И. Колесников – М.: Издательская корпорация «Дашков и К⁰»; Ростов н/ Д.: Академцентр, 2012. – 384 с.
14. Николайкин Н.И. Экология: Учеб. для ВУЗов / Н.И. Николайкин, Н.Е. Николайкина, О.П. Мелехова. – 3-е изд., стереотип. – М.: Дрофа, 2004. – 624 с.
15. Одум Ю. Экология. В 2-х т. / Ю. Одум – М.: Мир, 1986. – Т.1. – 327 с. Т.2. – 376 с.
16. Реймерс Н.Ф. Экология / Н.Ф. Рейменс. – М: Россия молодая, 1994. – 366 с.
17. Федряк М.М. Основи екології: навчальний посібник / М.М. Федоряк, Г.Г. Москалик. – Чернівці: ЧНУ, 2009. – 336 с.
18. Шилов И.А. Экология / И.А. Шилов . – М.: Высшая школа, 1998. – 512 с.

Навчальне видання
Волошина Наталія Олексіївна, завідувач кафедри екології
доктор біологічних наук, професор

ЕКОЛОГІЯ

ЧАСИНА I

Навчальний посібник

Відповідальний за випуск Волошина Н.О.
Комп'ютерний набір Волошина Н.О.

Підписано до друку 15.10.2020 р. Формат 60×84/16.
Папір офсетний.
Друк ротаційний трафаретний. Ум. друк. арк. 12,0.
Наклад 30.

НПУ ім. М.П. Драгоманова
вул. Пирогова 9, к.203, м. Київ
Тел.: 234-94-36