

Міністерство освіти і науки України
Державний університет «Житомирська політехніка»

Вінічук Михайло Маркович

«ЗАГАЛЬНА ЕКОЛОГІЯ»

НАВЧАЛЬНИЙ ПОСІБНИК

Міністерство освіти і науки України
Державний університет «Житомирська політехніка»

Вінічук Михайло Маркович

«ЗАГАЛЬНА ЕКОЛОГІЯ»

НАВЧАЛЬНИЙ ПОСІБНИК

для студентів освітнього рівня «БАКАЛАВР»
денної форми навчання
спеціальності 101 «Екологія»,
183 «Технології захисту навколишнього середовища» та
103 «Науки про Землю»

УДК 574(07)
В78

Рецензенти:

Т. П. Федонюк – керівник навчально-наукового центру екології та охорони навколишнього середовища, професор кафедри біології та захисту лісу Поліського національного університету, доктор біологічних наук, професор;

В. В. Коробійчук – професор кафедри розробки родовищ корисних копалин ім. проф. Бакка М. Т. Державного університету «Житомирська політехніка», доктор технічних наук, професор;

С. В. Журавель – завідувач кафедри ґрунтознавства та землеробства Поліського національного університету, кандидат сільськогосподарських наук, доцент.

Вінічук М.М.

В78 Загальна екологія : Навчальний посібник, видання друге, виправлене та доповнене.

– Житомир : Видавництво Державного університету «Житомирська політехніка», 2021. – 184 с.

ISBN 978-966-683-576-8

Даний навчальний посібник – це друге видання, перероблене та доповнене. Посібник містить передмову та основну текстову частину, яка складається з 11 розділів, які розкривають суть загальної екології. Автором розглянуто сучасний стан екологічних проблем біосфери; стан окремих природних ресурсів та обмеження щодо їх використання; особливості дії основних екологічних факторів на живі організми; закони, правила та принципи екології; особливості взаємодії організму та середовища; організацію надорганізованих систем різних рівнів організації та їх функціонування. Приведені основні теоретичні закономірності функціонування біоценозів та угруповань, зокрема стосовно потоків енергії та речовин, організацію екосистем на рівні популяцій та видів.

Навчальний посібник призначений для студентів екологічних спеціальностей, а також для викладачів та науковців.

УДК 574(07)

ISBN 978-966683-576-8

© Вінічук М.М., 2021

ПЕРЕДМОВА

Серед сучасних наукових проблем та практичної діяльності людини проблеми екології набувають пріоритетного значення. Стан екологічних середовищ живих організмів, включаючи і людину, є загрозливий. Вся господарська діяльність людини направлена на виробництво продуктів харчування, одягу, житла, засобів комунікації та сполучення. Для забезпечення виробництва використовуються природні ресурси. Людина, використовуючи природні ресурси, виснажує і забруднює їх, чим погіршує екологічні умови свого існування.

Тому екологія як наука і природокористування тісно пов'язані між собою. Сьогодні неможливо займатися оптимальним природокористуванням та ефективно управляти екологічними факторами, не знаючи законів екології.

При вивченні екології важливим є не тільки розуміння змін у екологічних середовищах, а також вплив цих змін на біосферу, на зв'язки між важливими її компонентами. Таке розуміння є науковою основою для управління екологічними системами, направленими на оптимізацію та функціонування екосистем.

Інтенсивний розвиток промисловості і сільського господарства супроводжується значним споживанням природних ресурсів і викидом відходів виробництва в атмосферу, гідросферу і педосферу, посилюючи техногенний стрес на екосистеми. Тому людство шляхом законодавчих актів і міжнародних угод регулює як рівень використання природних ресурсів, так і техногенні викиди в екологічні сфери.

Екологія охоплює широкий спектр взаємодій та зв'язків між організмами та середовищем – від клітини до біосфери. Характер таких взаємодій та зв'язків в екологічних угрупованнях узгоджується з деякими закономірностями, як проявляються на рівні екосистеми, як єдиного цілого.

Тому вивчення екології у вищих навчальних закладах має важливе значення для розуміння екологічних проблем сьогодення.

Навчальна дисципліна “Загальна екологія” забезпечує формування базових екологічних знань щодо принципів організації, формування і функціонування надорганізмових систем, взаємовідносин та взаємозв'язків між організмом і середовищем, формування у студентів уявлень про структуру і динаміку популяцій та біоценозів, кругообіг речовин і потоки енергії в екосистемах, механізми, які визначають сталість угруповань організмів та екосистем в цілому. Значна увага приділяється закономірностям функціонування екосистем та угруповань, що закладає основи екологічного мислення та формування екологічної свідомості.

Даний навчальний посібник є другим виданням і розроблено автором на основі результатів власних багаторічних досліджень, а також узагальнення літературних матеріалів. Матеріал посібника ґрунтується на курсі лекцій, який автор читає уже протягом багатьох років для студентів екологічних спеціальностей і відповідає головним складовим загальної екології як теоретичної екології.

Мета підготовки даного навчального посібника – допомогти майбутнім фахівцям – екологам у формуванні теоретичних знань та практичних навичок.

Автор вважає, що даний навчальний посібник може бути корисним для студентів вищих навчальних закладів, які навчаються за такими спеціальностями як 01 «Екологія», 183 «Технології захисту навколишнього середовища», 103 «Науки про Землю» та інших спеціальностей.

1. СУЧАСНИЙ СТАН БІОСФЕРИ ТА ОКРЕМИХ ПРИРОДНИХ РЕСУРСІВ

1.1. Коротка історія взаємовідносин людини з середовищем. 1.2. Сучасний стан екологічних проблем біосфери. 1.3. Екологічна ситуація в Україні. 1.4. Енергетичні ресурси та обмеження щодо їх використання. 1.5. Газоатмосферні ресурси та обмеження щодо їх використання. 1.6. Коротка характеристика окремих природних ресурсів. 1.7. Використання земельних ресурсів. 1.8. Лісові та інші природні екосистеми. 1.9. Екосистеми лук, пасовищ, пустель та тундри. 1.10. Стан окремих водних екосистем.

1.1. Коротка історія взаємовідносин людини з середовищем

Вік планети Земля становить близько 5 млрд років. Час, коли могли з'явитися найперші форми життя на Землі остаточно невідомий, але вважається, що життя на Землі виникло близько 3,8 млрд років тому¹.

Цілком можливо, що ця дата зміниться, коли з'являться нові докази. Вважається, що у якийсь момент з'явилися дві основні групи живих організмів: *бактерії* та *археї*. Як це сталося, коли і в якому порядку розділилися ці групи організмів, досі невідомо. Деяко пізніше, а саме 3,5 млрд. років тому, ймовірно, з'явилися окремі одноклітинні організми, 2,4 млрд. років тому – *ціанобактерії* та *фотосинтез*, які були здатні за рахунок поглинання сонячного світла та вуглекислого газу отримувати енергію та виділяти кисень як побічний продукт.

Пізніше (ймовірно 2 млрд років тому) з'являються еукаріотичні клітини, які містять ядро, в якому гени уже зберігаються у формі ДНК. Згодом еукаріотичні клітини, ймовірно, поступово еволюціонували, одна проста клітина поглинала іншу, а поглинені бактерії з часом перетворювались на *мітохондрії*, які забезпечують клітини еукаріотів енергією. Пізніше клітини еукаріотів поглинули фотосинтетичні бактерії, які еволюціонували в хлоропласти, що надають зеленим рослинам колір і дозволяють засвоювати енергію з сонячного світла. Перші бактерії та синьо-зелені водорості були здатні переносити температуру близько 70 °С.

Приблизно 900 млн років тому починається розвиток перших багатоклітинних форм життя. Близько 400-600 млн років тому з появою багатоклітинних організмів розпочався бурхливий розвиток органічного світу та таких нових форм життя як губки, черв'яки, комахи, молоски, а також перших форм предків нинішніх рослин та тварин. Так, ≈ 580 млн років тому з'являються медузи, актинії, корали, членистоногі (комахи, павуки, краби, креветки тощо) та різні типи черв'яків. Близько 540 млн років тому з'являються примітивні форми перших хордових – тварини, що мають хребет, а пізніше виходять на сушу спочатку (500 млн років) тварини, а потім і рослини (465 млн років). У свою чергу це призвело до зміни складу перш за все поверхні Землі, атмосфери та гідросфери. Зокрема відбулося зростання вмісту кисню в атмосфері та поживних речовин у ґрунті.

Пізніше (400 млн років) з'являються перші комахи, а ще пізніше (200 млн років) у ссавців розвивається *теплокровність* – здатність підтримувати свою внутрішню температуру, незалежно від зовнішніх умов.

Через ≈ 50 млн років з'являються перші птахи, потім перші квіткові рослини, предки сучасних приматів, а вимирання протягом крейдяного третинного періоду багатьох видів, у тому числі і гігантських рептилій звільняє шлях ссавцям, які продовжують домінувати на планеті. Подальший розвиток живих організмів (або еволюція) призвела до появи людини як вищого біологічного виду, який розвиваючись став все більше впливати на природу. Вважається, що приблизно 6 млн років тому люди відокремились від своїх найближчих родичів – шимпанзе, які за багатьма генетичними й біохімічними показниками дуже близькі до людини.

Людина є не тільки мешканцем природи, вона ще й перетворює її. З самого початку свого існування, і з наростаючою інтенсивністю людське суспільство пристосовувалось

¹ M. Marshall, 2019. Timeline: The evolution of life.
www.newscientist.com/article/dn17453-timeline-the-evolution-of-life/

до природи і робило в неї всілякі більш або менш масштабні вторгнення. На перетворення природи була витрачена величезна кількість людської праці. Людство перетворює багатство природи на засоби культурного, історичного життя суспільства. Людина приборкала і дисциплінувала електрику і змусила її служити інтересам суспільства. Людина не тільки перенесла різні види рослин і тварин у різні кліматичні умови; вона також змінила форму та клімат свого житла та перетворила цілий ряд видів рослини і тварин для своїх потреб. Якби ми позбавили географічне середовище властивостей, створених працею багатьох поколінь, сучасне суспільство не могло б існувати в таких первісних умовах.

Людина і природа взаємодіють діалектично, а саме в міру розвитку суспільства людина стає менш залежною від природи. Адже у міру пізнання природи людина все більше її перетворює, при цьому влада людини над природою поступово зростає, але водночас людина входить у все більш широкий і глибокий контакт з природою. При цьому кількість речовини, енергії та інформації, що використовується людиною також збільшується.

Існують певні етапи розвитку відносин людина-природа.

Перший етап – це повна залежність людини від природи. Це *незамкнена* стадія, яка тривала протягом 2-3 млн років, а саме від появи перших примітивних людей до появи сучасного виду людини – 40 тис. років тому. У цей час відбувається накопичення знань про природу, пристосування людини до природи, а оскільки довкілля було по суті необмеженим, то функціонально екосистема тоді була незамкненою. Наші далекі предки жили серед безмежних просторів і часто не могли отримати найменших потреб для існування. Природа також розглядається як щось вороже людині. Наприклад, ліс був чимось диким і грізним, і люди намагалися змусити його відступити, а отже ліс вирубували. З часом взаємодія людини і природи характеризується прискореним підкоренням природи, приборканням її стихійних сил. Людство дедалі більше хвилює питання, де і як отримати незамінні природні ресурси для потреб виробництва.

Другий етап – це часткова залежність людини від природи, або *частково замкнена* стадія, яка тривала від \approx 40 тис. років тому до середини ХХ століття або кінця другої світової війни. Інтенсифікація землеробства, скотарства, виникнення ремесел, будівництво, розвиток хімії, одержання кислот, ріст чисельності людей тощо. Це період активного використання людиною ресурсів, але тиск на довкілля при цьому був ще незначний і локальний. Тобто існувала певна рівновага і баланс речовин, виключалася ерозія і зберігалася родючість ґрунту.

На третьому етапі, це *замкнена* стадія, що триває від середини ХХ ст. до сьогодні, з'являється ще один фактор, який набуває вирішальне значення - техногенний. Це період розвитку екологічної кризи, протистояння людини та природи, а іноді прямо хижацька експлуатація природних ресурсів. В результаті, попередній динамічний баланс між людиною та природою, а також між природою та суспільством в цілому порушується. Особливої гостроти набуває проблема незамінних ресурсів. Так, все складніше стає задовольняти потреби людей навіть у такій речовині, як наприклад, прісна вода. Складною є також проблема ліквідації промислових та побутових відходів. Такий стан речей змушує людство переходити від безвідповідального підкорення природи до гармонійної взаємодії в системі "технологія-людина-біосфера". Нині ми стикаємося з проблемою, як зупинити або, принаймні, зменшити руйнівний вплив технологій на природу.

За останні 150 років населення Землі зростає досить швидко. Так, на початку нашого літочислення на планеті мешкало 230 млн осіб; 1830 рік – 1 млрд; 1890 рік (через 60 років) – 1,6 млрд; 1930 рік (через 40 років) – понад 2 млрд; 1960 (через 30 років) – 3 млрд; 1975 (через 15 років) – 4 млрд; 1987 рік (через 12 років) – 5 млрд; 1991 рік (через 4 роки) – 5,4 млрд, 2000 рік – 6,1 млрд (через 9 років), 2020 – 7,8 млрд (через 20 років).

Щодня населення зростає на майже 230 000 людей. Прогнозується, що число людей до 2050 р. збільшиться до 9,2 млрд. Також прогнозується, що найбільший приріст населення відбудеться в Азії, особливо в Китаї, Індії та Південно-Східній Азії, що складає близько 60 % і більше населення світу до 2050 року. Темпи приросту населення

також є все ще відносно високі в Центральній Америці, а найвищі в Центральній та частині Західної Африки. За прогнозами², до 2050 року в Африці на південь від Сахари чисельність населення збільшиться з приблизно 770 млн до майже 1,7 млрд.

Чисельність населення України на початку 2020 року становила 41,9 млн осіб. У першій половині 2020 року число народжених (193 138) значно менше числа тих що померли (378 315).

Отже, починаючи з 1970-х років чисельність населення у світі подвоюється, а загальний валовий внутрішній продукт (ВВП) виріс у чотири рази. Ці тенденції вимагали великих обсягів природних ресурсів, щоб сприяти економічному розвитку та супутньому зростанню добробуту людей.

Починаючи з 1980-х років, слід відмітити дві тенденції, що стосуються ставлення людства до природного навколишнього середовища:

- зміна ставлення людства до навколишнього середовища в кращу сторону: розвиток екологічної освіти, екологічного виховання, широкий громадський рух, поява таких організацій як “greenpeace”, Європейська агенція довкілля (European Environment Agency, ЕЕА) та інші, пошуки нетрадиційних та альтернативних джерел енергії, демілітаризація, біологізація сільськогосподарського виробництва і так далі;

- посилення антропогенного впливу на середовище, в міру зростання чисельності населення, особливо в країнах, що розвиваються.

Зростаючі масштаби деструктивного антропогенного навантаження на довкілля у свою чергу призводять до порушення екологічної рівноваги та відповідно до змін кількісних та якісних показників середовища. Небажані зміни довкілля викликають деструктивні зміни у стані здоров'я людини, тобто має місце зворотній процес – біологічна відповідь на вплив зовнішнього середовища.

Біосфера, у якій існує людина є досить складною системою, основними компонентами якої є *атмосфера*, *гідросфера* та *літосфера*. Важливо, щоб усі ці сфери залишались у рівноважному природному стані. Надмірне порушення цього балансу може призвести до прояву “парадоксу заміщення”³, коли вищі рослини і тварини можуть бути витіснені нижчими.

Відомо, що багато комах, бактерій та лишайників завдяки своїй порівняно простій будові гнучко пристосовуються до потужних хімічних та навіть фізичних факторів, таких як, наприклад, радіація і продовжують своє існування.

Іншим ймовірним наслідком є можливе суттєве зниження продуктивності біосфери. Адже уже сьогодні на Землі утворюється набагато більше вуглекислого газу, ніж здатність рослини його засвоїти. На інтенсивність фотосинтезу також впливають різні хімічні препарати (гербіциди, антибіотики тощо).

Одним із шляхів подолання такої ситуації є більш широке використання відновлюваних природних ресурсів, таких як сонячна енергія, вітер, ресурси річок, морів, океану, тощо.

1.2. Сучасний стан екологічних проблем біосфери

Загальна площа поверхні Землі складає 510 млн км². З них:

- 361,1 млн км² (70,8 %) Світовий океан;
- 149,1 млн км² (29,2 %) суходіл, у тому числі:
 - гори (30 %)
 - пустелі (20 %)
 - савани (тропічна рослинність з трав'яним покривом, окремими деревами і кущами) та рідколісся (30 %)
 - льодовики (10 %)
 - сільськогосподарські угіддя (10 %).

²www.un.org/development/desa/pd/.

³www.marxists.org/reference/archive/spirkin/works/dialectical-materialism/index.html.

Крім того, сонячна енергія надходить на поверхню Землі нерівномірно, а отже, можливості ведення сільськогосподарського виробництва обмежені.

На сьогодні господарська діяльність людини призвела до таких основних змін у ландшафтах та екологічних сферах:

- порушення земної кори (особливо верхньої її частини) внаслідок видобування корисних копалин. Щорічно з надр Землі видобувається сотні мільярдів тонн різноманітних руд, горючих копалин, будівельних матеріалів, інших видів мінеральної сировини;

- викид в атмосферу і гідросферу відходів і забруднювачів. За даними Worldsteel⁴, за 2019 рік у світі вироблено близько 1,36 млрд тонн чавуну, що на 2,27 % більше, ніж за 2018 рік. У результаті з 1900 року з планети зникли понад 400 видів хребетних, а понад 500 видів хребетних перебувають на межі біологічного знищення⁵. З цією загрозою сьогодні стикаються 41 % всіх видів земноводних та 25 % видів ссавців. Видами що зникають є ті, чисельність яких стрімко зменшується або вже досягла критичного рівня в межах свого ареалу. Правда полягає в тому, що вчені не знають, скільки видів рослин, тварин, грибів та бактерій існує на Землі. За останніми оцінками, ця цифра склала \approx 2 млрд і це, швидше за все, не остаточна цифра, яка дуже ймовірно з часом зміниться⁶;

- хімізація сільськогосподарського виробництва. У світі щорічно використовується близько 2 млн тонн пестицидів. Найбільше їх використовують такі країни як Китай, США та Аргентина, а до 2020 року глобальне споживання пестицидів збільшилось до 3,5 млн тонн⁷.

- Результатом використання пестицидів є зниження урожайності, спустошення ґрунту, отруєння людей. Приблизно 30 % мінеральних добрив та хімічних речовин, що вносяться, раніше чи пізніше потрапляє безпосередньо у водні об'єкти. Яскравим прикладом того, як людина своєю діяльністю порушує екологічну рівновагу, є озеро Клір Лейк (Clear Lake) в Каліфорнії. У свій час дане озеро було прекрасним місцем відпочинку – водойма довжиною близько 30 км, але був один недолік, а саме, велика кількість дрібних двокрилих комах, які розвивалися з личинок, що знаходилися в донних відкладах та на мілководді. Ці комахи не кусаються і не смокчуть кров, тому вони не становили загрози для людини, крім того, що вночі вони летіли на світло ламп та ліхтарів. Всі заходи боротьби з ними були безуспішними аж до тих пір, коли було винайдено ДДТ (дихлордифенілтрихлорметилметан, інсектицид, поширена побутова назва – «дуст»). У 1949 році поверхня згаданого озера була піддана обробці препаратом ДДТ. Вміст ДДТ у воді становив 0,02 %. У результаті протягом 2-3 років над озером спостерігались лише окремі поодинокі комахи. Проте, у 1951 році чисельність їх починає зростати, внаслідок чого в цьому році обробіток поверхні озера провели повторно. В результаті повторного обприскування популяція комах стала зростати інтенсивніше, а жителі узбережжя стали виявляти мертвих водоплавних птахів. Уже у 1957 році виникла потреба в черговому обробітку поверхні озера і з'явилося ще більше мертвої водоплавної птиці на березі озера. Після проведених досліджень було встановлено, що залишки ДДТ в жировій тканині мертвих птахів перевищували концентрацію останніх у воді на момент першого обприскування в 100 разів. Риби також накопичили у своєму тілі такі концентрації ДДТ, що їх стало небезпечно вживати в їжу. Що стосується комах, то вони стали стійкі до дії ДДТ, які і понині спричиняють незручності для місцевого населення. Парадокс даної ситуації полягає в тому, що поява великої кількості згаданих комах, це наслідок діяльності людини, а саме: поживні речовини, які стікали в дане озеро з удобрюваних полів, а також інші нечистоти збагачували придонний мул, чим і сприяли бурхливому розвитку личинок комах;

- інтенсивність життя у водному середовищі знизилась на \approx 30 %. Адже глобально \approx 70 % промислових відходів скидаються безпосередньо у воду. Навіть більшим, ніж

⁴www.worldsteel.org/.

⁵www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1922686117.

⁶www.nationalgeographic.com/animals/.

⁷A. Sharma et al., 2019. Worldwide pesticide usage and its impacts on ecosystem. doi.org/10.1007/s42452-019-1485-1.

скидання токсичних промислових хімічних речовин, є внесок побутового сміття та стічних вод, що становить $\approx 80\%$ забруднення води у всьому світі. Азія має найбільшу кількість забруднених річок у світі, здебільшого через скидання неочищених стічних вод;

- за оцінками Всесвітньої організації охорони здоров'я, у 2016 році повітря незадовільної якості спричинило передчасну смерть 4,2 млн. людей⁸, $\approx 90\%$ з яких у країнах з низьким та середнім рівнем доходу. Із забрудненням атмосферного повітря пов'язаний більш високий рівень захворюваності на рак, серцеві захворювання, інсульт та респіраторні захворювання, такі як астма. Експерти стверджують, що 60% забруднення атмосфери, причому найбільш токсичного, надходить від автомобільного транспорту, 20% від електростанцій та 20% від інших видів промисловості.

1.3. Екологічна ситуація в Україні

Площа земель в Україні складає 603,7 тис. км² або 0,4% від суходолу планети та 5,7% території Європи. Із ≈ 60 млн га. території нашої держави понад 70% складають сільгоспугіддя. За площею чорноземів (28 млн га.) Україна займає четверте місце в світі після Росії, США і Китаю.

Сільськогосподарські угіддя становлять 41,5 млн. гектарів, в тому числі ріллі 33,5 млн гектарів або $\approx 0,8$ га на 1 жителя країни.

Розораність земель понад 70%, а господарська освоєність території 92%. Розораність всієї території України (площа ріллі у % від загальної площі країни) становить 56,1% – це більше, ніж в будь-якій іншій країні, тому наша країна з орною площею 33,5 млн га в світовому рейтингу розораності земель посідає перше місце. Для порівняння, у Німеччині цей показник становить 34%, у Франції – 33,5%, у Великобританії – 25,8%, у США цей показник майже втричі нижчий – 16,9%.

Загальна площа лісового фонду України становить – 10,4 млн га, із яких вкритих лісовою рослинністю – 9,6 млн га. Лісистість території країни становить 15,9%, а отже це 9-те місце з лісистості серед європейських країн, тоді як лісистість, наприклад, у Швеції – 60,3%, у Фінляндії – 64,7%, у Франції – 27,6%, у Німеччині – 30,1%, у Польщі – 28,6% та у Норвегії – 26,9%.

Близько половини площ земельних угідь (18 млн га.) – це ґрунти що зазнають ерозії, а щорічні втрати ґрунту складають ≈ 290 млн тонн. Стверджується, що сайгаків та тарпанів знищила не рушниця, а плуг.

Крім того, в Україні затоплено 700 тис. гектарів родючих заплавної землі в руслі Дніпра (а це близько 2,1% земель України).

За останні 30 років загинуло близько 20 тис. малих річок, а ті що залишилися, вкрай забруднені. Коли території водозборів малих річок (до 2000 км²) були майже наполовину (чи більше) заліснені, а значні площі задреновані багаторічною рослинністю (травами), сніг танув під лісом та на цілих ділянках поступово. Значна частина води тоді вбирається ґрунтом. Решта поталої води надходила до русел більш рівномірно, не викликаючи помітних змивів ґрунту. При цьому рослини відфільтровували значну частину органічних та мінеральних речовин, розчинених у воді, перешкоджаючи привнесенню їх до річища.

Сьогодні ж басейни малих річок майже повністю позбавлені таких природних біофільтрів, їх водозбори або майже повністю розорені до урізу води, або експлуатуються різними способами. Існуючі ж водоохоронні смуги – це невеликі лісові насадження вздовж берегів, які нерідко створені з таких порід дерев, які не є ефективними в якості берегоукріплювальних та природних біофільтрів. Тому поверхневий стік, який часто містить цілий комплекс забруднювачів, потрапляє безпосередньо до русла.

Інша проблема – спрямлення, поглиблення та зарегулювання заплав. В природному стані органічні та мінеральні речовини виносилися повеневими та паводковими водами на заплаву, чим і сприяли формуванню високопродуктивних лучних угруповань.

⁸www.nationalgeographic.com/environment/global-warming/pollution/

Сьогодні ж при повені надлишок води, не маючи природних перешкод, швидко проходить руслом, вода майже не виходить на заплаву і не збагачує її.

Інше явище – створення ставків і водосховищ без належного обґрунтування. Результат – швидке обміління і заростання русла, перерозподіл рівня ґрунтових вод, підтоплення та заболочення лук.

Доведено, що в межах басейну водозбору річки від 15 до 30 % території має бути представлено природними незайманими лісонасадженнями (протиерозійними, водоохоронними і т. д.); від 10 до 35 % можуть займати посіви багаторічних трав; від 45 до 55 % – посіви однорічних трав.

У деяких містах (Запоріжжя, Дніпродзержинськ, окремі райони Києва) за безвітряної погоди вміст шкідливих речовин у повітрі в 25-100 разів перевищує ГДК. У цілому ж на сьогодні у 20 містах України забруднення повітря перевищує допустимі рівні.

В державі зруйновано 226 тис. гектарів або 1 % земель в результаті видобування корисних копалин. Лише 1–2 % (за іншими даними 3–4 %) природних ресурсів, що видобуваються, йде на виробництво, а 96–99 % втрачається і перетворюється у відходи.

Отже, слід працювати над технологіями, які все ще залишаються низькоєфективними та високовідходними.

Разом з тим спроби розв'язати екологічні проблеми лише через розробку і впровадження нових екологічно чистих та ресурсозберігальних технологій без формування належної екологічної свідомості в суспільстві можуть лише загальмувати розвиток негативних процесів, але не зупинити їх.

Саме тому, у 1992 році в Ріо-де-Жанейро на конференції ООН з питань розвитку і природного середовища було прийнято концепцію стійкого екорозвитку, а кожна країна повинна зробити на цій основі свою власну концепцію. По суті, мова йде про входження в новий світогляд – екологічний, що, як стверджується, буде панувати в ХХІ столітті.

У грудні 1997 р. був прийнятий Кіотський протокол, який внаслідок складного процесу ратифікації набрав чинності у лютому 2005 р. Кіотський протокол вводить в дію Рамкову конвенцію ООН про зміну клімату, і зобов'язує промислово розвинені країни та країни з перехідною економікою обмежувати та зменшувати викиди парникових газів відповідно до узгоджених індивідуальних цілей.

На заміну Кіотському протоколу у грудні 2015 р. було прийнято новий документ – Паризька угода. Даний документ спрямований на боротьбу з глобальним потеплінням шляхом зменшення викидів вуглекислого газу. На відміну від Кіотського протоколу, тут не прописані зобов'язання сторін, а йдеться про національно визначений внесок, який країни встановлюють самостійно і звітують про його виконання. Країни, які підписали угоду, зобов'язуються скеровувати свої зусилля на те, щоб до 2050 року не допустити зростання середньорічної температури у світі більш, ніж на два градуси Цельсія.

Разом з тим, вважається, що першопричиною 90 % екологічних негараздів є неадекватна неякісна інформація, якою послуговується суспільство, а 10 % – це стихійні природні явища. Отже, екологічна розруха – це насамперед розруха в головах людей.

1.4. Енергетичні ресурси та обмеження щодо їх використання

Сонячна енергія. Сонячна енергія – це результат перетворення водню в гелій через *дейтерій*. Сонячна енергія – практично невичерпна, використовується дуже мало, перспективна як енергетичний ресурс, використання обмежене через природний відтік з біосфери.

Сонячне випромінювання характеризується таким показником як сонячна постійна – сумарний потік сонячного випромінювання, що проходить за одиницю часу через одиничну площу, орієнтовану перпендикулярно до потоку, на відстані однієї астрономічної одиниці (середня відстань від Землі до Сонця) від Сонця на верхню межу атмосфери. Це значення становить $1\,367 \text{ Вт/м}^2$. На Землі у середньому з одного м^2 площі можна зібрати $\approx 4,2 \text{ кВт/год.}$ сонячної енергії кожного дня (у пустелі $> 6 \text{ кВт/год.}$ за день

протягом року). На сьогодні сонячна енергетика забезпечує понад 2 % потреб людства в електроенергії.

Сонце забезпечує достатньо енергії для задоволення енергетичних потреб усього світу, і на відміну від викопного палива, воно не швидко закінчиться. Єдиним обмеженням використання сонячної енергії є наша здатність перетворювати її в електроенергію ефективно та економічно.

У використанні сонячної енергії є багато як позитивних сторін, так і негативних. Оскільки сонячне світло у більшості частин світу світить приблизно половину дня, сонячні енергетичні технології повинні включати методи накопичення енергії в темну пору доби.

Основна перевага використання сонячної енергії є те, що вона є відновлювальним ресурсом. Сонячна енергія – це чиста енергія, адже у процесі роботи сонячної електростанції не здійснюється жодних викидів у атмосферу, тому її використання може різко зменшити негативний вплив на навколишнє середовище. Крім того, сонячні панелі можуть виробляти надлишок електроенергії, тому її можна продавати постачальнику електроенергії.

Фактором що стримує використання сонячної енергії у широких масштабах є наявність та вартість необхідного обладнання. Хоча уряди часто пропонують, наприклад, знижені податки для людей та підприємств, що використовують сонячну енергію, початкові витрати все ще є високими. Тому, як згадувалось вище, вклад сонячної енергії у загальний обсяг виробництва електроенергії все ще порівняно низький ($\approx 2\%$), але у окремих країнах, наприклад, у Німеччині за рахунок енергії Сонця уже сьогодні отримують $\approx 9\%$ енергії, тоді як за рахунок всіх відновлюваних джерел, тут отримують $\approx 46\%$ електроенергії.

Біоенергія. Біоенергія або енергія біологічних систем – це енергія, що накопичується в результаті фотосинтезу, тобто все те, що створено в результаті фотосинтезу. ФАО визначає біоенергію як всю енергію, отриману з біопалива, тобто палива, що отримане з біомаси – речовини біологічного походження. Біопаливо – це будь-яке паливо, яке містить (за об'ємом) не менше ніж 80 % матеріалів, отриманих від живих організмів.

Розрізняють такі типи біопалива як *тверде* (частіше це дрова та відходи деревообробки), *рідке* (спирти, біоетанол та біодизель) та *газоподібне* (газові суміші біоводню та метану). Залежно від вихідного матеріалу – розрізняють біопаливо 1-го, 2-го та 3-го покоління.

Біопаливо 1-го покоління виробляється із їстівних компонентів рослинної сировини, таких як зерно кукурудзи, цукрової тростини, пальмової, ріпакової, соняшникової і соєвої олії за допомогою звичайних технологій та процесів, таких як бродіння, дистиляція та естерифікація⁹.

Найпоширенішим біопаливом є *біоетанол* (80 % від загального виробництва рідкого біопалива), *біодизель*, *рослинні олії* та *біогаз*¹⁰.

Перевагою етанолу є те, що він горить чистіше, ніж бензин, а отже, виробляє менше парникових газів. Біодизель виробляється, коли рослинна олія або тваринний жир проходить процес, який називається естерифікація. Біодизель можна використовувати замість нафтового дизеля в багатьох дизельних двигунах або в суміші обох.

Для виробництва біопалива 2-го покоління використовують неїстівні залишки рослинної сировини (різні відходи біомаси, наприклад лушпиння, листя, стебла, пшениці, кукурудзи, деревину тощо); непродовольчі рослини – «енергетичні» культури: швидкоростучі багаторічні трави, наприклад, міскантус (швидкоростуча енергетична культура родини тонконогових, багаторічна трава), деякі сорти проса тощо; дерева (верба, тополя та інші). Рідке біопаливо (біодизель) отримують шляхом термохімічних або біохімічних перетворень, а біоетанол (із целюлозовмісної сировини) шляхом бродіння.

⁹Реакція утворення естерів (складних ефірів).

¹⁰О. Золотарьова, Є. Шнюкова. 2010. Куди прямує біопаливна індустрія? Вісн. НАН України, No 4, С. 10-20.

Біопаливо 3-го покоління – це технологія отримання біопалива після переробки спеціально вирощених культур, таких як водорості. Водорості не вимогливі до умов середовища (можливо вирощувати з використанням стічних та солоних вод), мають високу швидкість росту, під час росту споживають вуглекислий газ, не містять лігніну і целюлози. Водорості можуть використовуватись як для виробництва *метану* або *етанолу* шляхом бродіння, так і як сировина для виробництва біодизелю. При переробці водоростей з них отримують в рази більше палива, ніж із пальмової олії, кукурудзи та сої¹¹.

Взагалі ресурси біопалива вважаються перспективними, ресурси їх значні, але переексплуатовуються в одних місцях (ліс) і недовикористовуються в інших (органічні відходи).

Нафта. Нафта – це густа оліїста рідина, що видобувається із надр, містить у своєму складі суміш вуглеводнів різних класів і використовується як горюча корисна копалина, з якої надходить $\approx 1/3$ світової первинної енергії. Хімічно нафта складається переважно з *вуглецю* та *водню* з іншими мікроелементами, тому вона відома як *вуглеводень*.

Конкретний хімічний склад сирової нафти може значно відрізнятись залежно від того, де її бурили і за яких умов вона утворилася.

Вважається, що нафта виникла мільйони років тому внаслідок метаморфізму (перетворення) решток рослин і тварин в товщах осадових порід. Протягом тривалого періоду часу під дією температури і тиску внаслідок хімічних і фізичних змін фотосинтетична енергія від Сонця перетворюється в енергію нафти.

Найбільшим споживачем нафти є автомобільні перевезення. У 2018 році майже половина всієї нафти, споживаної в країнах-членах Організації економічного співробітництва та розвитку була використана автотранспортом, тоді як на залізничні та внутрішні водні шляхи було витрачено $\approx 1,7$ %.

Найбільшими споживачами нафти у всьому світі є США та Китай, які у 2019 році щодня споживали 19,4 та 14,1 млн барелів (один барель = 158,98 літрів) відповідно, тоді як щоденний світовий попит на сирову нафту (включаючи біопаливо) досягнув 100,1 млн барелів у 2019 році¹².

Нафта є надзвичайно важливим видом палива, але при спалюванні як сирової нафти так і продуктів її переробки утворюється вуглекислий газ та інші шкідливі викиди. Деякі хімічні речовини, що утворюються під час спалювання нафтопродуктів, їх виробництва, транспортування, переробки та буріння скважин сприяють утворенню смогу, а інші – парникові гази потеплінню.

Серед найбільш шкідливих забруднювачів оксиди азоту (NO_x) та чадний газ (CO). Крім того, при дослідженні та бурінні нафти можуть порушуватись наземні та морські екосистеми, завдаватись шкода риbam та морським ссавцям. Буріння нафтової свердловини на суші часто вимагає очищення ділянки від рослинності.

Техніка видобутку нафти методом гідравлічного розриву пласта («фрекінг», від англ. «fracking», або «гідророзрив») вимагає великої кількості води, і використовує потенційно небезпечні хімічні речовини для вивільнення нафти із шарів гірських порід, що може вплинути на доступність води для інших цілей та потенційно вплинути на водні середовища. При цьому також утворюється велика кількість стічних вод, які можуть містити розчинені хімічні речовини та інші забруднення, які можуть потребувати очищення перед утилізацією або повторним використанням.

Внаслідок аварій на нафтових свердловинах або трубопроводах, судах, потягах та вантажних автомобілях, які транспортують нафту із свердловин на нафтопереробні заводи трапляються розливи нафти, в результаті чого забруднюються ґрунти і вода, можливі руйнівні вибухи та пожежі.

На кінець 2019 року загально доведені запаси нафти становили 1 734 млрд барелів. Найбільшими країнами за запасами нафти є Венесуела (17,5 % загальносвітових запасів), за якими слідує Саудівська Аравія (17,2 %) і Канада (9,8 %). Найвищі

¹¹Подарки от природы: биотопливо. Биотопливо третьего поколения.
<http://altenergiya.ru/bio/podarki-ot-prirody-biotoplivo.html>.

¹²N. Sönnichsen. 2020. Leading oil demanding sectors in the OECD.

коефіцієнти корисного використання нафти (співвідношення запасів до видобутку) у країнах Південної та Центральної Америки (144 роки), тоді як у Європі цей показник найнижчий – 12 років¹³.

Природний газ. Природний газ – це газова суміш різних сполук, зокрема газоподібних вуглеводнів, таких як *метан*, *пропан* та інших, що подібно іншим видам викопного палива, утворилась в надрах землі при анаеробному розкладанні органічних речовин протягом мільйонів років.

Природний газ не має запаху і безбарвний, оскільки *метан*, як основний компонент газу також без запаху. Поклади природного газу часто зустрічаються поблизу родовищ нафти, що розташовані поблизу поверхні Землі, тоді як більш глибокі родовища, що утворюються при високих температурах і тиском, можуть складатися з чистого природного газу.

В результаті руйнування вуглецевих зв'язків в органічній речовині утворюється *метан*. Процес утворення природного газу (метану) називається *метаногенезом*.

Хоча для розвитку природного газу потрібні мільйони років, зародження газової галузі відносять до 18-19 ст., коли почали отримувати газ з кам'яного вугілля для освітлення міст Франції та Великої Британії, а комерційний видобуток природного газу та транспортування у США датуються 1859 роком.

Сьогодні природний газ використовується в різних процесах у промисловості, як альтернативне паливо для автомобілів, а також у житлових будинках для опалення та приготування їжі.

Перед використанням газ переробляють, так як при добуванні він може містити різні елементи та сполуки, такі як *вода*, *етан*, *бутан*, *пропан*, *сірководень* та інші. При згорянні природного газу виділяється на 50-60 % менше вуглекислого газу (CO₂) порівняно з викидами від вугільної установки¹⁴, та на 15-20 % менше газів (враховуючи лише викиди з вихлопної труби) ніж бензин при спалюванні в транспортному засобі¹⁵.

Вважається, що світових доведених запасів газу (станом на 2019 рік) вистачить на ≈ 49,8 років при нинішніх темпах видобутку за винятком не доведених запасів¹⁶.

Вугілля. Вугілля є одним з найважливіших викопних видів палива, твердий багатий (> 50 %) вуглецем матеріал, що утворюється шляхом ущільнення та затвердіння відмерлих рослинних решток, зокрема торф'яних відкладень і найчастіше зустрічається в шаруватих осадових відкладах.

Розрізняють вугілля *буре* (перехідна форма від торфу до вугілля), кам'яне вугілля, *антрацит* (містить > 90 % вуглецю і низький % домішок) і *графіт* (кристалічний різновид вуглецю).

В обмежених масштабах вугілля почали видобувати та використовувати досить давно, але використання його в доменних печах та виробництво коксу розпочалося на початку 18-го століття. Видобуток кам'яного вугілля в Україні розпочато з 1721 року.

Вугілля – це багатий природний ресурс, який використовують як джерело енергії, як сировину для виробництва різноманітних синтетичних сполук (барвники, олії, фармацевтичні препарати), а також для виробництва коксу для виплавки металу. При газифікації та зрідженні вугілля отримують газоподібне та рідке паливо, яке можна легко транспортувати та зручно зберігати в резервуарах. Після зростання світового споживання вугілля на початку 2000-х років, попит на нього поступово спадає, що компенсується переважно збільшенням споживання природного газу.

¹³ www.bp.com/en/global/corporate/energy-economics/statistical-review-of-world-energy.html

¹⁴ National Energy Technology Laboratory (NETL). 2010. [Cost and performance baseline for fossil energy plants, Volume 1: Bituminous coal and natural gas to electricity](#). Revision 2. November. DOE/NETL-2010/1397.

¹⁵ Fuel Economy.gov. 2013. [Find a car: Compare side-by-side](#). 2012. [GREET 2 2012 rev1](#).

¹⁶ <https://www.bp.com/en/global/corporate/energy-economics/statistical-review-of-world-energy/natural-gas.html>

При видобуванні та спалюванні вугілля, а також його транспортуванні та зберіганні відходів здійснюється шкідливий вплив на навколишнє середовище. Негативному впливу від вугільного виробництва піддаються атмосферне повітря, водні об'єкти, земна поверхня, надра, флора і фауна.

Так, при спалюванні вугілля виділяються парникові гази (CO_2 та N_2O), при чому у кількостях, більших на одиницю виробленої енергії, ніж будь-яке інше джерело одержання електроенергії¹⁷. При цьому повітря також забруднюється діоксидами сірки, оксидами вуглецю, твердими частинками (сажа) та важкими металами, що призводить до смогу, кислотних опадів, тощо. Багато важких металів, що виділяються при видобутку та спалюванні вугілля (свинець, ртуть, нікель, олово, кадмій, миш'як, а також радіоізотопи торію та стронцію) є екологічно та біологічно токсичними елементами.

При кислотному дренажі шахт (відтік кислої води, зокрема із занедбаних вугільних шахт) та наявності порід, що містять сірковмісний пірит утворюється сірчана кислота, яка може потрапляти у водні джерела. Наслідком постійного відкачування дренажної води може бути виснаження запасів підземних вод з відповідним зниженням рівнів їх залягання та порушенням режимів, як підземних, так і ґрунтових вод.

В процесі видобутку та транспортування вугілля утворюється вугільний пил, що може спричинити серйозні та навіть потенційно смертельні проблеми з диханням. Негативно впливають на довкілля підземні пожежі, які виникають в гірських виробках, у випадках, якщо продукти горіння і вогонь потрапляють в шахту. Вугільні підприємства в Україні мають близько 1 200 відвалів порід, з яких більше 300 постійно горять і забруднюють повітряне середовище газом і пилом¹⁸.

Іншою проблемою є відходи, що утворюються при спалюванні вугілля, які утилізуються на звалищах або "поверхневих відвалах". Вода атмосферних опадів, що фільтрується крізь звалища з токсичною золою та металами вимиває їх у середовище.

Світові запаси вугілля у 2019 році становили 1 070 млрд тонн і переважно сконцентровані лише в декількох країнах: США (23 %), Росії (15 %), Австралії (14 %) та Китаї (13 %). Вважається, що світових запасів вугілля (станом на 2019 рік) при нинішніх темпах споживання вистачить на 132 роки¹⁹.

Торф. Торф – це поновлюваний, природний, органічний матеріал ботанічного походження. Торф утворюється протягом тисяч років з напіврозкладених рослинних залишків (трав, мохів та деревини), які внаслідок високої вологості та недостачі доступу повітря частково мінералізувалися і використовується як у сільському господарстві, так і в промислово-енергетичному комплексі. Як джерело отримання енергії торф використовується щонайменше 2 000 років. З часом почалося його використання в промисловості та енергетиці.

Хоча торф має порівняно низький вміст вуглецю, < 60 %²⁰, ще до середини минулого сторіччя його широко використовували як паливо для електростанцій, а також для опалення різних будівель та приватних будинків. З часом обсяги його використання як енергетичного ресурсу помітно зменшились, хоча він все ще використовується для опалення у побуті.

Торфовища займають близько 423 млн га, що становить 2,8 % загальної площі суші і найбільш поширені в Азії (38 %), Північній Америці (32 %), Європі (12 %) та Південній Америці (11 %) ²¹. Канада містить 27 % торф'яників у світі і є другою країною з найбільшою кількістю торфовищ після Росії.

¹⁷Carbon Dioxide Emissions Coefficients. *EIA.gov* U.S. Energy Information Administration. 2016.

¹⁸Ю. З. Драчук. 2007. Напрямки зменшення негативного впливу на довкілля у вугільному регіоні. *Економічний вісник Донбасу*, с.33-37.

¹⁹<https://www.bp.com/en/global/corporate/energy-economics/statistical-review-of-world-energy/coal.html>

²⁰P. Breeze. 2015. *Coal-Fired Generation*. Elsevier Science.

²¹Xu, J., P. et al., 2017. "PEATMAP: refining estimates of global peatland distribution based on a meta-analysis." *Catena* 160: 134-140.

В Україні виявлено і розвідано 1 562 торф'яних родовищ із загальними запасами 1 853 млн тонн, а загальна їх площа становить 639,5 тис. га. Близько 81 % видобутого в Україні торфу використовується як паливо, а 19 % – в якості добрив²².

1.5. Газоатмосферні ресурси та обмеження щодо їх використання

Кисень. Кисень є третім за поширеністю елемент у Всесвіті і може утворювати сполуки майже з кожним іншим елементом таблиці Менделєєва. Кисню не завжди було так багато в атмосфері, як сьогодні. Більшість вчених вважають, що за половину 4,6-мільярдної історії Землі атмосфера майже не містила кисню.

Вважається, що саме *ціанобактерії*, які також називають синьо-зеленими водоростями, були одними з найперших організмів на Землі, які почали виробляти кисень під час фотосинтезу. При цьому для отримання вуглеводів, і звичайно кисню вони фіксують CO₂, розчинений у воді і використовують сонячне світло та воду.

Також вважається, що всі інші фотосинтетичні організми (рослини) отримали здатність до фотосинтезу саме від *ціанобактерій*, адже всі рослини на Землі містять симбіотичні *ціанобактерії* (відомі як хлоропласти), у яких власне і протікає цей процес. Ймовірно, що кисень почав надходити у атмосферу ще $\approx 2,33$ млрд років тому²³, але потрібен був тривалий час, для того, щоб вміст його в атмосфері зріс до нинішнього рівня ≈ 21 %. В атмосфері кисень знаходиться у вигляді молекулярного, як O₂, атомарного, як O та озону, як O₃.

Атмосферний кисень, як “безкоштовний” ресурс, необхідний як для існування різних форм життя на Землі, так і для перебігу цілого ряду інших важливих процесів, наприклад, для горіння палива, коли вуглець реагує з киснем утворюючи вуглекислий газ.

Варіювання вмісту кисню в атмосфері Землі суттєво змінював глобальний клімат протягом усієї історії планети. Вважається, що за останні ≈ 500 млн років вміст кисню коливався від 10 до 35 %. Із зниженням вмісту кисню густина повітря атмосфери також зменшується, що збільшує ймовірність потрапляння прямої радіації на земну поверхню, що у свою чергу збільшує випаровування води з поверхні, а отже призводить до підвищення вологості та збільшення опадів. Вологіше повітря також сприяє підвищенню температури, оскільки водяна пара – це також “парниковий” газ, що затримує тепло²⁴.

Діяльність людини спричинила незворотне зниження атмосферного кисню в атмосфері і навіть призвела до його дефіциту. Так, на думку Huang et al., (2018)²⁵ споживання кисню за останні 100 років зросло з 2,0 Гт/рік (гігатонни) у 1900 р., до 38,2 Гт/рік у 2015 р. За тими ж розрахунками до 2100 року буде спожито ≈ 100 гігатонн O₂, а концентрація його знизиться з поточного рівня 20,946 % до 20,825 %. У містах концентрація є ще нижчою. 20 %. Тому є необхідним запровадження заходів для стимулювання виробництва O₂ та зменшення його споживання.

Вуглекислий газ. Вуглекислий газ – один із найпоширеніших газів в атмосфері, який відіграє важливу роль у життєво важливих процесах рослин і тварин, таких як фотосинтез та дихання.

Так, в процесі фотосинтезу зелені рослини перетворюють вуглекислий газ і воду в органічні речовини (глюкоза) та виділяють кисень. Як рослини, так і тварини, перетворюють (споживають) органічні речовини для отримання енергії для росту та інших життєво важливих процесів, таких як дихання.

²²<http://en.iee.kpi.ua/2012/stalroz/630-2012-06-10-01-26-41.html>

²³<https://news.mit.edu/2016/oxygen-first-appearance-earth-atmosphere-0513>

²⁴J. Erickson. Varying atmospheric oxygen levels shaped Earth's climate over time. <https://record.umich.edu/articles>

²⁵J. Huang et al., 2018. The global oxygen budget and its future projection. Science Bulletin 63(18) <https://www.researchgate.net/deref/https%3A%2F%2Fdoi.org%2F10.1016%2Fj.scib.2018.07.023>

Як фотосинтез так і дихання відіграють важливу роль у кругообігу вуглецю. Оскільки фотосинтез переважає у теплу пору року, а дихання у холодну, вуглекислий газ в атмосфері дещо зменшується протягом вегетації та збільшується протягом решти року.

Внаслідок людської діяльності кількість вуглекислого газу в повітрі постійно збільшується. Вважається, що $\approx 22\%$ нинішнього рівня вмісту CO_2 в атмосфері утворились завдяки саме такій діяльності. Усереднені дані за рік показують, що середньомісячні глобальні концентрації вуглекислого газу в атмосфері зросли з ≈ 339 частин на мільйон ($0,0339\%$) у 1980 році до 410 частин на мільйон ($0,0410\%$) у 2019 році, збільшившись, як було зазначено вище більше ніж на 20% .

Також відомо, що кількість CO_2 в атмосфері зросла більш ніж на 20% менш ніж за 40 років, в основному завдяки діяльності людини, і становить близько 50% від загального приросту вуглекислого газу в атмосфері з початку промислової революції, тобто 280 ppm або $0,0280\%$ у 2-й половині 18 століття.

Зростання викидів все ще було відносно повільним до середини 20 століття. Починаючи з 1751 року глобально у атмосферу було викинуто $> 1,5$ трлн тонн CO_2 . У 1950 році глобально було викинуто трохи > 5 млрд тонн CO_2 . Приблизно таку ж кількість вуглекислого газу викидають сьогодні США, а така країна як Китай – вдвічі більше.

У 2019 році глобальні антропогенні викиди CO_2 продовжували зростати і загалом досягли $38,0$ Гт. До 1990 року викиди CO_2 зросли в чотири рази і становило 22 млрд тонн. Викиди продовжували швидко зростати; зараз ми викидаємо понад 36 млрд тонн щороку. Таке зростання CO_2 , а це, як відомо, є парниковий газ, викликало зміну клімату Землі, через підвищення температури, що відомо як глобальне потепління.

Азот. Азоту у складі повітря (звичайно поблизу земної поверхні), яким ми дихаємо, найбільше – $\approx 78\%$. Азот необхідний для всіх живих організмів на Землі. Незважаючи на те, що азоту у повітрі дуже багато, основна частина атмосферного азоту знаходиться у такій *газовій* (молекулярній, або вільній) формі, при якій два атоми азоту сполучені разом і утворюють молекулу азоту (N_2). Оскільки атоми у такій молекулі сполучені через міцний потрійний зв'язок, молекулярний азот вважається *інертним*, тобто живі організми не здатні безпосередньо використовувати його з повітря.

Міцний потрійний зв'язок N_2 також ускладнює реакцію молекулярного азоту з більшістю інших хімічних речовин, що власне частково пояснює чому в повітрі так багато азоту. Тому такий молекулярний азот спочатку необхідно перевести в “доступну” для рослин форму, а саме перетворити органічний азот відмерлих рослин в неорганічні форми шляхом його мінералізації, тобто розщеплення двох атомів у молекулі азоту, що отримало назву “фіксація азоту”.

Фіксувати, тобто перетворювати атмосферний азот у форму, яку можуть використовувати рослини здатні лише окремі організми, такі як, наприклад, бульбочкові бактерії в асоціації з бобовими рослинами, які за рік можуть нагромадити до 60 - 300 кг азоту на 1 га. Рослини отримують необхідний їм азот із неорганічних сполук цього елемента в ґрунті, а тварини – з рослин або від інших тварин.

Азот надходить в атмосферу як вільний азот в основному за рахунок вулканічних вивержень, а також частково за рахунок процесів вивітрювання.

1.6. Коротка характеристика окремих природних ресурсів

Природні ресурси - *біомаса* (деревина, сільськогосподарські культури, включаючи їжу, паливо, корми та рослинні матеріали), викопне *паливо* (вугілля, газ та нафта), *метали* (такі як залізо, алюміній та мідь), неметалеві *мінерали* (включаючи пісок, гравій та вапняк), *вода* та *ґрунт* забезпечують основу для виготовлення товарів, надання послуг та створення інфраструктури, які необхідні для існування людини.

Способи та методи, з допомогою яких людина сьогодні використовує природні ресурси, визначатиме яким чином така діяльність впливатиме на навколишнє середовище, добробут людей та процвітання економіки.

За період з 1970 по 2017 рік щорічний глобальний видобуток природних ресурсів зріс із 27,1 млрд тонн, до 92,1 млрд тонн. При цьому середньорічний приріст їх видобутку становить $\approx 2,6\%$, або з 7,4. тонн у 1970 р. до 12,2 тонн на душу населення у 2017 р.

Глобально видобуток сировинних матеріалів став більш концентрованим протягом останніх п'яти десятиліть. При цьому 10 економічно високорозвинутих країн (США, Японія, країни Західної Європи, Канада, Австралія та інші) є відповідальними за понад 68 % світового видобутку у 2017 році²⁶, тоді як економіки із середнім рівнем доходу (середньорозвинені країни Західної та Центрально-Східної Європи) переважають у видобутку ресурсів на душу населення (56 % загальної суми в цілому).

Також щодо глобального видобування та використання природних ресурсів спостерігаються дві основні динаміки:

- зростаючий попит на створення нової інфраструктури, особливо в країнах та економіках, що розвиваються;
- передача сторонами з вищими доходами більшої кількості матеріалів та енергоємних стадій виробничих ланцюгів до перехідних країн з нижчими рівнями доходів.

При цьому видобуток та переробка природних ресурсів складає приблизно 50 % загальних викидів парникових газів. Вплив видобутку та переробки природних ресурсів на водні екосистеми та втрату біорізноманіття через землекористування є ще більш значним – понад 90 %.

Вважається, що близько 11 % існуючих у світі видів організмів безповоротно зникнуть внаслідок глобальної діяльності із землекористування, а до 2100 року людська діяльність може призвести до зникнення близько половина з існуючих нині видів, зокрема тварин.

1.7. Використання земельних ресурсів

Більшу частину історії людства більшість земель світу складали пустелі, ліси, пасовища та чагарники. За кілька останніх століть відбулись суттєві зміни, а саме значну частину цих природних ландшафтів було трансформовано у сільськогосподарські угіддя.

За деякими даними²⁷ близько 1 тис. років тому лише близько 4 млн км² (4 % незамерзлих та неродючих земель) використано для ведення сільського господарства.

На сьогодні $\approx 10\%$ земель світу вкрито льодовиками, ще 19 % – це неродючі землі (у т. ч. пустелі). Решта — це землі “придатні для життя”, половина з яких використовується для сільського господарства²⁸.

Континенти займають ≈ 134 млн км² (без Антарктиди та Гренландії). У 2010 році вони були в основному покриті лісом (31,7 %); пасовища, чагарники та савани (19,1 %); пасовища з інтенсивним використанням (12,2 %), сільськогосподарські посіви (11,4 %); та безплідна земля (14 %). Забудовані території, що включають міста, селища, села, дороги та іншу інфраструктуру становлять від 1 до 3 % загальної площі²⁹.

Саме розширення площ земель для ведення сільського господарства стало одним із найбільших впливів людства на навколишнє середовище та біорізноманіття. Вважається, що з 28 тис. видів що знаходяться під загрозою зникнення, існуванню 24 тис. видів загрожує саме сільське господарство³⁰.

Протягом кількох останніх десятиліть частка земель, що використовується для сільського господарства у більшості регіонів світу повільно, але зростає. Однак

²⁶ Global resources outlook 2019: natural resources for the future we want: www.resourcepanel.org

²⁷ “Land Use” by H. Ritchie and M. Roser. 2019.

²⁸ <http://www.fao.org/faostat>

²⁹ https://wedocs.unep.org/bitstream/handle/20.500.11822/9420/-UNEP_2014_Annual_Report

³⁰ <https://www.iucnredlist.org/resources/summary-statistics>

землекористування в Європі та Центральній Азії – особливо в межах зони Європейського Союзу (ЄС) і в Північній Америці скорочується³¹.

Для більшості країн землі, відведені під посіви, як правило, становлять менше 20 %, а в багатьох країнах – менше 10 %. Однак є деякі помітні винятки; країни Південної Азії та Європи виділяють значну частку земель під орні землі. Більше половини загальної площі сільськогосподарських земель є орними землями у таких країнах як Індія, Бангладеш, Україна та Данія.

Для вирощування худоби, зокрема на пасовищах у більшості країн використовується більше половини сільськогосподарських угідь. У окремих країнах Європи та Південної Азії, площа земель для ведення тваринництва, як правило, становить менше 20 %. У деяких країнах (зокрема в Центральній Азії, включаючи Монголію, Казахстан та Туркменістан) це може сягати до 70 %.

За останні 50 років (з 1961 року) використання ріллі на душу населення в світі помітно зменшується. Разом з тим, у Північній Америці цей показник є найвищим, а саме вдвічі більшим ніж в будь-якому іншому регіоні.

Різде скорочення сільськогосподарських угідь на людину – менше 50 % на душу населення ніж 50 років тому спостерігається зокрема, в Африці.

Більшість орних земель світу використовується для виробництва зернових. Найбільш різке збільшення площ земель спостерігається у виробництві олійних культур: загальна площа земель під ці культури збільшилася майже в 3 рази з 1961 року.

Згідно прогнозних оцінок ФАО³² глобальне використання ріллі буде продовжувати зростати до 2050 року, хоча темп розширення, ймовірно, будуть повільнішим, ніж за останні 50 років. Також очікується, що більша частина цього зростання відбуватиметься в країнах, що розвиваються, тим часом використання орних земель у розвинених країнах, ймовірно, буде продовжувати зменшуватися.

1.8. Лісові та інші природні екосистеми

Лісові екосистеми. Ліси є переважною наземною екосистемою Землі і поширені по всій планеті, у тому числі і на більшій частині Європи.

Вважається³³, що у минулому ліси, ймовірно, покривали понад 80 % суші Європи. Ліси життєво важливі для підтримки життя на Землі. За підрахунками³⁴, близько 1,6 млрд людей, включаючи понад 2 000 культур корінних народів залежать від лісів для існування, ліків, палива, їжі та житла.

Ліси є також досить складними та різноманітними екосистемами, що забезпечують унікальне середовище існування для біорізноманіття, адже близько 70 % наземних видів мешкають саме у лісах.

З часом людська діяльність вплинула майже на всі ліси. Використання лісів, разом із зростанням чисельності населення призвели до широкого їх вирубування з метою ведення сільського господарства та нових поселень. В результаті лісистість різко зменшилася. Вважається³⁵, що близько половини споконвічного лісового покриву Європи зникло близько 200 років тому.

Сьогодні значні втрати лісів можна спостерігати в Африці (-1,3 %) та Латинській Америці (-1,6 %) ³⁶. Всього використовуються $\approx 2/3$ світових лісів, інтенсивно

³¹ "Land Use" by H. Ritchie and M. Roser, 2019

³² <http://www.fao.org.pdf>. World agriculture towards 2030/2050: the 2012 revision, 2012.

³³ Bradshaw, A. D. and McNeilly, T., 1991, 'Evolutionary response to global climatic change', Annals of Botany, 67(suppl) 5-14

³⁴ <https://whc.unesco.org/en/forests/>

³⁵ Wallerstein, I., 1976, The modern world-system: Capitalist agriculture and the origins of the European world-economy in the sixteenth century, Academic Press, New York, NY.

³⁶ Land Use" by H. Ritchie and M. Roser, 2019

використовуються $\approx 6\%$ (переважно швидкозростаючі деревні породи), тоді як $\approx 28\%$ лісів залишаються в основному такими що не використовуються.

Серед інших природних систем особливої уваги заслуговують тропічні ліси, які розташовані в тропічних регіонах і мають більшу різноманітність рослин і тварин, ніж будь-який інший тип екосистеми. Характерною особливістю таких екосистем є значна кількість опадів, що призводить до густої зеленої рослинності. Деревя ростуть дуже високо, змагаючись за сонячне світло, а тварини живуть під їх кронами.

Вважається, що через попит людини на деревину та площі земель під рілля більше половини тропічних лісів Землі вже втрачено³⁷. Тропічні ліси, які колись вирощували на понад 14% суші, сьогодні покривають лише близько 6%. При нинішніх темпах вирубки лісів ці критичні місця існування можуть повністю зникнути з планети протягом наступних ста років.

Лісові екосистеми помірною поясу поширені в помірному кліматі – в районах, де зима холодна, а літо тепле. Зазвичай вони складаються з листяних дерев, які скидають листя кожної осені, та хвойних дерев, які залишаються зеленими протягом усього року. Великі площі світових масивів помірних листяних лісів також зазнали значних змін завдяки вирубці лісу, перетворенню на сільськогосподарські угіддя та розвитку міст. Звичайно такі ліси відновлюються після вирубок, але багатство видів у них часто набагато менше, ніж до вирубки.

Тайгові екосистеми. Тайгові екосистеми – це тип лісової екосистеми, що знаходиться в крайніх північних регіонах світу і займає $\approx 1/3$ лісової зони в зеленому поясі хвойних лісів північної півкулі. Також їх називають бореальними лісами, вони складаються в основному з вічнозелених, хвойних дерев, таких як сосна та ялина.

Тайга, як і інші природні екосистеми, також зазнає значного негативного впливу. У Скандинавії велика масштабна комерційна експлуатація лісів розпочалася більше ста років тому. На сьогоднішній день практично всі лісові землі Скандинавії перетворені на вторинні ліси з інтенсивним господарством.

Подібна ситуація спостерігається і в частині Канади та більшій частині західної частини Росії. У внутрішніх та віддалених районах Аляски, Канади та Сибіру більшість первинних лісів все ще недоторкані, але зараз вони зазнають інтенсивної вирубки. Основна причина – це видобуток промислової деревини, хоча значної шкоди завдають також забруднення повітря, видобуток корисних копалин та розвідка нафти.

Біорізноманіття тайги – а отже і майбутнє доступне використання цього величезного природного ресурсу також під загрозою. Основною рушійною силою знищення тайги є споживання виробів з деревини – насамперед паперу, зокрема у промислово розвинутих країнах. Так, світове споживання паперу та картону зросло з 14 млн тонн у 1913 р. до 242 млн тонн (в 17 разів) у 1990 році³⁸.

1.9. Екосистеми лук, пасовищ, пустель та тундри

Пасовищні екосистеми. Пасовищні екосистеми відіграють важливу роль у становленні загального біорізноманіття. Підкатегорії пасовищних екосистем включають *савани* (в тропіках); *прерії* (в помірних регіонах); *степи*, які можна зустріти в будь-якому кліматі.

Даний біом є домівкою для цілого ряду видів флори та фауни, тому діяльність людини загрожує втратою середовища проживання, зокрема через надмірний випас худоби (вигоптування та знищення трав'яного покриву), запровадження монокультури, використання пестицидів, витіснення місцевих рослин інвазійними видами рослин, небезпечних для фіторізноманіття, тощо.

Екосистеми пустелі. За умов більш сухого клімату пустельні екосистеми характеризуються відносно рідкою рослинністю, а кількість комах і тварин також

³⁷ <https://www.nationalgeographic.com/environment/habitats/rainforest-threats/>

³⁸ R. Olsson. 1995. Taiga Under Threat: An Environmental Review of Boreal Forest Consumption. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9388.1995.tb00229.x>

відносно обмежена. Пустелі не обов'язково гарячі; вони можуть бути і в помірному поясі. Вони також не повинні бути піщаними; у багатьох пустелях кам'янисті ґрунти.

Пустелі займають 1/5 частину суші Землі. Біорізноманіття цих екосистем охоплює всі організми, види та популяції. Через суворий клімат у пустелях тут можуть вижити лише окремі види рослини та тварини. Більшість із них — *сукуленти*.

Глобальною загрозою для екосистем пустелі є зміна клімату та діяльність людини. Оскільки в пустелях спостерігається дуже делікатний баланс, тому, наприклад, глобальне потепління може мати сильний вплив на екосистему. Діяльність людини також впливає на пустелі через використання транспортних засобів та ведення сільське господарство, що залишає ґрунт відкритим для ерозії. Біорізноманіття пустелі можна підтримувати та використовувати шляхом створення достатньо заповідних територій.

Екосистеми тундри. Екосистеми тундри розташовані в полярних районах або на вершинах високих гір і більшу частину року вони замерзають і засніжені.

Суворість клімату тундри (екстремальні температури та мала кількість опадів) посилюють постійні сильні вітри. Але такі середовища в Арктиці та в горах також є вразливими до діяльності людини та кліматичних змін.

Тундра є домівкою для ряду видів тварин, таких як арктичних лисиць, білих ведмедів, сірих вовків, північних оленів (карибу), сніжних гусей та інших. Але арктична тундра змінюється із зростанням середніх глобальних температур. У результаті спостерігається танення вічної мерзлоти, що перетворює тундру на джерело викидів парникових газів, оскільки ґрунтові мікроорганізми перетворюють вуглець на вуглекислий газ та метан. Як наслідок, глобальні температури продовжують швидко зростати. Тундра також повільно відновлюється від фізичних порушень, таких як сліди шин від важких транспортних засобів.

1.10. Стан окремих водних екосистем

Континенти забезпечуються прісною водою завдяки випадінню атмосферних опадів, що становить майже 110 000 км³ на рік (ФАО, 2016). Приблизно половина з цієї кількості (≈ 56 %) випаровується та повертається у атмосферу переважно лісами та природними ландшафтами, ≈ 5 % від сільськогосподарських полів, а решта ≈ 39 % або 43 000 км³ на рік перетворюється на поверхневий стік (живлення річок та озер) та підживлення підземних вод (живлення водоносних горизонтів).

Частина цих відновлюваних прісноводних ресурсів вилучається (як з річок так і водоносних горизонтів) для потреб промисловості та сільського господарства. Більша частина вилученої у таких спосіб води повертається в навколишнє середовище через деякий час, після її використання. Після цього використана вода повертається до тієї ж річки або водоносного шару, хоча якість її часто змінюється, а саме погіршується, наприклад щодо температури або наявності хімічних речовин.

Глобально, починаючи з 1970 по 2010 рр. темпи зростання вилучення води дещо уповільнилися, проте, все ще зростали з 2 500 км³ на рік до 3 900 км³ на рік³⁹. Починаючи з 1990-х років, загальний обсяг використання води сільським господарством, промисловістю та на комунальні потреби дещо зменшився. Крім, згаданих секторів економіки, вода також витрачається (за рахунок випаровування) з поверхні штучних озер та водосховищ з дамбами. Це також одна з категорій антропогенного водоспоживання.

Тому споживання людством прісної води у сучасних обсягах загрожує стійкому її постачанню як для людини, так і для природних екосистем.

Основним споживачем води у світовій економіці є сільське господарство, на яке припадає приблизно 85 % глобального водного стресу.

Серед інших негативних наслідків використання природних вод — *евтрофікація* та інші екотоксичні *ефекти*, спричинені у тому числі надмірним використанням добрив, що у кінцевому підсумку можуть призвести до втрати біорізноманіття.

³⁹ <http://www.fao.org/3/a-i6030e.pdf>

Згідно даних ВООЗ⁴⁰ 71 % населення світу (5,3 млрд чол.) користувались послугами питного водозабезпечення, влаштованого з дотриманням вимог безпеки, тоді як 844 млн людей не мають доступу до води. Така ситуація спостерігається коли використовується понад 40 % води, що надходить у річковий басейн. Зокрема таке становище спостерігається на більшій частині Індії, Північного Китаю, Середньої Азії, Близького Сходу та ряду інших середземноморських країн.

Екосистеми непроточних (лентичних) прісноводних вод. Різні водні екосистеми можна зустріти у стоячих або дуже повільно проточних водоймах. Озера, ставки, болота, болота з прісноводними та морськими водами, болота та лагуни – приклади екосистем, що знаходяться у нерухомих або майже нерухомих водах.

Водорості, планктон, підводні та плаваючі рослини, такі як лілії можуть населяти ці води. Негативний вплив на ці екосистеми проявляється насамперед через осушення та зміну гідрологічного режиму водойм внаслідок меліорації, зарегулювання заплав, експансію інвазійних видів рослин, знищення *екотопів*, зміну традиційних форм ведення рибного господарства (розведення травоїдних риб – товстолобик, білий амур), видобування торфу, забруднення та евтрофікація.

Річкові та проточні екосистеми. Проточні та річкові прісноводні екосистеми підтримують різноманіття підводного життя. Важливим компонентом водних проточних екосистем, зокрема річок є *фітопланктон*. Їх води, що відносно швидко рухаються мають вищий вміст кисню, ніж у непроточних, що забезпечує більше біорізноманіття серед видів рослин і тварин.

Річкові екосистеми також перебувають під постійним впливом, як природних, так і антропогенних перетворень. Серед чинників викликаних діяльністю людини – це зарегулювання русла річки (особливо малих) та ненормовані відбори води. Результатом цього є зменшення проточності річок, їх самоочисної здатності, погіршення якості води, тощо.

Заплави річок не завжди виконують функції перешкоди на шляху забруднених стоків. У поєднанні із глобальними змінами клімату це призводить до незворотних процесів трансформації як гідрологічних характеристик так і біологічної складової річки.

Прибережні зони. Прибережні зони – це, по суті, узбережжя, найчастіше неглибокі ділянки океану, найближчі до берега. Води в прибережних зонах зазнають значної турбулентності внаслідок дії хвилі. У прибережних зонах можна зустріти морські водорості, молюски та краби.

У цій зоні розташовані більшість об'єктів інфраструктури, що забезпечує діяльності людини що безпосередньо пов'язана з морем.

За деякими оцінками, ≈ 200 млн (з ≈ 668 млн) населення Європи мешкають в межах 50 км від прибережних вод⁴¹. Прибережні зони широко використовуються для виробництва енергії (вітроенергетичні парки), а наземна частина прибережної зони відіграє важливу роль як місце для поселення людей та туризму.

Промисловий розвиток змінив, порушив, а у ряді випадків зруйнував прибережні екосистеми. Промислова діяльність, що стосується прибережних районів – це, переважно, виплавка та переробка залізної руди, хімічна та нафтохімічна промисловість (зберігання та переробка нафти та газу), паперові фабрики, автозаводи, суднобудування, електростанції (вугілля, нафтовий газ, атомна енергетика) та харчова промисловість включаючи рибу)⁴².

Численні трубопроводи, кабелі для передачі даних та енергії, закопані в морському дні, створюють проблеми для інших користувачів (рибальство донним тралом, видобуток морських біоресурсів). Інженерна діяльність у будівництві (землекористування, захист узбережжя, видобуток придонного матеріалу, скидання та захоронення відходів) часто викликає знищення середовищ існування або їх зменшення та фрагментацію.

⁴⁰ https://www.who.int/water_sanitation_health/water-quality/en/

⁴¹ <https://www.eea.europa.eu/publications/92-826-5409-5/page035new.html>

⁴² http://marinespecies.org/introduced/wiki/Threats_to_the_coastal_zone

Очікується, що з часом, в основному за рахунок зростання приросту населення негативний вплив на живі та неживі ресурси прибережної зони буде посилюватися, зокрема внаслідок зростання урбанізації, індустріалізації та транспорту.

Екосистеми коралових рифів. Коралові рифи часто називають «тропічними лісами океану», оскільки ці екосистеми кишать життям – за оцінками, одна чверть морських видів (найрізноманітніші водорості, безхребетні тварин, риби тощо) покладається на них для їжі чи притулку.

Рифоутворюючі корали — це морські організми (переважно типу кишковопорожнинні, клас коралових поліпів), які отримують їжу, захоплюючи її за допомогою щупалець, хоча також живуть у симбіозі з одноклітинними водоростями.

Рифоутворюючі корали з добре розвиненим вапняковим скелетом добувають у якості вапняку, який використовується як будівельний матеріал. У Середземному морі трапляється червоний, а у Чорному морі – чорний, з яких виготовляють ювелірні прикраси. Окрім коралів та яскраво забарвлених риб, у коралових рифах проживають губки, актинії, морські їжаки та молюски.

Незважаючи на важливість коралових рифів для людей (риболовля та сфера туризму), їх площі продовжують зменшуватися. Основними факторами, що призводять до зменшення коралових рифів є: надмірний вилов риби, забруднення та пошкодження морського дна, розвиток прибережних територій, термічний стрес та закислення океану⁴³.

Рівень загрози для коралових рифів за період з 1998 по 2011 рр. зріс на 30 %⁴⁴, тоді як покриття коралів на рифах продовжувало зменшуватися⁴⁵.

⁴³S. L. Wear. 2016. Missing the boat: Critical threats to coral reefs are neglected at global scale. *Marine Policy*, 74, 153–157.

⁴⁴L. Burke, K. Reyntar, M. Spalding, A. Perry. 2011. *Reefs at Risk Revisited*, WorldResources Institute, Washington, D.C.

⁴⁵F. Bruno, E.R. Selig. 2007. Regional decline of coral cover in the Indo-Pacific: timing, extent, and subregional comparisons, *PLoS One* 2 (2007) e711.

2. ПРЕДМЕТ ТА СТРУКТУРА СУЧАСНОЇ ЕКОЛОГІЇ

2.1. Екологія як наука. 2.2. Предмет екології, її місце в системі біологічних наук. 2.3. Структура та зміст сучасної екології, зв'язок з іншими дисциплінами. 2.4. Основні методи екології. Системний підхід в екології. Завдання екології. 2.5. Короткі відомості з історії формування науки.

2.1. Екологія як наука

Екологія (гр. “οἶκος”, “ойкос” — «помешкання», «житло» та “λόγος” — «поняття», «вчення», «наука»). Дослівно це наука про “організми у себе дома”, або це біологія навколишнього середовища – енвіайроментологія (англ. “environmental biology”).

Вперше термін було запропоновано у 1866 році німецьким біологом та зоологом Ернстом Геккелем (Ernst H. Haeckel), в книзі «Загальна морфологія організмів». Е. Геккель (рис. 1) сформулював цю науку як “... загальна наука про відношення організмів до навколишнього середовища”. Ернст Геккель був палким прихильником еволюційної теорії Ч. Дарвіна, виявив, описав і дав назви для багатьох видів, зробив карту генеалогічного дерева, що стосується всіх життєвих форм, запропонував багато термінів в біології, таких як, наприклад, *тип*, *філогенез*, *екологія*, і *царство*. Е. Геккель підтримував роботу Ч. Дарвіна в Німеччині й розвивав спірний біогенетичний закон, який стверджує, що біологічний розвиток індивідуальних організмів (онтогенез) підсумовує повний еволюційний розвиток різновидів (філогенез).



Рис. 1. Ернст Геккель та його внучка Ельза Мейер у робочій кімнаті своєї «Вілли Медузи» в Єні, 1916⁴⁶

Екологія – це наука про взаємовідносини між живими організмами та утворюваними ними угрупованнями а також з навколишнім середовищем. Поняття “організм” в екології вживають як у вузькому так і широкому розумінні.

У вузькому розумінні – це окрема особина, окремо взятий індивідуум, якому притаманні всі ознаки виду, до якого він належить, а також свої, характерні лише для нього особливості, які є відмінними від інших особин даного виду.

⁴⁶G. S. Levit & U. Hossfeld. 2019. Ernst Haeckel in the history of biology. Current Biology 29(24): R1276-R1284. Image from the private archive of Uwe Hossfeld.

Організм у широкому розумінні – це не лише окремо взята особина, а також різні угруповання організмів, такі як *сім'я, колонія, стадо* і інші групи особин представників одного виду, а також сукупність багатьох видів, тобто угруповання видів (їх біомасу) в екосистемі.

Поняття “навколишнє середовище” включає не тільки фізичні та хімічні особливості довкілля, а також і біологічні чинники, тобто організми.

За А. Кребсом (А. Krebs, 1972), який є прихильником популяційного підходу в екології на протигагу екосистемному, під екологією розуміють наукове пізнання взаємодій, що визначають поширення та чисельність організмів.

Екологія вивчає взаємозв'язки між живими організмами, включаючи людину, та їх фізичним середовищем.

Метою вивчення екології є намагання зрозуміти життєво важливі зв'язки між рослинами та тваринами та навколишнім світом.

Екологія це також інформація про екосистеми, у тому числі природні, та про те, як ми можемо використовувати ресурси Землі таким чином, щоб зробити довкілля здоровим для майбутніх поколінь.

Екологія – це також наука, що вивчає організми у зв'язку з середовищем їх існування на різних рівнях організації, таких як організм, популяції, угруповання, екосистеми, біосфера та екосистема.

Останнє ж, або найсучасніше трактування екології є таким: “Екологія – це біологічна наука, яка вивчає організацію та функціонування надорганізованих систем різних рівнів організації: *популяції, біоценози* або *угруповання, біогеоценози* або *екосистеми та біосфери* в цілому”.

Поняття це дуже широке, щось подібне до *теології*, тобто охоплює всі сторони життя людини. Тому екологія є глобальним поняттям або має глобальний масштаб. Теологія або богослов'я (гр. “*Θεός*” – «Бог», і “*λόγος*” – «слово») – вчення, предметом пізнання якого є Бог і все, що з ним пов'язано.

Сучасна екологія складається з різноманітних під-дисциплін, включаючи екологію екосистем, екологію популяцій, екологію ландшафтів, фізіологічну екологію, еволюційну екологію, функціональну екологію, поведінкову екологію та інші галузі.

Що стосується терміну “*загальна екологія*”, то це є класична біологічна екологія або *біоекологія*. Тривалий час термін “*біоекологія*” широко використовували в літературі разом з такими термінами як “*екологія тварин*” та “*екологія рослин*”. Згодом друга частина терміну поступово відпала і стали говорити просто “*екологія*”, хоча мається на увазі саме “*біоекологія*”.

Тому загальна екологія вивчає основні принципи організації та функціонування різних надорганізованих систем – популяцій, угруповань і так далі.

На основі вивчення сукупності взаємозв'язків між живими істотами та середовищем існування, а саме даючи відповіді на такі запитання як, наприклад, як організми взаємодіють із живими та неживими факторами, що їх оточують, або які умови середовища забезпечують виживання та процвітання організмів екологи пізнають закономірності функціонування тих чи інших екосистем.

Крім того, екологи також вивчають, що відбувається, коли функціонування екосистем з тих чи інших причин порушується. На екосистеми можуть впливати багато самих різноманітних факторів, таких як, наприклад, підвищення температури або посилення людської діяльності. Розуміння таких змін може допомогти екологам передбачити майбутні екологічні виклики та інформувати інших про необхідність прийняття відповідних заходів з метою недопущення розвитку ситуації у небажаному напрямі.

Екологія збагачує наші знання про світ і має вирішальне значення для нашого добробуту. Адже екологія дає нам нові знання про взаємозалежність між людьми та природою, що є життєво важливим для забезпечення людини продуктами харчування, підтримання чистоти повітря та води та підтримання біорізноманіття в умовах клімату що змінюється.

2.2. Предмет екології, її місце в системі біологічних наук

Нині екологія, як розділ біологічної науки, розвивається дуже швидко. Тому межі даної науки (як екології так і біології) досить розмиті. Разом з тим в екології можна виділити деяку загальну частину, яка найбільш повно характеризує її як науку – це вчення про *екосистеми*.

Екосистема – це сукупність спільно проживаючих організмів та умов їх існування, що закономірно взаємодіють один з одним і утворюють систему *біотичних* та *абіотичних* процесів та явищ.

Предмет вивчення в екології – це зв'язки між організмами, їхніми угрупованнями та середовищем існування, а також склад і закономірності функціонування угруповань організмів: популяцій, біогеоценозів, біосфери в цілому.

Тому предметом вивчення в екології є саме *екосистема* або *біогеоценоз* (плеоцен). *Плеоцен* – це головна екологічна одиниця, до складу якої входять усі популяції, що населяють окреслене місцезростання і перебувають між собою в екологічних зв'язках.

Крім плеоцену існує *демоцен* – система, що складається з окремої популяції та її середовища існування.

Моноцен – це найпростіша система, представлена поодиноким організмом та середовищем його існування (поодинокий віковий дуб, що росте серед степу).

Терміни *екосистема* та *біогеоценоз* можна вважати синонімами, хоча існують деякі відмінності. Термін *екосистема* – більш поширений у англійській літературі і був запропонований англійським ботаніком А. Тенслі (А. Tansley) у 1935 році. Термін *біогеоценоз*, який був запропонований російським екологом В. М. Сукачовим (1940 р.) є більш поширеним у вітчизняній літературі (слов'янські мови) а також у німецькій мові. В уявленні В. М. Сукачова, *біогеоценоз* – це *екосистема* в межах конкретного *фітоценозу*, оскільки як вважав вчений для наземних біогеоценозів найхарактернішим компонентом є саме рослинний покрив – *фітоценоз*.

Отже, саме екосистема, а не угруповання є об'єктом вивчення екології, оскільки організми взаємодіють в угрупованні не самі по собі (тобто не взагалі і не в якомусь абстрактному просторі), а в межах певного реального простору – *біотопу* (гр. “topos” – «місце»), тобто ділянка земної поверхні, зайнятої певним *біоценозом* з однаковими умовами рельєфу, клімату і так далі.

Біотоп можна порівняти з посудиною, а *біоценоз* – це все те, що міститься в даній посудині. Причому в даному випадку мова йде насамперед про природні екосистеми. Штучні екосистеми вивчаються в прикладних розділах екології, наприклад, таких як агроекологія, радіоекологія, тощо.

Тому екологія як фундаментальна біологічна дисципліна вивчає цілісні комплекси (екосистеми), утворені угрупованнями різної складності разом з екотопом.

Предмет екології можна умовно розділити на такі категорії:

- фізіологічна екологія, що вивчає реакцію окремих видів на умови середовища, такі як температура, світло, волога, тощо;
- екологія популяцій, де основна увага приділяється чисельності та розповсюдженню окремих видів та чинникам, що спричиняють такий розподіл особин у просторі;
- екологія угруповань, що вивчає сукупність видів у межах окремого біотопу, а саме їх взаємодію;
- екологія екосистем, що має на меті дослідження структури та особливостей функціонування всієї сукупності мікроорганізмів, рослин та тварин, та їх абіотичним середовищем, а також те, як такі окремі частини системи взаємодіють між собою, створюючи єдине ціле, тобто екосистему.

Предметом дослідження в екології екосистем досить часто є потоки енергії та поживних речовин в них. У випадку, якщо такі дослідження поєднуються з комп'ютерним аналізом та моделюванням, такий напрямок екології часто називають *системною екологією*.

Окрім системної екології також виділяють еволюційну екологію, яка може функціонувати на будь-якому з перерахованих вище рівнів, але найчастіше на фізіологічному чи популяційному рівні. Еволюційна екологія – це досить динамічна сфера екології, яка вивчає екологічні фактори, що зумовлюють адаптацію видів до середовища і намагається зрозуміти, як природний відбір розвивав структуру та функції організмів та екосистем на будь-якому з приведених вище рівнів і які основні механізми такої адаптації.

Отже, екологія – це багатопрофільна наука. Через свою спрямованість на більш високі рівні організації життя на Землі та на взаємозв'язки між організмами та їх середовищем, екологія значною мірою залучає багато інших галузей науки, особливо геологію, географію, метеорологію, кліматологію, генетику, хімію, фізику, біологію, математику, а тепер навіть комп'ютерні технології.

Екологи прагнуть пояснити розподіл організмів у середовищі, процеси життєдіяльності організмів та адаптації останніх до середовища. Екологія також намагається проаналізувати потоки енергії та речовин в екосистемах, зрозуміти природу біорізноманіття та його складність.

Тому екологія тісно пов'язана з біологією, генетикою, етологією (вивчення поведінки тварин, як правило, в природних умовах, як еволюційно адаптивної риси). Знання екології знаходять практичне застосування в таких галузях як сільське господарство, лісове господарство, рибальство, містобудування, фундаментальних та прикладних науках.

Саме організми та природні екосистеми забезпечують виробництво біомаси (їжа, паливо), регулювання клімату, глобальні біогеохімічні цикли, утворення ґрунту, тощо.

2.3. Структура та зміст сучасної екології, зв'язок з іншими дисциплінами

Для характеристики екології як науки доцільно охарактеризувати її взаємовідносини з іншими областями біології. Для цього скористаємось поясненням, використаним американським екологом Е. Одум (E. P. Odum) в його фундаментальній праці «Основи екології» (1975), а саме образно уявимо структуру біології у вигляді «листяного пирога» (рис. 2).

Такий “пиріг” можна “розрізати на шматки” двома способами. Перший – поділити його по горизонталі, у такому випадку отримаємо фундаментальні науки, такі як морфологія, фізіологія, генетика, теорія еволюції, молекулярна біологія, біологія розвитку (ембріологія) та інші, куди належить і екологія. Всі згадані галузі науки вивчають основні властивості життя і не обмежуються дослідженням окремих груп організмів.

Другий спосіб – поділити його по вертикалі. У такому випадку отримаємо “таксономічні” науки (підрозділи), метою яких є вивчення груп живих організмів. Як видно з малюнку, до таких наук належить ботаніка, зоологія, мікробіологія та інші.

Отже, екологія відноситься до фундаментальних підрозділів і є складовою частиною кожного з таксономічних підрозділів. З огляду на приведені вище розрізняють екологію рослин, екологію тварин, екологію птахів тощо.

Для більш чіткого розуміння екології та розгляду її змісту варто розглянути її з точки зору рівня організації живого або «біологічного спектру» (рис. 3).

Організація природи є глибоко ієрархічною. Рівні організації живої матерії – це ієрархічно супідрядні рівні організації біологічних систем, що відображають рівні їх ускладнення. Виділяють шість основних структурних рівнів життя: молекулярний, клітинний, організмівий, популяційний, біогеоценотичний та біосферний.

Кожен з цих рівнів є системою, що складається з підсистем нижчого рівня і водночас є підсистемою системи вищого рівня.

Варто зазначити, що в спектрі немає чітких ліній (границь), що розділяють окремі рівні, адже всі вони пов'язані між собою. Так, коли ми розглядаємо, наприклад, організм, зрозуміло, що він складається з окремих органів, які у свою чергу складаються з тканин і так далі. Також, організм не може ефективно функціонувати без кругообігу

поживних речовин та потоку енергії в екосистемі. Тому у спектрі присутні як матерія – все те, що займає простір і має вагу та масу, а також енергія – здатність виконувати роботу.



Рис. 2. Пошаровий “піріг” екології за Е. Одум (1975)

Разом біотичні та абіотичні компоненти утворюють біологічну систему (біосистему). Біосистема – це система, що містить живі компоненти.

Біологічний спектр складається з різних рівнів організації: від клітини з її генами, до тканин, органів та організму.

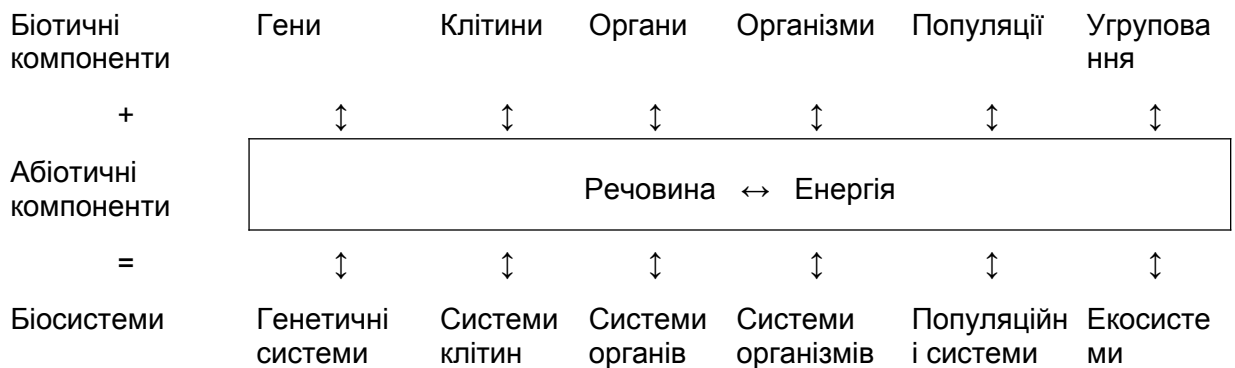


Рис. 3. Рівні організації живого або "біологічний спектр" за Е. Одум, 1975

Ген (гр. “γένος” – «рід», «походження») – одиниця спадкового матеріалу (ділянка молекули ДНК, що відповідає за формування певної елементарної ознаки).

Клітина – найменша жива одиниця, яка може існувати як самостійно, так і бути частиною багатоклітинного організму.

Орган складається з одного або декількох типів тканин, що взаємодіють як структурна, функціональна одиниця.

Організм – повноцінний живий організм (вид).

Популяція – сукупність особин що належать до одного виду, займають певну територію (певний географічний простір) і можуть вільно розмножуватись.

Угруповання – сукупність популяцій всіх видів, що займають середовище існування.

Екосистема – найбільш складний рівень організації в природі, що складається із біоценозу та біотопу.

Екологія має справу переважно з правою частиною названого спектра (рис. 3), тобто з системами вище рівня організмів: популяції, угруповання, екосистеми.

За іншою біологічною класифікацією (М. Ф. Реймерс, 1994) загальну екологію або біоекологію класифікують так:

Ендоекологія (внутрішній):

- молекулярна екологія, в тому числі екологічна генетика;
- екологія клітин та тканин або морфологічна екологія;
- екологія індивіду або фізіологічна екологія з розділами дихання, живлення і так далі.

Екзоекологія (зовнішній):

- *аутекологія* (гр. “αὐτός” – «сам», «один») або екологія особин (видів) або факторіальна екологія. Як зазначалось вище особина або індивід – це кожний окремий організм, якому властиві всі ознаки виду, до якого він належить, а також він має свої власні особливості, які відрізняють його від інших особин того ж виду. В поняття особини також входять популяції, сім’ї, колонії і так далі. Організм – це будь-яке живе тіло, істота, тварина або рослина. Аутекологія вивчає межі стійкості виду та його відношення до екологічних факторів, досліджує вплив середовища на поведінку організмів, їх морфологію та фізіологію.

- *демекологія* (гр. “demos” – «народ») екологія малих груп організмів або локальних популяцій. Зокрема тут вивчаються динамічні показники: коливання чисельності популяцій, їх причини тощо. Демекологія є складовою частиною популяційної екології.

- *спеціоекологія* (лат. “species” – «вид») або екологія окремих видів;

- *популяційна екологія* (лат. “populatio” або англ. “population” – «населення») вивчає біологічну структуру виду: статеву, вікову, етологічну або екологія видів, яка аналізує стосунки між особинами різних видів, що входять до різних угруповань;

- *синекологія* (гр. “συν” – «разом», «спільно») або екологія угруповань або біоценозів. Вивчає стосунки між особинами різних видів одного угруповання та між ними і середовищем. Синонімом синекології є біоценологія або екологія біоценозів.

- *біогеоценологія* або вчення про екосистеми – *екосистемологія*;

- *біосферологія* або вчення про біосферу, що можна вважати тотожним також поняттю *екосферологія* або *глобальна екологія*. Вивчає біосферу як єдине планетарне ціле.

Як зазначалось у попередньому підрозділі, екологія тісно пов'язана з цілим рядом інших наук, зокрема біологічними, такими як ботаніка, зоологія, мікробіологія, морфологія, ембріологія, тощо.

Екологія також використовує математичні методи, зокрема математичне моделювання та прогнозування процесів та явищ.

В основі процесів обміну речовин, таких як асиміляція, дисиміляція, метаболізм лежать хімічні процеси.

Перетворення речовини та енергії в екосистемах відбувається відповідно до законів фізики.

2.4. Основні методи екології. Системний підхід в екології

Екологія є комплексною наукою, у рамках якої вивчаються як біотичні, так і абіотичні фактори, а також їх взаємодія. Тому при дослідженнях в екології часто використовують методи та дані з інших наук, таких як геологія, географія, кліматологія, хімія та фізика.

Крім того, при дослідженнях в екології частіше, ніж при інших дослідженнях використовуються польові дослідження для збору необхідних даних. Такі дослідження передбачають збір даних у реальних умовах, на відміну від даних, отриманих в контрольованих лабораторних умовах.

Загальною метою польових досліджень в екології є отримання результатів спостережень за окремими організмами, популяціями чи екосистемами без впливу на

середовище та організми. Часто метою таких спостережень є визначення чисельності особин певного виду чи видів у конкретній місцевості, зокрема для з'ясування наявності можливих загроз для існування даного виду чи видів.

Оскільки дослідити всі організми певного біотопу, як правило, складно, адже число особин виду може бути досить великим. У такому випадку підраховують лише частину особин популяції (у межах вибірки), наприклад, відібраних за певною схемою (системою), а результати переносять (екстраполюють) на всю популяцію.

Для інтерпретації отриманих даних використовують різні методи статистичного аналізу, які дають можливість обчислити, наприклад, середню кількість особин дослідної ділянки, знайти різницю між найвищим і найнижчим значеннями у вибірці, порівняти вибірки, тощо.

Для розуміння природи явищ при дослідженнях в екології часто використовуються математичні моделі з використанням комп'ютерної техніки. Шляхом побудови моделей можна, наприклад, перевіряти гіпотези, або прогнозувати розвиток подій.

Методи досліджень в екології і взагалі проведення екологічних досліджень пов'язане з певними труднощами. Складність полягає у тому, що екологія вивчає природні екосистеми, а будь-який експеримент з природою ускладнений тим, що приходиться мати справу з безліччю факторів, часто навіть практично не контрольованих. Тому прямий безпосередній експеримент в екології, якщо і можливий, то передбачити його результати практично неможливо, а отже неможливо і правильно спланувати даний експеримент.

Методологічною основою науки має бути системний підхід, саме тому, що предметом вивчення в екології є екосистема.

Системний підхід при вивченні екології полягає у наступному:

- у визначенні тих складових, що власне утворюють екосистему, та об'єктів середовища, що взаємодіють з нею;
- встановленні структури або сукупності внутрішніх зв'язків і відношень між системою та середовищем;
- визначенні функцій або законів функціонування даної екосистеми.

Вирішення поставлених завдань в екології досягається такими методами досліджень.

Польові дослідження – це спостереження за екосистемою в природних умовах без втручання в неї дослідника. Такі дослідження дозволяють:

- встановити типи екосистеми (встановлюються за типом рослинності даної території) та їх взаємозв'язки в ландшафті;
- визначити видовий склад організмів, тип ґрунту та інші показники;
- визначити структуру екосистеми на якісному рівні, наприклад співвідношення між видами в екосистемі, їх взаємозв'язки та інше;
- отримати кількісні характеристики: щільність популяції, вологість ґрунту, інтенсивність фотосинтезу та інше;
- комплексно оцінити сезонну динаміку компонентів екосистеми (період року, рік і так далі).

Зазвичай вивчення середовища зазвичай починається саме з польових кількісних спостережень. Еколог може, наприклад, прогулятися лісом для того щоб отримати уявлення про лісову систему і визначити, які дані він зацікавлений зібрати. Адже ніколи не можна виміряти все, тому екологи повинні приймати рішення щодо частоти вимірювань та типів вимірювань.

Збір деяких даних може бути автоматизований за допомогою датчиків або дослідницьких веж. Інші методи збору даних, такі як обстеження рослинності або відлов тварин, повинні проводитися особисто. Дані польових робіт допомагають екологам зрозуміти які саме питання (показники) варто дослідити.

Зібрані під час експерименту дані – це перший крок до розуміння екосистеми, але завжди є питання, на які неможливо відповісти за допомогою польових спостережень. У цих випадках екологи застосовують експерименти з контрольним ділянками (варіантами), щоб перевірити гіпотези про те, як саме працює екосистема.

Експеримент – це спостереження за екосистемою, при свідомому внесенні в неї змін певного фактора чи факторів, що цікавлять дослідника.

Хоча охопити все різноманіття факторів можливо лише в умовах *фітотронів* (камера штучного клімату) або *акватронів* (те ж у водному середовищі) та *мікрокосмів* або *мікроекосистем*. Так, наприклад, у Ботанічному саду ім. акад. О. В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка, який є унікальним куточком природи у центрі Києва, у 1927 році було збудовано самий високий в світі – 30 м висотою і площею 1 000 м² *кліматрон*, де зібрано унікальні пальми та інші тропічні рослини. Це споруда з прозорого матеріалу, всередині якої штучно створені умови (температура, освітлення та інше) близькі до відповідних кліматичних зон.

Моделювання – наукова основа пізнання. Суть моделювання: наряду з системою-оригіналом розглядається “прототип” або спрощена образ-модель оригіналу. Таку модель можна вивчити більш ефективно ніж оригінал, а результати перенести на оригінал шляхом екстраполяції. Прикладом моделі прісноводної екосистеми може бути, акваріум.

Моделювання є важливим інструментом, який екологи використовують для вивчення екосистем, а саме для кращого розуміння як працює досліджувана екосистема. Сила моделювання полягає в тому, що хороша модель може дозволити дослідникам перевірити цілий ряд сценаріїв, які були б занадто дорогими або важко здійсненними в умовах експерименту.

Моделі можуть допомогти екологам робити прогнози, наприклад, щодо того, як зміна клімату вплине на перелік видів, що переносять хвороби, такі як комарі. Моделі, які прогнозують поширення комах, що переносять хвороби, можуть бути використані для отримання інформації, що дозволяє слідкувати за новими захворюваннями, такими як, наприклад, малярія, зокрема у тих місцевостях, де раніше такі хвороби не виникали.

Приклади моделювання включають рівняння, моделювання, графіки та статистичний аналіз. Моделювання дозволяє обчислювати дані, які неможливо отримати при спостереженнях та експерименті. Крім того, без моделювання екологам складно було б обробляти величезний обсяг даних, які потребують аналізу, у той час як комп’ютерне моделювання дозволяє проводити порівняно швидкий аналіз таких даних.

Успішне вивчення екосистеми може бути ефективним лише у випадку поєднання всіх трьох названих методів. Завданням вивчення екології є пізнання закономірностей функціонування екосистеми, з метою врахування їх в практичній діяльності.

2.5. Короткі відомості з історії формування науки

Екологія, як напрям біології, виникла досить давно: перші знання та накопичення фактичного матеріалу з екології розпочалось ще 10-15 тис. років тому⁴⁷.

Уже перші систематики (Ж. Бюффон, G. de Buffon, 1789) відмічали залежність рослин від умовного середовища та єдність рослинного і тваринного світу. Передісторія становлення науки екології почалась з праць натурфілософів Стародавнього Риму та Греції. Арістотель (384-322 років до нашої ери) і його учень Теофраст вважалися одними з перших екологів, які зацікавились вивченням рослин і тварин. Теофраст описав описав 500 видів рослин та зробив ботаніку самостійною наукою, відокремивши її від зоології.

Екологічні спостереження містяться уже в роботах шведського вченого Карла Ліннея та багатьох інших вчених. У 1735 році К. Лінней (Carl von Linné) започаткував галузь таксономії, науку про іменування та класифікацію організмів. Він опублікував свою основну працю під назвою “Система природи” “Systema Naturae”.

Люди, іноді самі того не підозрюючи, займалися екологічними спостереженнями: рибалка знає, що форель водиться в струмках з швидкою течією, а короп мешкає переважно в повільно текучих та стоячих водоймах і так далі.

Разом з тим можна виділити деякі основні етапи становлення науки екологія.

⁴⁷Т. А. Москалюк. История становления экологии как науки.
<http://cepl.rssi.ru/wp-content/uploads/2020/06/Periody-razvitiya-ekologii.pdf>

Одним з піонерів екології був Чарлз Дарвін, зокрема відомий такими своїми еволюційними роботами як “The formation of the vegetable mould”, 1881 р., або “Про земляні черв'яки” та “On the Origin of Species” або “Походження видів”, 1859 р., де він запропонував свою теорію еволюції та адаптації, відповідно до якої організми з часом змінюються через їх успадковані риси та характер. Такі еволюційні зміни дозволяють їм краще адаптуватися до навколишнього середовища забезпечуючи виживання та народження більше потомства. Саме ці роботи відіграли вирішальний вплив на формування екології як самостійної науки.

У ботаніці відомі роботи з екології О. фон Гумбольдта, який у книзі «Ідеї географії рослин» (1807) описав значну кількість видів, особливо рослин, для яких він намагався пояснити їх географічний розподіл з урахуванням геологічних даних та ввів ряд наукових понять, які використовуються екологами і сьогодні (асоціація видів, формація рослинності та інші).



A. Humboldt
(1769–1859)



E. Suess
(1831–1914)

Швейцарський ботанік Августин де Кандоль (Augustin P. de Candolle) встановив наукові структурні критерії для визначення природних стосунків між родами рослин. Його система класифікації рослин знайшла майже універсальне застосування протягом півстоліття, протягом якого вона служила зразком для інших систем.

У 1875 році австрійський геолог Едуард Зюсс вперше визначив термін *біосфера* (гр. “bios” – «життя», “sphere” – «сфера») як систему, що складається з живих організмів та їх середовища. За Е. Зюссом біосфера – це середовище активного життя на Землі. Його уявлення, які у свій час були прогресивними та революційними залишаються цікавими та актуальними й сьогодні.



A. de Candolle
(1778–1841)



K. Möbius
(1825–1908)

Динаміка та характер розміщення організмів в морському середовищі (Егейське море) були описані британським натуралістом Едвардом Форбсом (Edward Forbes).

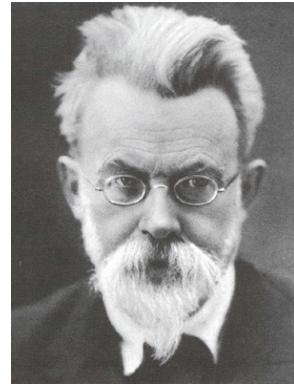
Німецький дослідник-біолог Е. Геккель, про якого згадувалось у цій главі, вперше вводить термін “екологія” (1866 р). Саме 1866 рік вважається роком народження екології.

Австрійський зоолог К. Мебіус (Karl A. Möbius) зробив ще один крок до визначення поняття екосистеми, запропонувавши термін “біогеоценоз” (1877 р).

У 1892 р. швейцарський вчений Ф. Форель (F. Forel) започаткував і визначив нову науку – лімнологію (озерознавство) або “океанографію озер”, метою якої було створити дисципліну, в якій різні типи досліджень озер, від фізики, хімії та біології до антропології та економіки, доповнювали б та інформували б один одного.



E. Warming
(1841–1924)

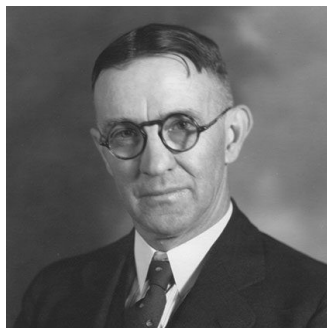


В. І. Вернадський
(1863–1945)

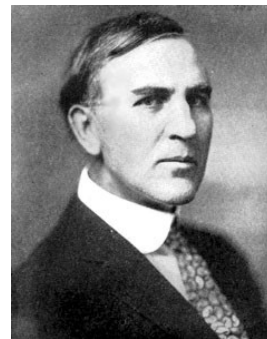
Одним з основоположників екологічної морфології рослин (1895 р.) був данський ботанік Є. Вармінг (Eugenius Warming), який досліджував поширення рослин у зв'язку з певними умовами їх існування та розвинув вчення про “життєві форми” рослин.

У 1913 році виходить книга американського еколога Ч. Адамса (Charles Adams) “Guide to the study of animal ecology” (Екологія тварин), та інші видання.

У 1926 році український вчений Володимир Вернадський у своїй книзі “Біосфера” переосмислив біосферу як глобальну екологічну систему, що об'єднує всіх живих істот та їх взаємозв'язки, включаючи взаємодію з елементами літосфери, геосфери, гідросфери та атмосфери. В. І. Вернадський вважається основоположником вчення про біосферу і ноосферу, основоположником наук біогеохімії, геохімії, радіогеології, є автором закону біогенної міграції атомів та закону константності.



V. Shelford
(1877–1968)



F. Clements
(1874–1945)

До 1930 року з'являються такі роботи як, наприклад, “Animal communities in temporal America” (Угруповання тварин у помірній зоні Америки) Віктора Шелфорда (Victor Shelford), американського зоолога, фахівця в області екології, особливо водних організмів. Його дослідження тваринних угруповань дали поштовх для розвитку екології як самостійної наукової дисципліни. В. Шелфорд був першим екологом, який цікавився біомами та угрупованнями, а також їх формуванням, прагнув поєднати екологію тварин та рослин, розробив нові підходи та методи як у лабораторних, так і в польових дослідженнях.

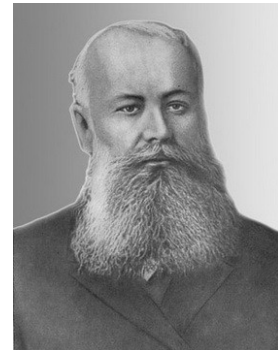
Деяко пізніше (1927 р.) британський зоолог та еколог Чарльз Елтон (Charles Elton), що є одним із засновників популяційної екології, запропонував зобразити зміну чисельності популяцій у ланцюгах трофічного ланцюгу у вигляді пірамід. У своїй класичній роботі, що є одним з найдавніших підручників з екології тварин “Animal ecology” (Екологія тварин), 1927 р., він також зробив спробу встановити теоретичні основи екології.

Значний вклад у теоретичну екологію рослин, фітогеографію та експериментальну систематику зробив американський еколог рослин та піонер у вивченні сукцесії рослинності Ф. Клементс (Frederic Clements) Вчений стверджував, що рослинні угруповання проходять передбачуваний ряд стадій розвитку, який можна порівняти з розвитком організму. Кінцевий етап, або клімакс рослинного угруповання визначається кліматичними умовами географічного району.

У 1935 році надзвичайно впливовий британський ботанік та еколог А. Тенслі (Arthur Tansley) ввів термін *екосистема* – біологічна спільність взаємодіючих організмів та їх фізичного середовища. З цього часу екологія стала наукою про екосистеми. А. Тенслі запропонував цей термін як скорочення фрази “екологічна система” (слово “система” було запозичене з поширеного на той час вживання у галузі фізики). Його ідеї про “системи” мали важливе значення для того, щоб допомогти екологам зрозуміти, що організми та їх угруповання знаходяться під впливом багатьох факторів навколишнього середовища, а організми та їх угруповання також впливають на фактори середовища.



**A. Tansley
(1871–1955)**



**В. В. Докучаєв
(1846–1903)**

Значний внесок у розвиток екології зробили вітчизняні вчені.

Докучаєв В. В. – автор вчення про ґрунт як утворення, що виникло в результаті взаємодії як біотичних, так і абіотичних компонентів. На запрошення Полтавського губернського земства очолював експедицію, що вивчала ґрунти, рослинність і геологічні умови Полтавщини, та ініціював складання ґрунтової карти губернії.

У 1883 році вийшла його праця “Російський чорнозем”, в якій детально розглянуті область поширення, спосіб походження, хімічний склад чорнозему, принципи класифікації та методи дослідження цього ґрунту. Ця монографія принесла В. Докучаєву світову славу і заслужено вважається основою генетичного ґрунтознавства. Вернадський В. І., як згадувалось вище, заклав вчення про біосферу та ґрунт як біокосне тіло. Пачоський Й. К. та інші вчені заклали основи фітоценології, яка спершу мала назву

фітосоціології. *Фітоценологія* – наука про організацію, взаємозв'язки, розвиток, географічне поширення і класифікацію рослинних угруповань.



**Г. Ф. Морозов
(1867–1920)**



**В. Н. Сукачов
(1880–1967)**

Російський вчений-географ, лісівник Морозов Г. Ф. є засновником вчення про ліс, яке він сформулював у своїй визначній праці “Учение о лесе” (1912 р.), яка не втратила актуальності і в наш час. Пізніше (1940 р.) російський еколог В. Н. Сукачов формулює поняття *біогеоценоз* та визначає основні положення, теоретичні і практичні завдання науки про взаємопов'язані та взаємодіючі комплекси живої і косної природи, її зв'язок з іншими науками.

У 30-50-х роках з'явилися роботи Г. Н. Висоцького, видатного українського вченого у галузі лісівництва, ґрунтознавства, геоботаніки, основоположника науки про ліс і лісівництва.

Також відомий своїми дослідженнями в галузі ґрунтознавства, геоботаніки, екології рослин, ландшафтознавства, тощо видатний вчений-лісівник, основоположник порівняльної екології рослин П. С. Погребняк. Розроблена ним едафічна сітка типів лісорослинних умов, визнана лісівниками всього світу і є надбанням світового лісівництва.

Одним з провідних вчених-натуралістів серед українських вчених також є М. Г. Холодний – видатний український ботанік, фізіолог рослин, мікробіолог, засновник вітчизняної школи фізіологів рослин.

Значний вклад у розвиток екології зробив Б. С. Виноградов – радянський вчений, зоолог, засновник Ленінградської школи теріології (наука про ссавців, один з розділів зоології).

К. І. Скрябін, видатний російський та радянський біолог та паразитолог, який дав класичне визначення явища паразитизму і вважається засновником вітчизняної школи гельмінтологічної науки.

Засновником ґрунтової зоології вважається М. С. Гіляров, радянський зоолог, ентомолог і еволюційний біолог.

3. ОСНОВИ ФАКТОРІАЛЬНОЇ ЕКОЛОГІЇ

3.1. Загальні відомості про екологічні фактори, їх класифікація. 3.2. Поняття середовища існування та умов існування організмів. 3.3. Взаємодія факторів. Екологічна пластичність та валентність. Правило оптимуму. Обмежувальні фактори. 3.4. Променева енергія (сонячна радіація) та світло як екологічний фактор. 3.5. Температура як екологічний фактор. 3.6. Сніговий покрив як екологічний фактор. 3.7. Вода як екологічний фактор. 3.8. Едафічний фактор в житті рослин та тварин. 3.9. Орографічні фактори. 3.10. Вітер, атмосферний тиск, магнітне поле Землі. 3.11. Біогенний екологічний фактор, аллопатія.

3.1. Загальні відомості про екологічні фактори, їх класифікація

Фактори середовища – це будь-які із умов середовища існування організму, на які даний організм реагує пристосувальними реакціями. За певних умов екологічний фактор може чинити помітний вплив на організми або їх угруповання, спричиняючи збільшення чи навпаки, зменшення числа особин та / або інші помітні зміни в угрупованнях.

За природою або походженням розрізняють:

Фактори *абіотичні*, або неорганічного походження, які в свою чергу поділяються на:

- *хімічні* (хімічний склад атмосфери, води, ґрунту);
- *фізичні* (температура, іонізуюче випромінювання);
- *кліматичні* (вологість, швидкість вітру);
- *орографічні* (характер рельєфу),
- *едафічні* (ґрунтові умови).

Фактори *біотичні*, або *біогенні* (*біологічні*) що пов'язані з діяльністю живих організмів, їх взаємовідношення між собою та середовищем: мікроорганізми, рослини та рослинні угруповання, тварини.

Наприклад, дощовий черв'як рихлить ґрунт, прориваючи в ньому ходи, тим самим сприяє аерації ґрунту; дерево, випаровуючи вологу, охолоджує зовнішнє середовище і так далі. При цьому має місце взаємодія організмів. З точки зору взаємодії живих організмів розрізняють:

- *гомотипічні* (*гомотипові*) реакції – це взаємодія особин одного виду⁴⁸;
- *гетеротипічні* (*гетеротипові*) реакції – це взаємодія особин різних видів.

Такі організми (біотичні фактори) можуть бути *хижаками*, *паразитами*, *жертвою* (*здобич*), *симбіонтами* або *конкурентами*.

Хижак, як джерело енергії та речовини, споживає інший організм (жертву); паразит також не здатний самостійно жити, а тому отримує енергію та поживні речовини від господаря.

Симбіонт – це фактор, який не забезпечує організм енергією чи речовиною, але певним чином допомагає йому отримувати енергію або речовину з екосистеми.

Конкурент обмежує здатність іншого організму використовувати енергію або речовини з середовища.

Фактори *антропогенні* (або *антропічні*) – це діяльність людини. Людина також є біотичним фактором, оскільки через свою діяльність в екосистемах вона впливає на інші організми, часто негативно. Такий вплив проявляється, наприклад, через конкуренцію з іншими організмами за ресурси, або через полювання на інші організми та зміну середовища для інших організмів.

Оскільки в реальній екосистемі форм взаємодії живих організмів є багато, згідно іншої підходу біотичні фактори класифікують так:

продуценти – всі рослини (трави, дерева), які поглинають сонячну енергію і перетворюють її в органічні речовини;

⁴⁸ Напр. розмноження борошняного хрущака: плодовитість самок зменшується (*масовий ефект* – перенаселення, багато екскрементів, які є токсичними і зменшують плодовитість самки хрущака).

консументи – це переважно тварини, харчуються продуцентами та / або іншими тваринами. Консументи, що споживають лише рослини (рослиноїдні тварини), часто називають первинними споживачами;

редуценти – це організми що руйнують / розкладають відмерлі частини організмів (наприклад, дерево, що впало) у ґрунті вивільняючи елементи живлення назад в ґрунт, звідки продуценти можуть повторно їх використовувати для створення органічної речовини. Сюди належать переважно гриби та бактерії.

Біотичні фактори можуть справляти прямий вплив (має місце безпосередній вплив одних організмів на інші), а також вони можуть діяти непрямо, або справляти сторонній вплив (діють на середовище, а через нього на організм).

Наведена класифікація є прийнятною, коли мова йде про наземні рослини та тварини.

З точки зору динаміки середовища існування та впливу факторів перш за все на тварин, розрізняють:

- *стабільні* фактори, тобто ті що не змінюються протягом тривалого періоду часу, наприклад, склад атмосфери, гідросфери та інше.
- *змінні* фактори: змінюються періодично і закономірно, наприклад, сонячна радіація, температура та інші;
- змінюються без будь-яких закономірностей, *спонтанно*, це можуть бути абіотичні та біогенні і антропогенні фактори (наприклад вулканічна діяльність, браконьєрство).

3.2. Середовище існування та умови існування організмів

Середовище існування – це територія / простір, в якому мешкає певний вид тварин, рослин або інших організмів.

Середовище існування це також сукупність зовнішніх умов, що діють на організм, популяцію і так далі, викликаючи у них відповідну реакцію шляхом прямих або посередніх відношень. Тому всі елементи середовища в свою чергу поділяють на фактори біотичні та абіотичні, про які згадувалося раніше.

Приклад взаємодії абіотичних та біотичних факторів: рештки рослин після надходження в субстрат змінюють його (біотичний фактор), додаючи, наприклад, елементи мінерального живлення. За рахунок таких елементів (абіотичний фактор) якоюсь мірою зростатиме родючість ґрунту, що позначатиметься на посиленні біотичного компоненту (біотичний фактор).

Середовище також є складовою частиною біогеоценозу і одним з основних екологічних понять, під яким розуміють комплекс природних тіл (об'єктів) та явищ. Взаємодія організму та середовища, тобто їх сукупність або єдність, саме і забезпечує кругообіг речовин на планеті.

Вживають також терміни “зовнішнє середовище”, “природне середовище” і інші.

Іноді вживають термін *мікросередовище* – безпосереднє оточення та інші фізичні фактори окремої рослини чи тварини, що знаходиться в середовищі її проживання. Термін часто використовують для опису невеликих середовищ певного організму чи популяції. Мікросередовище часто є меншим за розмірами і розміщене в межах більшого. Наприклад, купина на луках чи болоті, що поросла травою або мохом, є мікросередовищем в якому знаходять притулок види, які рідко або взагалі не зустрічаються на прилеглий території – макросередовищі (луки чи болото).

Інший приклад – стовбур дерева, що впав всередині лісу може забезпечити мікросередовище існування комах, які не зустрічаються в широкому лісовому середовищі існування за межами такої колоди дерева.

В залежності від області поширення розрізняють середовище: *наземне (повітряне), прісноводне, морське та підземне*. Іноді, як середовище, виділяють також тіло організмів або інші організми, маючи на увазі насамперед випадки паразитизму.

На відміну від поняття “середовище” також користуються поняттям “умови існування”. Абіотичні фактори справляють значний вплив на живі організми. Як у поєднанні, так і кожний з них окремо можуть визначати ареал поширення тварини і рослини, їх видовий склад, різноманіття видів, необхідність міграції птахів, тощо. Але не всі фактори однаково

важливі для існування живого. Найважливіші абіотичні фактори включають воду, сонячне світло, кисень, ґрунт (поживні речовини) і температуру.

Так, вода (H₂O) є дуже важливим абіотичним фактором, адже всі живі організми потребують води. Про важливість води свідчить вміст її у організмах, адже вода становить щонайменше 50 % майже всього живого, а деякі (медуза) складаються з води на 95 і більше %. Вода забезпечує розчинення інших речовин та перенесення поживних речовин до клітин та продуктів метаболізму від них.

Сонячне світло є надзвичайно важливим абіотичним фактором, адже це основне джерело енергії на Землі. Сонячне світло необхідне для фотосинтезу, при якому рослини використовують вуглекислий газ (CO₂) і воду для створення органічних речовин як для рослин, так і тварин. Крім того, сонячне світло та фотосинтез забезпечують живі організми киснем.

Повітря (кисень) ще один важливий абіотичний фактор для більшості живих організмів, який використовується клітинами як джерело енергії для росту та розмноження.

Наступний важливий абіотичний фактор – це ґрунт, з якого рослини з допомогою коріння використовують поживні речовини та воду.

Температура – це ще один важливий абіотичний фактор, який обмежує поширення організмів. Адже завдяки різній кількості сонячного світла, що надходить на одиницю площі поверхні у різних зонах Землі, земна поверхня має різні температури і визначає те, які рослини та тварини можуть жити в тій чи іншій місцевості.

Тому *умови існування* організмів – це сукупність життєво необхідних факторів, таких як світло, вода, повітря, тепло, поживні речовини. Тобто, в даному випадку мова йде про те, що значення окремих факторів в житті організмів не однаково. Тому саме під найбільш важливими та незамінними факторами і розуміють умови існування.

3.3. Взаємодія факторів. Екологічна пластичність та валентність. Правило оптимуму. Лімітуючі фактори

Відомо, що організми в процесі їх взаємодії з середовищем завжди прагнуть досягти певної *рівноваги* або *гомеостазу* (лат. “*gomios stasis*” – «подібний стан») – відносної сталості складу та властивостей внутрішнього середовища біологічних систем різних рівнів організації.

В екосистемі завжди мають місце взаємодії факторів. Прикладів таких взаємодій є багато. Як уже зазначалось вище, однією з найбільш важливих взаємодій в екосистемі між *біотичним* і *абіотичним* середовищем є *фотосинтез* – хімічна реакція, яка забезпечує існування життя на Землі.

Рослини та водорості використовують сонячне світло, воду та вуглекислий газ для створення енергії, необхідної їм для росту та життя завдяки фотосинтезу. Важливим побічним продуктом фотосинтезу, як відомо, є кисень, який необхідний для дихання.

Інший приклад взаємодій біотичних та абіотичних факторів – це поглинання рослинами та водоростями елементів живлення, необхідних для життя, із навколишнього середовища, а саме з ґрунту та води.

Тварини харчуючись рослинами та водоростями засвоюють ці елементи. У свою чергу хижакі поїдають інших тварин і отримують від них енергію та поживні речовини.

Після відмирання тих і інших організмів елементи живлення вивільняються у процесі розкладання і готові до повторного використання. Приблизно за такою схемою поживні речовини мігрують від абіотичних компонентів екосистеми до біотичних і навпаки.

Інший приклад взаємодії факторів – це пристосування живих організмів до свого абіотичного середовища. Так, ссавці в холодних умовах розвивають хутро та пух, що утримують шар повітря, що зберігає тепло та зігріває їх в умовах низьких температур. Рептилії сидять на гарячих скелях під сонячним світлом, щоб зігріти тіло. Такі

тварини, як терміти, мурахи, борсуки, лисиці та багато інших риють нори, в яких ховаються від негоди і рятуються від ворогів.

Всі приведені вище приклади взаємодії організмів та середовища здійснюються відповідно до *принципу (екологічної) відповідності*: для процвітання організм повинен приводити свої життєві процеси (потреби) у відповідність з особливостями (наявність ресурсів) середовища існування.

Наприклад, потреба виду в теплі та його витрата в процесі життєдіяльності має бути одночасно приведена у відповідність до таких 3-х умов:

1. наявності даного ресурсу в даному конкретному місці;
2. або одержання його із зовні;
3. або продукування із середини середовища.

Тобто потрібен певний *баланс*. Більше того, такий баланс має динамічний характер і повинен враховувати такі умови:

- розвиток організму;
- розвиток середовища.

Саме ці названі обставини і ускладнюють досягнення необхідного балансу.

З огляду на вищесказане слід відмітити, що прояв дії факторів залежить від того, як вони діють.

Фактори можуть діяти як *прямо*, наприклад сонячні промені, так і *справляти сторонній вплив*.

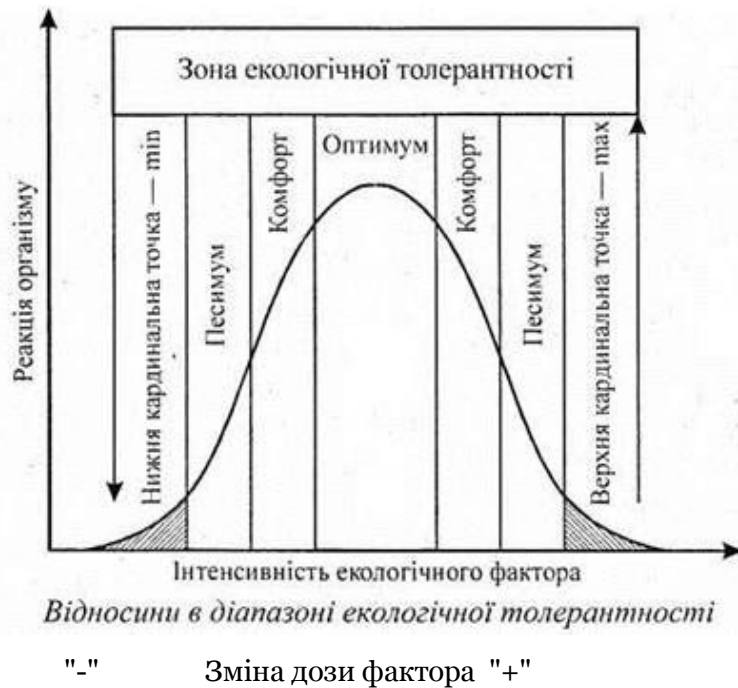


Рис. 4. Зміна дози фактора

Так, висока температура і відсутність опадів призводить до вигорання трави, що в свою чергу спонукає травоядних тварин або мігрувати з даної території, або вони можуть навіть загинути.

Результат або *наслідок* дії факторів також буде залежати від того, чи діють вони *разом*, або у вигляді *констеляції* (лат. "constellatio" – «сузір'я»), або *окремо*.

Наприклад, взимку навіть не сильний мороз діє досить помітно при високій вологості повітря або сильному вітрі (в даному випадку має місце посилення випаровування тепла з поверхні тіла).

Доза фактора (рис. 4). Кожний вид має не тільки зону *оптимуму* фактора, а також певну здатність переносити зміну *дозы* фактора або відхилення *дозы* від *оптимуму*.

Така здатність називається *екологічною пластичністю* виду і характеризує ступінь пристосованості даного виду до умов середовища (рис. 4).

Адаптивні властивості організмів визначають його екологічну *пластичність* – здатність пристосовуватись до змін чинників середовища.

Організми виявляють дивовижні здатності змінювати свої форми та поведінку відповідно до свого оточення. Наприклад, деякі гусениці імітують квіти або гілки дерева залежно від їх раціону⁴⁹, а самки попелиці можуть розвивати крила для міграції, якщо місце їх проживання переповнене⁵⁰. Така гнучкість, або як її ще називають “фенотипічна пластичність⁵¹” часто розглядається як стратегія адаптації для виживання в змінних умовах навколишнього середовища.

Розрізняють такі види екологічної пластичності:

- *еврибіонтну* (або широку, від гр. “εὐρύς” – «просторий», «широкий», «поширений») пластичність; вона притаманна виду, що має широкі адаптивні або пристосувальні можливості. *Еврибіонти* – це переважно великі та рухливі тварини, наприклад, слони, леви, тигри, коні. Серед еврибіонтів розрізняють: *еврифаги* – живляться найрізноманітнішою рослинною і тваринною їжею (таргани, свині, бурий ведмідь, ворони); *еврибати* – водні організми з широким діапазоном вертикального поширення, які витримують значні коливання тиску води (кити) та *евритерми* – організми, що пристосовані до значних коливань температури зовнішнього середовища, багато видів птахів (сокіл), ссавців (вовк) та інші;

- *стенобіонтну* (гр. “stenos” – «вузький», «обмежений»), притаманна виду з обмеженими адаптивними можливостями. Сюди належать переважно високоспеціалізовані види, які пристосовані до життя у специфічних середовищах, наприклад, мешканці морських глибин, печер, тощо. Серед них розрізняють: *стенофаги* – живляться небагатьма видами (олігофаги) або лише одним (монофаги), наприклад, колібри⁵², осоїди⁵³ та інші; *стенобати* – можуть існувати лише на певній глибині за певного тиску води (клопи-водомірки – нейстонні організми що живуть на поверхневій плівці води, личинки комарів – на міліні річок і струмків, глибоководні кальмари – на глибині від 1 000 до 4 000 метрів, тощо); *стенотерми* – організми, що живуть в умовах відносно постійних температур, наприклад, мешканці гарячих джерел, холодних гірських річок, тощо.

Разом з тим, чіткої відмінності між названими видами не існує, а отже, такий поділ є дещо умовним. Також можна зустріти, наприклад, еври- та стенотермні види (у відношенні до температури); еври- та стенофаги (до їжі) і так далі.

За аналогією з хіміками екологи ввели поняття *екологічної валентності* (толерантності) – це здатність виду заселяти певне середовище з більшими або меншими коливаннями факторів.

У зв'язку з цим розрізняють: *стенотопні* види (“topos” – «місце»), це ті, що переносять обмежені варіації факторів середовища, та *евритопні*, які заселяють місця з досить змінними факторами.

Правило оптимуму. *Екологічний оптимум* – це оптимальне співвідношення величин факторів, які забезпечують найсприятливіші умови для розвитку, росту та відтворення певного виду. Дане поняття є близьким до поняття *екологічна ніша*, запропоноване Г.

⁴⁹ Гусінь п'ядака (землемір, Geometridae) завдають шкоди садовим і городнім культурам, можуть імітувати поламани гілки і черешки, забарвлення їх схоже з кольором листя або кори.

⁵⁰ При перенаселенні чи інших несприятливих обставинах попелиці можуть відкладати яйця, з яких розвиваються крилаті самці і самки, що розселяються на нові місця.

⁵¹ Здатність організму пристосовуватися до будь-яких змін середовища.

⁵² Основною їжею для більшості видів є дрібні комахи, яких вони дістають з квіток.

⁵³ Основою живлення осоїда (хижий птах) є майже виключно різні види ос і частково джмелі (дорослі комахи й личинки).

Hutchinson (1957), про яке йтиметься далі. Екологічний оптимум не є абсолютним показником і змінюється протягом періоду розвитку організму.

Межі поширення організмів залежать від біотичних та абіотичних факторів навколишнього середовища. Організми краще пристосовані до умов середовища в певному «оптимальному» діапазоні варіації факторів, тоді як «витримувати» екологічні умови, що перевищують поріг їх «критичних меж толерантності» вони можуть лише протягом порівняно короткого періоду часу.

“Ширина” оптимального середовища та діапазон між “критичними межами” звісно варіюють залежно від фізіологічної адаптації організмів.

Разом з тим в природі на фоні таких сприятливих умов часто мають місце екстремальні ситуації, або так звані “вузькі місця”, що можуть викликати навіть загибель організму, наприклад, заморозки.

Обмежувальні (лімітувальні) фактори – це такі фактори, які в даному місці повністю відсутні або дуже відхиляються від властивого організмам оптимуму. Це може бути як *недостача*, або *мінімум*, так і *надлишок* або *максимум* фактора.

Концепція обмежувальних факторів базується на положеннях закону мінімуму німецького вченого Ю. Лібіха (Justus Liebig), згідно якого якщо хоч один з екологічних факторів, які впливають на організм, наближається до мінімальної величини, то, незважаючи на оптимальне значення інших факторів, організму загрожує загибель.

На рис. 5 показано “бочку Ю. Лібіха”, для ілюстрації дії закону мінімуму. Коли вода витікає з бочки, вона завжди буде знаходити найнижчу *клепку* (окрема дощечка, з яких виготовляють бочки), Це показує, що немає значення, наскільки високі інші клепки (фактори), адже досить одного фактора, який має мінімальні значення, щоб вода витікала бочки.

Ріст рослин будуть обмежувати поживні речовини, які є у найменших кількостях, незалежно від того, як багато поживних речовин знаходяться у оптимальних величинах.

Отже, фактор є обмежувальним, якщо зміна фактора призводить до збільшення зростання, чисельності або розподілу організму, коли інших факторів, необхідних для життя організму, немає.



Обмежувальними факторами можуть бути як фізичні, так і біологічні.

Діапазон же між мінімумом та максимумом фактора є *межею толерантності*.

Поняття було введено В. Шелфордом (V. Shelford) в 1913 р., який і сформулював *закон толерантності*: фактором, що лімітує процвітання організму може бути як *min.* так і *max.* значення фактора, діапазон між якими є *межею толерантності* даного виду до даного фактора.

Разом з тим сьогодні на перше місце виходить не природний стан середовища, а ті негативні зміни, які викликані діяльністю людини, зокрема і через низько ефективні, високовитратні та високовідходні технології.

J. Liebig (1803–1873)

Променева енергія (сонячна радіація) – це основне джерело тепла та життя на планеті. Властивості променевої енергії визначаються довжиною хвилі (табл. 1).

Кількість та інтенсивність сонячного випромінювання, яке отримує конкретний біотоп або водойма, залежить від широти місцевості, сезону, часу доби, хмарності та висоти над рівнем моря.

Не вся сонячна радіація, що випромінюється Сонцем, досягає поверхні Землі, частина її поглинається, а частина відбивається або розсіюється в атмосфері. На території України річне значення сумарної радіації становить 96 ккал/см² на півночі та 126 ккал/см² в Криму.



Рис. 5. Ілюстрація дії закону мінімуму Ю. Лібіха (Бочка Лібіха)⁵⁴

У складі світла, що досягає поверхні Землі, *інфрачервоне випромінювання* становить 49,4 %, *видиме світло* – 42,3 %, а частка *ультрафіолетового випромінювання* становить трохи більше 8 % від загальної сонячної радіації.

3.4. Променева енергія (сонячна радіація) та світло як екологічний фактор

Кожна з цих частин спектру по-різному впливає на навколишнє середовище та організми.

Ультрафіолетові промені справляють *хімічну*, а інфрачервоні – *теплову* дію на живі організми. Інфрачервону частину спектра людина сприймає лише як *тепло*. Ультрафіолетову частину – наші органи взагалі не сприймають. Але деякі тварини (безхребетні та комахи) навпаки сприймають інфрачервоне та ультрафіолетове випромінювання як *видиме*.

Таблиця 1

Довжина хвиль і енергія потоку в окремих ділянках спектра сонячної радіації (по П. Н. Тверському)

Ділянка спектра	Інтервал довжин хвиль, мкм	Енергія потоку Вт/м² (eВ)	%	Примітка
УФ область	0,10–0,39	97,7	8	
С	0,10–0,28	5,6 (4,30–12,4)	0,4	Не проникають до земної поверхні, повністю поглинаються шаром озону
В	0,29–0,32	17,4 (3,94–4,43)	1,2	Здебільшого поглинаються шаром озону
А	0,32–0,39	74,7 (3,10–3,94)	5,4	Досягають земної поверхні
Видима область	0,40–0,75	635,2	42	
А	0,40–0,52	364,3	18	Фіолетові, сині, блакитні промені
В	0,52–0,62	209,4	15	Зелені, жовті, оранжеві промені
С	0,62–0,75	181,5	13	Червоні промені

⁵⁴<https://exhibitfarm.com/portfolio/law-minimum-illustration/>

Інфрачервона область	0,76–24,00	649,1	49	
A	0,75–1,40	446,7	32	Ближня інфрачервона область
B	1,40–3,00	174,5	13	
C	3,00–24,00	27,9	2	
У цілому	0,20–24,00	1382,0	100	

Ультрафіолетове випромінювання можна розділити на три діапазони довжин хвиль: УФ-А, УФ-В і УФ-С. Чим коротша довжина хвилі, тим більшу шкоду вона здатна завдати. Так, діапазон УФ-С випромінювання (довжини хвиль від 100 до 280 нм) складає лише 0,5 % від усього сонячного випромінювання, але є найбільш шкідливим для живого. На щастя, більша частина цього випромінювання поглинається стратосферними газами (озоном), і до поверхні Землі його надходить дуже мало.

УФ-В (280–320 нм) лише частково поглинається в стратосфері, і досягаючи земної поверхні може спричиняти, наприклад, рак шкіри у людей та негативно впливати на процеси фотосинтезу у рослин. У воді УФ-В може проникати до глибини до ≈ 20 м.

УФ-А (320–400 нм) не поглинається озоном в атмосфері, але затримується хмарами, може викликати сонячні опіки у людини та сповільнювати (на понад 70 %) фотосинтез у рослин.

Інфрачервоне випромінювання легко поглинається молекулами води та вуглекислого газу, перетворюється в теплову енергію і нагріває поверхню Землі. Близько 90 % інфрачервоного випромінювання поглинається поверхневим шаром води, і лише ≈ 1 % може досягти глибини ≈ 2 м.

Сонце випромінює світло практично в кожній частині електромагнітного спектра, щоправда в одних частинах його більше, у інших – менше.

Як зазначалось вище, сонячне світло, яке ми бачимо – видиме світло потрапляє у порівняно вузький діапазон спектра, ≈ 400 –750 нм. Сонце також випромінює світло в діапазоні більшої довжини хвиль (інфрачервоне випромінювання) та в діапазоні короткої довжини (ультрафіолетове випромінювання). Кольори спектра «ч», «о», «ж», «з», «г», «с», «ф», змішуючись, дають видиме світло.

Як відомо хлорофіл зелених рослин здатний зв'язувати енергію в діапазоні довжини хвиль від 380 до 710 нм (400–700 нм). Це діапазон так званої *фотосинтетично-активної* радіації (ФАР). ФАР становить ≈ 50 % всієї променевої енергії Сонця, яка надходить на Землю.

Максимальне значення ефективності використання сонячної енергії у рослин таке:

- морські мікроскопічні водорості – 3–4,5 % ФАР;
- тропічний ліс – 1–3 % ФАР;
- ліс помірної зони – 0,6–1,2 % ФАР;
- посіви сільськогосподарських культур помірної зони – 0,6 % ФАР.

Листям більшості зелених рослин найбільше поглинаються промені у *блакитній* (80–95 %, 400–500 нм) та *червоній* (80–90 %, 600–700 нм) частинах спектра, тоді як у зеленій частині частка поглинання становить 60–80 % (500–600 нм). Оскільки частина променів у зеленій частині спектра не поглинається листками а відбивається від них, рослини мають саме зелений колір.

Поглинання в інфрачервоному діапазоні становить близько 5 % при 800–1 200 нм і збільшується приблизно до 100 % у діапазоні від 3 000 нм і більше.

Тому, як бачимо, рослини фактично використовують майже 85 % спектра в тій чи іншій формі, але при цьому більшу частину енергії вони звичайно отримують від *червоного* та *синього* кольорів.

Якщо прийняти загальну енергію, яку отримує зелений листок, за 100 %, лише ≈ 5 % цієї енергії буде залучено у процес фотосинтезу, а отже вона перетвориться у вуглеводи, які згодом будуть використані для створення органічної речовини, тобто біомаси. Частина енергії буде відбиватись від листової поверхні, а частина – витрачатись на процеси

метаболізму.

Колір води визначається її здатністю пропускати і відбивати кольори сонячного спектра. Вода краще поглинає червоні кольори спектра, а блакитні проникають на більшу глибину, до того, як поглинутися, що надає воді блакитний відтінок.

Дія даного фактора включає такі параметри.

Фотоперіодизм, який був відкритий у 1920 році американськими вченими В. Гарнером (W. Garner) та Н. Алардом (H. Allard) під час дослідів з селекції тютюну.

Фотоперіодизм – це фізіологічна реакція організмів на тривалість ночі або темний період доби. Фотоперіодизм зустрічається як у рослин, так і тварин.

Фотоперіодизм також можна визначити як реакцію рослин на відносну довжину світлового та темного періодів. Деякі рослини повинні освітлюватись сонячним світлом протягом певного періоду часу, для того щоб настала фаза цвітіння, а потім і плодоношення.

Саме фотоперіодизм є причиною сезонного цвітіння квітів. Більшість покритонасінних або квіткових рослин використовують фотоперіодизм для визначення часу цвітіння.

Фотоперіодизм – це також зміна світлового та темного періоду доби. У рослин – це рослини *довгого* та *короткого* світлового дня, а також сигнал про необхідність підготовки до зими, незалежно від стану погоди.

За відповідністю до реакції рослин на довжину світлового періоду доби розрізняють такі групи рослин:

а) рослини *короткого* світлового дня – формування репродуктивних органів у яких відбувається при тривалості світлового дня понад 12 годин. Це переважно культури південних широт: рис, просо, кукурудза, коноплі, капуста, хризантема та інші;

б) рослини *довгого* світлового дня – формування репродуктивних органів яких відбувається при тривалості світлового дня 12–14 годин. Це переважно культури північного походження: овес, яра пшениця, ячмінь, озиме жито, льон, морква, картопля, цибуля тощо.

в) нейтральні – не мають визначеної тривалості світлового дня: виноград, кульбаба, бузок тощо.

Дослідження показують, що темрява важливіша для рослин короткого дня, ніж для рослин довгого світлового дня. Рослини довгого дня частіше цвітуть, навіть якщо світловий період доби переривається темрявою на певний проміжок часу, ніж рослини короткого дня, якщо їхній період у темряві переривається раптовим яскравим світлом.

Натомість у нейтральних до тривалості світлового дня рослин ні світло ані темрява не впливають на їх цвітіння.

Разом з тим чіткої відмінності тут не існує, а отже, даний поділ є дещо умовним.

Що стосується тварин, багато з них, особливо ті, що живуть у вищих широтах, використовують фотоперіодизм для пристосування до сезонних змін, хоча у них дане явище не проявляється настільки чітко як у рослин.

Основними проявами явища фотоперіодизму у тварин є такі:

- денні (наприклад, білки і співочі птахи) та нічні (наприклад, сови та кажани) тварини за активністю;
- активізація діяльності гонад (статевих залоз), а отже і статевої активності із збільшенням тривалості світлового періоду доби;
- у хутряних звірів це є сигналом до розвитку більш пухкого та густого волосяного покриву;
- у птахів – це сигнал до міграції та спів протягом довгих світлових днів;
- у комах – це фактор сезонної активності: вихід з діапаузи або періоду фізіологічного спокою.

Фотоперіодизм рослин та тварин – це спадково закріплена ознака, що передається *генетично*. Хоча прояв фотоперіодичних реакцій і залежить від певного поєднання інших факторів середовища і, зокрема, температури.

Тому в природі може мати місце природне розселення видів у широти, які їм не властиві, а багато наших листопадних дерев (береза повисла або бородавчата), як свідчать спостереження, при довгому світловому дні стають вічнозеленими.

Інтенсивність освітлення пов'язана з потоками сонячної енергії. Сонячна постійна на верхній межі атмосфери становить 1,98 кал/см²/хв. (або 1382 Вт/м²).

На підстильну поверхню Землі надить менше сонячної енергії. Наприклад, під покривом лісу інтенсивність освітлення в 20–25 разів менша ніж на відкритій ділянці. Інтенсивність освітлення переважно справляє вплив на інтенсивність фотосинтезу. Хоча, як свідчать дослідження, інтенсивність фотосинтезу лише частково залежить від освітлення. У зв'язку з цим розрізняють C₃ та C₄ групи рослин (рис. 6).

Більшість видів рослин на Землі використовує C₃ фотосинтез, в якому вуглекислий газ потрапляє в рослину через її пори безпосередньо з повітря. У листку (хлоропластах) відбувається фіксація CO₂ з утворенням 2-х молекул 3-х вуглецевої к-ти (3-фосфогліцерина кислота⁵⁵, C₃H₇O₇P).

Хоча фотосинтез C₃ вважається найдавнішим, а також є найбільш розповсюдженим (рослини C₃ можна знайти в найтепліших пустелях і найхолодніших арктичних місцях проживання), все ж даний тип фотосинтезу найбільш характерний для рослин помірною та прохолодного клімату.

Оптимальна температура для цього типу фотосинтезу становить 17-23° С, при підвищенні якої ефективність процесу сповільнюється. Тому такі види рослин більш продуктивні навесні і восени через більш низькі температури і вищу вологість ґрунту. Протягом літа, продуктивність знижується і при високих температурах і малою кількістю опадів настає періоду спокою. C₃ фотосинтез спостерігається у ≈ 95 % наземних рослин, серед яких однорічні (пшениця, жито, овес, горошок, квасоля) культури, багаторічні (гречиця збірна, костриця, пажитниця багаторічна, конюшина, люцерна) трави та дерева (дуб, бук, береза, сосна).

Більш ефективним вважається C₄ фотосинтез⁵⁶, при якому рослини використовують менше води для утворення сухої речовини. C₄ рослини – це рослини теплого клімату, тропічні, у яких CO₂ спочатку перетворюється у 4-вуглецеву к-ту (C₄H₄O₅)⁵⁷, після чого фотосинтез продовжується так же, як у C₃-рослин.

Оптимальна температура для протікання C₄ фотосинтезу 32–35 ° С. Фотосинтез C₄ найбільш поширений серед трав, у яких близько 50 % видів є C₄-рослинами. Такі види домінують серед тропічних та субтропічних луків та саван і мають найвищу продуктивність в умовах освітленого та теплого клімату з літніми опадами. До однорічних C₄-рослин належать такі культури як кукурудза, суданська трава, просо, а багаторічних – індійська трава.

Вплив світла на продуктивність рослин добре досліджено. Зокрема при низькій освітленості (менше 25 % освітленості в ясний сонячний день) інтенсивність фотосинтезу прямо пропорційна інтенсивності світла.

Як згадувалося раніше, сонячне світло, що надходить на поверхню Землі, складається з хвиль різної довжини, і не всі області спектра використовуються в процесі фотосинтезу. Пігментів рослин, що поглинають світло і використовують його енергію, є декілька, серед яких *хлорофіли* (зелені) та *каротиноїди* (жовті).

Хлорофіл поглинає червоний та фіолетовий спектр сонячного світла, а відбиває відповідно зелений, який ми і сприймаємо нашими органами зору як забарвлення листя.

Каротиноїди – навпаки, поглинають сині і зелені області спектра, а відбивають частини спектра з довжиною жовтого і оранжевого (наприклад, морква).

В цілому ж спектр поглинання листям приблизно відповідає сумі спектрів поглинання фотосинтетичних пігментів. Разом з тим, значна кількість світла в оранжевій області поглинається, очевидно, органічними сполуками, які не беруть участі у фотосинтезі. Крім того листя різних видів рослин мають різні спектри поглинання. Саме тому світло, що проникає через крону дерев, наприклад, в лісі відносно багате в зеленій і інфрачервоній

⁵⁵Звідси і походить назва C₃ рослини.

⁵⁶Який з'явився в процесі еволюції набагато пізніше від C₃ фотосинтезу.

⁵⁷Звідси назва – C₄-рослини.

частині і бідне в червоно-оранжевій і голубій областях спектра. Крім того, багато досліджень свідчать про те, що рослини ефективніше використовують розсіяне світло, ніж пряме, в основному за рахунок більш рівномірного його розподілу в насадженнях.

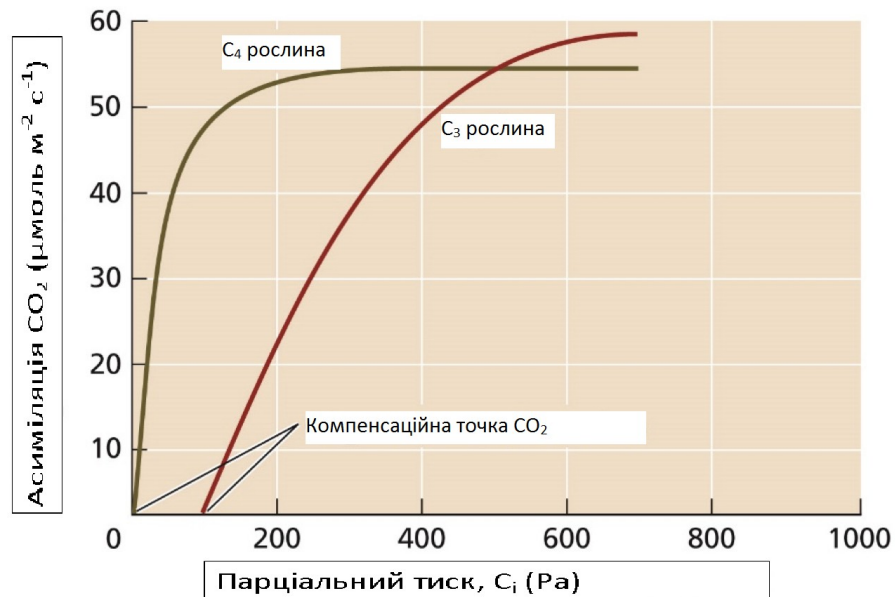


Рис. 6. Типові залежності інтенсивності фотосинтезу C_3 та C_4 рослин від парціального тиску CO_2
(Plant Physiology, Third edition, Fig. 9.20 (Part 1), 2020 Sinauer Associates, Inc.)

Як зазначалось вище, вода на перший погляд здається безколірною, все-таки вона поглинає частину світла в червоній частині і розсіює голубу частину спектра. Саме тому, в нижній межі *евфотичної* зони (освітлена верхня частина води, на відміну від *афотичної*) переважає зелене світло.

Фотосинтетичні пігменти як наземних, так і мілководних рослин, як правило, слабо поглинають в зеленій частині спектра. Разом з тим, окремі морські водорості, що містять червоний пігмент *еритрин* (саме тому вони і називаються червоними) досить сильно поглинають зелену частину спектра на значній глибині, де не можуть жити, наприклад, зелені водорості.

За відношенням до світла розрізняють такі організми:

світлолюбні або *геліофіти* – це рослини перших верхніх ярусів та відкритих місць існування: пустель, тундри, високогір'я (мати-й-мачуха).

Зазвичай у такі рослини мають товсті стебла, короткі міжвузля, багато гілок, добре розвинене коріння, потовщене листя, яке розташоване під великим кутом до світла;

тіньлюбні або *сциофіти* – це рослини затінених місць, печер, скель та інше (кислиця, майник дволистий, тощо). У них порівняно мало гілок, довгі стебла, фотосинтетичні клітини та механічна тканина слабо розвинені, вміст хлорофілу порівняно високий – 4-6 мг/1 г;

тіньовитривалі рослини – краще ростуть при деякому затіненні, хоча можуть рости і при повному освітленні: більшість видів лісової зони і кімнатні рослини переважно тропічного походження.

Разом з тим, рослини в процесі еволюції пристосувались до різної інтенсивності освітлення. Так, інтенсивність фотосинтезу при слабкому освітленні у тіневиносливих рослин (такі дерева як липа, граб, ялина та інші, з рослин – підмаренник та інші) є такою ж, або навіть і вищою, ніж у тих, що ростуть на досить добре освітлених ділянках. Таким тіневитривалим рослинам притаманна більш висока ефективність використання світла, зокрема через те, що крона їх є більш густою, листя темно-зеленого забарвлення з вищим вмістом хлорофілу, листові пластинки їх широкі, розміщені горизонтально, перпендикулярно до променів світла, кутикули листків тонкі з малою кількістю продихів і інші пристосування.

3.5. Температура як екологічний фактор

Температура є одним з найбільш поширених і найважливіших фізичних факторів у довкіллі, який впливає на швидкість випадкових рухів атомів і молекул: чим вища температура, тим швидший рух.

Від температури також залежать такі властивості, як в'язкість або текучість, а також зміни стану від твердого до рідкого та газоподібного.

З підвищенням температури зростає швидкість дифузії, температура впливає на швидкість перебігу хімічних реакцій, оскільки для того, щоб взаємодіяти атоми або молекули повинні зіткнутися або наблизитися один до одного. Тому перебіг всіх процесів життєдіяльності живих організмів, які мають фізико-хімічну природу, значною мірою залежить саме від температури: більш високі температури, як правило, прискорюють ці процеси.

Водночас, при зміні температури швидкості протікання різних процесів повинні бути збалансованими та скоординованими: організм повинен або компенсувати зміни швидкості, спричинені зміною температури (*аклімація* або *акліматизація*), або він повинен спробувати запобігти або мінімізувати зміни температури свого тіла (*терморегуляція*).

Особливістю дії температури на живі організми є те, що вона справляє як чіткий вплив на сам організм, так і посередній, тобто через середовище.

Температура легко контролюється та вимірюється. Тому дуже часто саме температура є вирішальною в поширенні тварин.

Температурні відмінності біотопів зумовлюються (рис. 7):

- широтою місцевості; висотою над рівнем моря (0,6-1 °C на 100 м);
- континентальністю клімату;
- сезоном року;
- змінами протягом доби (день та ніч);
- мікрокліматом (в долині вночі значно холодніше);
- глибиною (на глибині кількох метрів повністю зникають річні коливання температури).

У свою чергу організми також здатні змінювати температуру середовища, в якому вони мешкають. Так при зниженні температури у вулику до +13 °C бджоли так інтенсивно вібрують крилами, що вона може зрости до 20–30 °C.

Організм людини навіть при перебуванні в стані спокою також виділяє тепло за рахунок теплового випромінювання з поверхні тіла та випаровування води з поверхні легень та шкіри.

Верхня межа температур для біологічних об'єктів така:

- 20–30 °C – це зона комфорту для більшості видів;
- понад 35 °C – це межа для ряду гідробіонтів;
- 50 °C – витримують лише термофіли: деякі риби, безхребетні (черви, комахи та інші),
- 70–90 °C – окремі види бактерій в гарячих джерелах та окремі водорості;
- 120–140 °C – це межа, яку здатні витримувати лише спори бактерій.

Летальний наслідок при високих температурах настає насамперед внаслідок інактивації ферментів, порушення обмінної рівноваги або від зневоднення.



Рис. 7. Річний рух Землі

Нижня межа температур:

- $+5-0\text{ }^{\circ}\text{C}$ – витримують більшість нижчих термофобних тварин, що живуть в глибинах океану: бактерії водорості, окремі хребетні та безхребетні;
- $-3,3\text{ }^{\circ}\text{C}$ – морські холодостійкі та холодолубні види;
- $-25-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ – деякі види комах;
- $-70\text{ }^{\circ}\text{C}$ – деякі мохи та лишайники;
- $-190\text{ }^{\circ}\text{C}$ – окремі спори, насіння, сперматозоїди, окремі живі клітини.

Загибель організмів від низьких температур має місце насамперед внаслідок утворення кристаликів льоду, зокрема всередині клітини.

Механізм дії температури в зоні активної життєдіяльності описує правило Вант-Гоффа-Арреніуса: швидкість обміну речовин зростає або знижується в 2–3 рази при зміні температури на кожні $10\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Так, у жужелиці (мешкає в лісі) розвиток від яйця до дорослої особини триває 82 дні при температурі $15\text{ }^{\circ}\text{C}$, та 46 днів при температурі $25\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Температура є необхідною умовою для протікання процесів фотосинтезу.

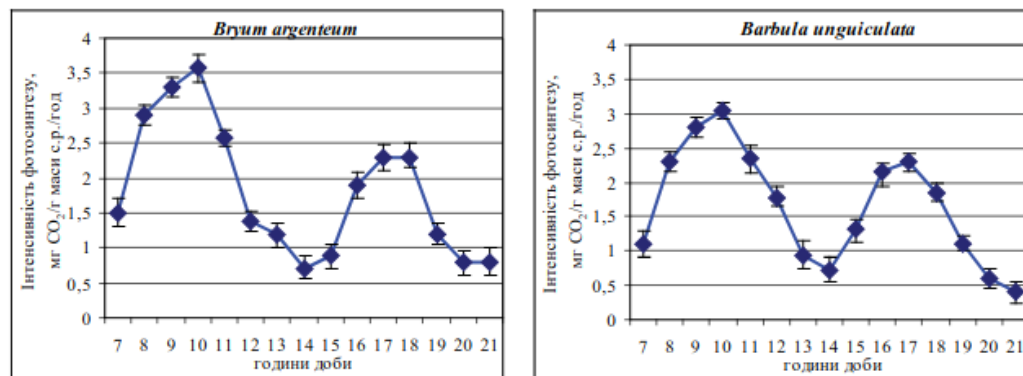


Рис. 8. Добова крива інтенсивності фотосинтезу в пагонах мохів *Bryum argenteum* та *Barbula unguiculata* (Н. Кияк, 2013)⁵⁸

У природних екосистемах температура тісно корелює з інтенсивністю освітлення. Але в лабораторних умовах встановлено, що при помірному освітленні інтенсивність

⁵⁸Н. Кияк. 2013. Фотосинтетична активність мохів на деастрованих територіях видобутку сірки. Вісник Львівського університету. Серія Біологічна, Вип. 62. с. 170–179.

фотосинтезу зростає в 2-5 разів при підвищенні температури на кожні 10 °С. В той же час температура мало впливає на інтенсивність фотосинтезу при слабкому освітленні, коли світло є лімітуючим (обмежувальним) фактором.

Оптимальною для фотосинтезу вважається температура в порівняно вузькому діапазоні. Так, в міру нагрівання поверхні листя від сонячної енергії інтенсивність фотосинтезу знижується, тому максимальна ефективність фотосинтезу буде спостерігатись приблизно о 9⁰⁰ годині – це так званий “перший пік”, та о 17⁰⁰ годині – це “другий пік” активності фотосинтезу (рис. 8). Найбільш оптимальною ж для фотосинтезу вважається температура близько 16 °С для більшості видів помірною поясу, та приблизно 25–30 °С – для тропіків.

Відповідно до температурних умов тварини можна об'єднати таким чином:

пойкілотермні (гр. “poikilos” – «що коливається») – нижчі або холоднокровні: це більшість тварин, які не здатні регулювати (підтримувати) температуру тіла на стабільному рівні через відсутність у них механізму терморегуляції. Температура тіла у таких тварин коливається в залежності від температури навколишнього середовища. Пойкілотермними є, наприклад, рептилії, земноводні, риби та безхребетні. Вони можуть контролювати температуру свого тіла лише своєю поведінкою – рухаючись у тінь і виходячи з неї, або орієнтуючись на поглинання більш або менш сонячного світла. Наприклад, саламандри гріються вранці, щоб досягти “робочої температури”, тоді як багато літаючих комах зігріваються за допомогою швидких скорочень м'язів крил;

гомойотермні (“теплокровні”) – це птахи та ссавці – єдині організми, що здатні підтримувати постійну внутрішню температуру тіла незалежно від зовнішніх температур.

Гомойотермні організми зазвичай мають набагато складнішу систему кровообігу та дихання, ніж пойкілотермні, зокрема через вищу швидкість метаболізму. Тіло цих видів включає ті ділянки тулуба і голови, що містять усі життєво важливі внутрішні органи (кишківник, центральна нервова система, мозок), які також виробляють тепло, коли організм перебуває в стані спокою. Внутрішня температура тіла м'ясоїдних тварин, коней та людей зазвичай є більш-менш постійною, і коливається на 1-2 °С протягом дня залежно від активності, тоді як температура поверхні, включаючи шкіру та кінцівки, коливається у ширшому діапазоні і істотно залежить від температури навколишнього середовища. Так, при короткочасному нагріванні тіла (наприклад у фінській сауні при температурі повітря 80–100 °С) температура шкіри кінцівок, що в нормі становить близько 30 °С, може підвищуватися до 45–48 °С, а при охолодженні – знижуватися до 5-10 °С.

У нормі температура тіла людини становить ≈ 37 °С, їжаки мають середню температуру 35 °С, а ластівки – 44 °С. Підвищення температури тіла більш ніж на 6 °С загрожує життю більшості гомойотермних організмів і, як правило, призводить до смерті від гіпертермії. Навпаки, критичний стан або навіть загибель від переохолодження настає, коли температура тіла (крові), наприклад, людини знижується нижче 27 °С;

гетеротермні – мають різний ступінь стійкості та здатності до регулювання температури тіла. Гетеротермні тварин можуть бути як пойкілотермними, так і гомойотермними. Так, у багатьох видів кажанів температура тіла та швидкість метаболізму підвищуються лише під час активності.

У стані спокою ці тварини різко знижують свій метаболізм, що призводить до зниження температури тіла до температури навколишнього середовища, тобто вони є гомойотермними, коли вони активні, і пойкілотермними, коли вони у стані спокою.

Відносно меж коливання температури тварини розрізняють:

евритермні види: можуть переносити значні зміни температури середовища, оскільки вони є менш чутливими до температури. Прикладами евритермних тварин є тигр, людина, кішка, собака тощо;

стенотермні види: можуть існувати лише при певних обмежених значеннях коливань температури. Температура, при якій можуть виживати стенотермні тварин варіює залежно від виду до виду, а самі вони можуть бути теплолюбними та кріофільними тваринами. Теплолюбні тварини можуть жити лише за більш високих температур. Приклади теплолюбних тварин включають плазунів, види комах тощо. Сюди належать,

наприклад, теплолюбні стенотермні види організмів, що живуть гарячих джерелах при температурі до 85 °С. Личинки деяких мух живуть при температурі 55 °С.

Разом з тим для більшості видів тварин підвищення температури навколишнього середовища понад 40 °С є смертельним, оскільки при такій температурі відбувається денатурація білків. Кріофільні тварини можуть жити лише за низьких температур: тюлень, лосось, ракоподібні тощо.

За іншою класифікацією серед тварини розрізняють:

ендотермні види: такі що регулюють температуру власного тіла за рахунок продукування тепла з середини, а саме тепла від розпаду енергетично багатих речовин, таких як жири, та швидких скорочень м'язів, відомих як тремтіння.

Тепло, що при цьому виділяється розподіляється по організму через систему кровообігу. Як згадувалось раніше, сюди належать переважно птахи та ссавці;

ектотермні види: це ті що регулюють температуру власного тіла за рахунок тепла зовнішніх джерел, тобто середовища – сюди відносять представників тварин, рослин, грибів та простіших. Ектотермні види не відносяться до “холоднокровних”, оскільки вони можуть регулювати свою температуру через поведінкові реакції, пов'язані з відповідною орієнтацією тварини по відношенню до зовнішнього джерела тепла. Тому, хоча у багатьох з них температура тіла знижується в періоди спокою, вона зазвичай все ж підтримується в межах характерних для “теплокровних” або ссавців, в періоди активності.

У той же час деякі птахи та ссавці при досить низьких температурах навіть призупиняють ендотермічну регуляцію температури тіла. Тому і ця класифікація знову ж таки є дещо умовною. Той факт, що в природі існують як ендотермні, так і ектотермні організми, означає, що обидві системи мають свої переваги та недоліки. Вважається, що за кількістю видів та загальною біомасою ектотермні організми значно переважають ендотермні що, очевидно, свідчить про переваги, що мають ектотермні види.

Справляє вплив на дію температури, як уже згадувалося, явище *констеляції* або поєднання дії факторів. У різних випадках одні фактори можуть підсилювати дію температури (констеляція факторів), або послаблювати (лімітуюча дія факторів).

Для нормального розвитку багато видів вимагають не лише оптимальної температури, а також її коливання в певних межах залежно від фаз росту та розвитку (табл. 2).

Таблиця 2

Критичні температури для розвитку рослини рису на різних стадіях росту та розвитку (S. Yoshida, 1978)⁵⁹

Фази росту та розвитку	Критична температура, °С		
	Низька	Висока	Оптимальна
Проростання	16–19	45	18–40
Сходи	12	35	25–30
Укорінення	16	35	25–28
Ріст листків	7	12	45–31
Вихід в трубку	9–16	33	25–31
Викидання волоті, цвітіння	15–20	30	-
Стиглість	12–18	> 30	20–29

⁵⁹S. Yoshida, “Tropical climate and its influence on rice,” IRRIResearch Paper Series 20, IRRI, Los Baños, Philippines, 1978.

Наприклад, томати краще ростуть при температурі вдень 26 °С, а вночі 17-19 °С; льон-довгунець (насіння) починає проростати при температурі ґрунту 3-5 °С, дружні сходи з'являються, коли ґрунт прогріється до 7-9 °С, а у період вегетації краще росте при температурі 15-18 °С без різких її коливань вдень і вночі – за жаркої погоди (понад 22 °С) ріст стебел у висоту гальмується і погіршується якість волокна; птахи час від часу піднімаються над яйцями або навіть залишають гніздо на певний час, у пінгвіна верхня частина яйця має температуру близько 38 °С, а нижня - 5–8 °С.

Ефективними в регуляції температури є *етологічні* реакції або реакції поведінки. Наприклад, взимку від холоду особливо терплять дрібні тварини, зокрема птахи, для яких підтримувати температурний гомеостаз особливо складно через велику відносну поверхню тіла, а відповідно значних втратах тепла при високій інтенсивності обміну речовин та потребі в їжі.

У відповідності з *правилом Бергмана: чим крупніші тварини, тим менше відношення поверхні тіла до об'єму і тим менші втрати тепла через тепловіддачу*, завдяки чому знижується небезпека переохолодження.

Лисиці, олені та інші тварини, що мешкають в областях з холодним кліматом часто є крупними за розмірами. У ендотермних тварин, що мешкають в холодному кліматі, виступаючі частини тіла (вуха, кінцівки, хвіст) переважно коротші та менші за розмірами ніж у тварин, подібних за іншими ознаками, але тих, що мешкають в умовах теплового клімату (*правило Аллена, яке є окремим випадком правила Бергмана*).

Саме тому дрібні птахи взимку весь світловий день тратять на пошуки їжі і скорочення витрат тепла – збираються групами, настовбурчуються та інше. Окремі ссавці здатні змінювати ступінь теплоізоляції тіла. Так, наприклад, теплоізоляційна здатність зимового хутра чорного ведмедя на 92 % вища, ніж літнього.

Температура визначає види організмів, які живуть в річках та озерах. Рибам, комахам, зоопланктону, фітопланктону та іншим водним організмами притаманний свій діапазон температури водного середовища, за межами якого кількість особин виду або зменшується або вони взагалі зникають.

Температура також впливає на хімічні процеси у воді. Вода, особливо підземні води, з більш високими температурами може розчиняти більше мінералів з материнської породи. Тепліша вода містить менше розчиненого кисню, ніж прохолодна, і може обмежувати виживання та існування різних видів водних організмів. Окремі сполуки також є більш токсичними для водних організмів при вищих температурах.

У багатьох озерах відбувається переміщення (перемішування) шарів води протягом року. Влітку верхні, багаті на розчинений кисень шари води озера добре прогріваються і стають теплішими за нижні, збіднені на кисень але збагачені вуглекислим газом та елементами мінерального живлення.

Оскільки тепла вода має меншу густину, ніж холодна, вона залишається на поверхні озера. Але восени та взимку поверхневі шари води охолоджуються, стають щільнішими за глибші води з більш постійною цілорічною температурою (яка виявляється теплішою за поверхневу), і вода в озері “обертається”, тобто холодніша поверхнева вода опускається на дно озера, витісняючи нижні (тепліші) шари води на поверхню.

Перемішування води в озерах протягом сезону залежить від місцевості: у теплому кліматі поверхня води охолоджується недостатньо і перемішування не відбувається, тоді як в кліматі з холодною зимою температурна стратифікація спостерігається і шари води перемішуються. В травні поверхня починає нагріватися (набуває зеленого кольору), і продовжує прогріватися протягом літа, а в жовтні, коли температура вночі починає постійно знижуватися, поверхнева вода охолоджується, стає трохи холоднішою і щільнішою, ніж вода на дні озера, тому опускається вниз. Після жовтня температурні відмінності води по вертикалі зникають, що триває до тих пір, доки лід не розтане і Сонце знову зігріє верхні шари води.

3.6. Сніговий покрив як екологічний фактор

Існування організмів в умовах снігового покриву вивчає екологічне *зимознавство*. У глобальному масштабі сніг відіграє важливу роль у процесах, що визначають клімат Землі. Загальний вплив снігового покриву на тепловий режим Землі залежить від тривалості снігового покриву, його щільності, товщини, а також від взаємодії снігового покриву з мікрометеорологічними умовами, місцевим мікрорельєфом, рослинністю та географічним розташуванням.

Внаслідок великого альбедо сніговий покрив впливає на тепловий режим і радіаційний баланс Землі. Сніг довгий час зберігається, утворює суцільний покрив, що докорінним чином змінює середовище існування рослин і особливо тварин.

Сніг, або *нівальний* фактор (лат. "nivalis" – «сніг»), особливо важливий там, де він створює глибокий пухкий шар та довго лежить.

Однією з найважливіших особливостей снігового покриву є його ізоляційна здатність, що визначає температуру ґрунту та рослин взимку.

Теплоізоляційна здатність снігу залежить від його щільності, тобто кількості повітря, яке він містить. Сніговий покрив утворюється різними за формою та розмірами сніжинками, що поступово перекристалізуються, нижній горизонт стає щільним, при цьому в ньому зменшується вміст повітря, що і призводить до зниження теплоізоляції. Тому тонкий та щільний сніговий покрив має меншу ізоляційну здатність, тоді як рихлий сніг досить добре насичений повітрям, а отже слабо проводить тепло і добре захищає рослин і тварин від низьких температур.

Так, миші та землерийки ховаються під снігом, ведмеді ховаються безпосередньо в сніг, дикі птахи, зайці, вовки, лосі, козулі і олені відпочивають на снігу.

Теплопровідність такого снігу становить лише 0,0003, в порівнянні з, наприклад, піщаним ґрунтом – 0,0043, та каменю – 0,0097 (калорій, що проходять через 1 см³ за 1 сек. при градієнті 1 °С.) Тому температура поверхні снігу значно вища і рівніша, ніж температура повітря на поверхні (рис. 9).

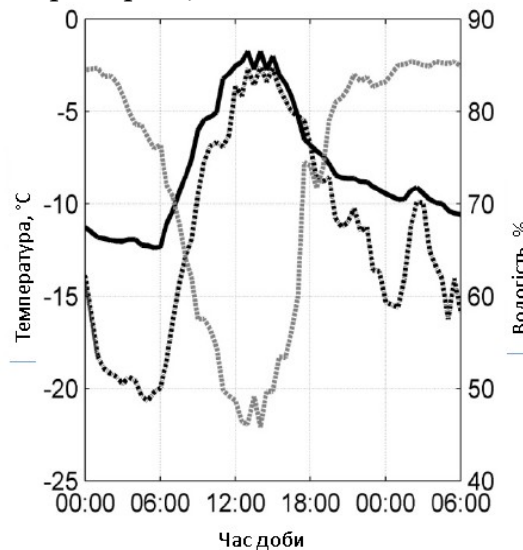


Рис. 9. Графік температури поверхні снігу (суцільна лінія), температури повітря (чорна пунктирна лінія) та відносної вологості (%), сіра пунктирна лінія) за 6 квітня 2008 р. (E. Adams, 2008)⁶⁰

У той же час надмірний сніговий покрив може викликати випрівання, наприклад, озимих зернових культур.

⁶⁰D. McCabe, et al., 2008. Near-surface faceting on south aspects in southwest Montana. International Snow Science Workshop, Whistler 2008, P.147-154.

3.7. Вода як екологічний фактор

Вода необхідна для всіх живих організмів, адже у їх складі щонайменше 70 % води. Деякі організми, наприклад, риби, можуть дихати лише водою, тобто поглинати з неї кисень, інші організми потребують води, щоб розщеплювати молекули їжі або виробляти енергію в процесі дихання. Вода також допомагає багатьом організмам регулювати обмін речовин і розчиняє сполуки, що надходять в організм або виходять з нього.

Вода є єдиною речовиною, яка присутня на Землі та в атмосфері в трьох фазах – *твердій, рідкій та газоподібній* одночасно. Вода постійно циркулює у вигляді льоду, рідкому стані та у вигляді водяної пари по всій Землі та її атмосфері. Свій рух вода починає коли вона випаровується з поверхні океану – водяна пара піднімається, охолоджується і конденсується або до крапель води, або частинок льоду, які потім у вигляді опадів повертаються на поверхню Землі. Ключову роль у цьому кругообігу відіграють хмари, які крім того впливають на клімат Землі.

Після випадання опадів частина води знову випаровується з поверхні, частина проникає в ґрунт та підземні води, решта стікає в річки, озера та океани, де цикл починається знову. Рослини поглинають воду та поживні речовини з ґрунту через кореневу систему та випаровують її з поверхні листя назад в атмосферу⁶¹. В такий спосіб рослини зволожують повітря і беруть участь у кругообігу води. Вирубка дерев на великих територіях сприяє зменшенню кількості опадів, що призводить до посухи та формування пустелі.

Тому вода є надзвичайно важливим екологічним фактором. Для *гідробіонтів* це – середовище існування, а для наземних організмів – необхідна умова існування. Про важливість води свідчить такий вміст її в живих організмах:

у тваринах менше 50 % (самим сухим вважається амбарний довгоносик, вміст води в його тілі не перевищує 46 %); тіло людини – 64 %; домашньої худоби – 59 %; риби – 75 %; у рослинах – 40–98 %; у стволах дерев – 50–55 %; у листках дерев – 79–82 %; у листках трав – 83–86 %; у гусіні – 85–90 %; у помідорах і огірках – 94–95 %; у водоростях – 96–98 %; медуза містить 99 % води.

Тому *дегідратація* або втрата вологи, призводить до різкого зниження життєздатності організму бо і взагалі до його загибелі. Адже, як відомо, спрага за своїми наслідками справляє більш негативний вплив на живий організм, ніж їжа.

Вода в організмі виконує ряд функцій, зокрема підтримує насиченість тканин, а також забезпечує мінеральний обмін та визначає осмотичну рівновагу. *Осмоз* (гр. “ὄσμος”, англ. “osmosis” – «шттовханина», «тиснява») – це одностороння *дифузія* молекул розчинника через перетинку (мембрану), яка розділяє розчин та розчинник або два розчини різної концентрації і, що важливо, є проникною лише для молекул розчинника (рис. 10).

Вода з ґрунту поглинається кореневою системою якраз за рахунок *різниці осмотичного* потенціалу в клітинах кореня і ґрунтового розчині.

Явище осмосу обумовлене прагненням системи до *термодинамічної рівноваги* і вирівнювання концентрації розчину з обох сторін напівпроникної мембрани. Явище осмосу є важливим біологічним процесом і забезпечує відносну постійність осмотичного тиску внутрішнього середовища організму.

Природа хімічних зв'язків у молекулі води така, що вона притягує як позитивні, так і негативні іони, а саме позитивні іони притягуються до кисню у воді, тоді як негативні – до водню. Це дозволяє воді розчиняти важливі для виживання сполуки, наприклад, глюкозу.

Вода впливає на терморегуляцію рослин та тварин. *Терморегуляція* – здатність *гомойотермних* тварин підтримувати температуру тіла на постійному рівні незалежно від зміни температури навколишнього середовища. Або це також здатність рослин регулювати температуру за рахунок зміни інтенсивності випаровування вологи з поверхні тіла.

⁶¹Процес випаровування вологи з поверхні листків – це транспірація, за рахунок якої в атмосферу надходить $\approx 10\%$ води.

Задоволення потреб у воді рослин відбувається насамперед за рахунок атмосферних опадів, що випадають на поверхню ґрунту.

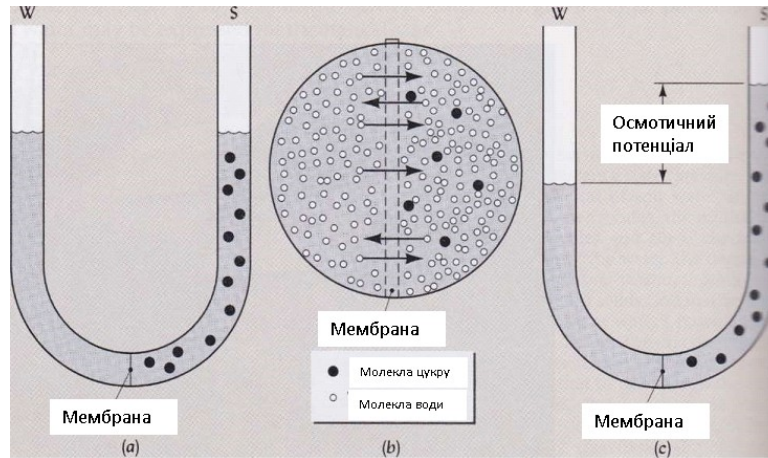


Рис. 10. Ілюстрація процесу осмосу та осмотичного тиску (Nyle C. Brady & Raymond L. Weil, 1996)

За відношенням до води серед наземних рослин розрізняють:

- *гігрофільні* або *вологолюбні*, серед яких в свою чергу розрізняють *гідратофіти* або водні рослини, коренева система їх редукована, листові пластинки дуже розсічені (елодея) та *гідрофіти* або наземно-водні рослини, у яких краще, ніж у водних, розвинені механічні та провідні тканини (калюжниця);
- *гігрофіти* або *вологолюбні* наземні рослини вологих місць, з надмірною вологістю як ґрунту так і повітря. Заводнення тканин їх досягає 80 % (будяк);
- *мезофільні* або помірно *вологолюбні* рослини, що здатні переносити незначні засухи (більшість рослин наших широт);
- *ксерофільні* або *сухолобні* рослини посушливих місць, серед яких в свою чергу розрізняють:
 - *сукуленти* з добре розвиненою водозапасаючою паренхімою (кактус);
 - *евксерофіти* з розвиненою склеренхімою та сильною всисною силою (полин), а також з низькою інтенсивністю транспірації (коров'як, ведмеже вушко та інші);
 - *пойкілоксерофіти*, які при зневодненні впадають в анабіоз, наприклад, синьо-зелені водорості та лишайники.

Іноді виділяють й інші групи ксерофітів.

Ефективність транспірації пов'язана з водою, оскільки для фотосинтезу необхідний газообмін, який відбувається через продихи на листовій поверхні, то швидкість транспірації води з цієї поверхні буде зумовлювати і величину продуктивності. Адже як відкриття, так і закриття продихів насамперед пов'язано з вологозабезпеченістю рослин.

Так, при перших ознаках нестачі вологи продихи листків відразу ж закриваються. Коли ж вологість ґрунту знизиться до точки в'янення, листові продихи ще більш надійно закриваються і фотосинтез повністю припиняється. Тому інтенсивність фотосинтезу тісно пов'язана із здатністю рослини переносити втрату води та наявністю в ґрунті доступної вологи, а також через вплив температури повітря та сонячного випромінювання на швидкість випаровування.

Отже вологе середовище є більш сприятливим для фотосинтезу.

Агрономи часто використовують показник *ефективності транспірації* – це кількість чистої продукції, створеної протягом транспірації 1 000 грамів води. Ефективність транспірації є показником посухостійкості і становить приблизно 2 грами, а в окремих випадках досягає 4 грамів.

Така висока ефективність досягається завдяки адаптації або пристосуванню рослин до вологи в повітрі. В посушливих умовах листки часто бувають вкриті тонкими волосинками

(опушені). Такі волосинки утримують біля поверхні листа шар нерухомого повітря, що зменшує випаровування. В холодних районах, де вода замерзає і стає недоступною для рослин, більшість широколистяних рослин восени скидають листя.

Разом з тим законів фізики уникнути неможливо, а тому: якщо рослини змушені в силу тих чи інших причин знижувати транспірацію, то при цьому знижуватиметься газообмін, а отже і продуктивність.

Екологічна пластичність до вологи, як правило, ширша, ніж до температури. Зокрема коренева система рослин дуже пластична і ефективно реагує на величину вологості. Так, коли рослина починає розвиватись на поверхні ґрунту, вона може тут же вловлювати вологу атмосферних опадів.

Коренева система рослин, яка проникає глибоко в ґрунт, добуває воду навпаки з глибоких шарів. Корінь люцерни, наприклад, досягає глибини до 10 м, звідки і добуває вологу.

Мохи здатні брати вологу безпосередньо з повітря, тому вони і поширені у місцях з вологим повітрям.

Вода відіграє важливу роль і в житті тварин. Але можливості підтримувати належний водний баланс тут значно більш обмежені і реалізуються в основному за рахунок пиття води. Багато видів тварин задовольняють свої потреби у воді з корму – коренеплодів та інше. Деякі можуть навіть добувати воду із, здавалося б, повністю сухих кормів. Види тварин, що живляться переважно сухими кормами, можуть використовувати так звану метаболічну воду, яка може утворюватись при окисленні, наприклад, крохмалю.

Окремі види тварин задовольняють потребу у воді з соків тварин, яких поїдають, окремі з тварин можуть впадати в так звану “літню сплячку” або її ще називають *естивацією*; при цьому значно знижується життєва активність організму. Прикладом можуть бути тушканчики.

Окремі види здатні поглинати вологу безпосередньо поверхнею тіла, наприклад, водні комахи та личинки.

Вологість середовища може впливати на розмноження тварин. Так, згадуваний нами вище амбарний довгоносик припиняє розмноження при вологості зерна нижче 12 %.

Використання вологи живими організмами пов'язане не тільки із надходженням її в середовище, а також з її збереженням. Що стосується збереження вологи, то виключно важлива роль при цьому належить дернині, особливо в засушливих місцях. Саме тому добре розвинена дернина активно вбирає в себе вологу і тривалий час затримує її.

Природні екосистеми, такі як ліси та заболочені землі, можуть відігравати важливу роль в управлінні гідрологічним циклом. Рослинність сприяє проникненню води у ґрунт, поповненню підземних водоносних горизонтів, зниження ризику повеней та закріплення ґрунту, зменшуючи тим самим масштаби ерозії.

У багатьох наземних екосистемах вода може бути обмежувальним фактором, оскільки вона потрібна як рослинам, так і тваринам, і її може бути недостатньо, залежно від клімату та пори року. Як правило, все, що обмежує ріст рослин, також обмежує екосистему в цілому, оскільки всі інші організми в екосистемі харчуються прямо чи опосередковано продуцентами (рослинами).

3.8. Едафічний фактор в житті рослин та тварин

Грецькою мовою “*ἔδαφος*” – це *ґрунт*, або ґрунтові умови. Ґрунт брав участь в еволюції органічного світу, і одночасно сам зазнав трансформування.

Особливості ґрунту як екологічного фактора полягає у наступному.

Ґрунт не тільки діє на організми, а також є середовищеутворювальним фактором. Це продукт взаємодії таких компонентів: гірська порода – клімат – органічний світ – суспільство (рис. 11). Ґрунт, який є одним з компонентів педосфери⁶² разом із підґрунтям

⁶²Педосфера представлена власне ґрунтовим покривом (ґрунт), та ґрунтоподібне (ґрунтово-геологічне) тіло, або педоліт: ґрунтова товща зони активних геохімічних процесів.

і глибокими шарами кори вивітрювання, за визначенням В. І. Вернадського, є біокосним тілом, тобто включає як неживу природу (ґрунтоутворювальну геологічну породу, повітря, воду), так і живі організми (коріння рослин, тварини, мікроорганізми).

Ґрунтові умови є досить змінними в просторі, що і зумовлює і відповідні зміни в рослинному та тваринному світі.

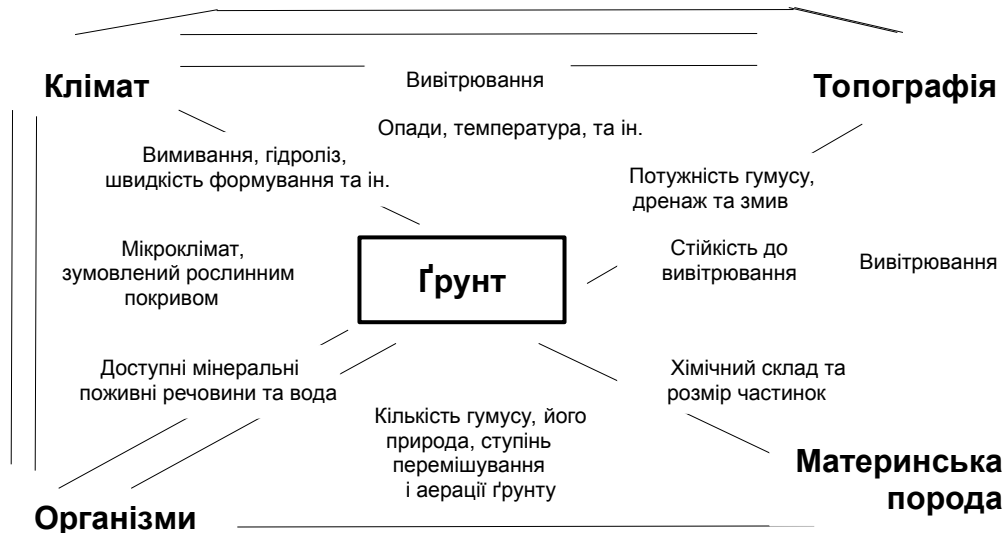


Рис. 11. Схема взаємодії компонентів середовища, що впливають на формування ґрунту

З точки зору екології у складі ґрунту розрізняють складові.

Мінеральна частина ґрунту: представлена природними хімічними сполуками кристалічної будови, що виникають в земній корі та входять до складу гірських порід. Найбільш поширеними є *силікати* – близько 75 % у складі ґрунту. Кожній групі гірських порід властиві свої породотвірні мінерали. Так польові *шпати*, *кварц*, *слюди* характерні для магматичних порід; *гіпс*, *гідрослюди*, *каолінит* – для осадових порід і так далі.

Мінерали ґрунту відіграють життєво важливу роль у родючості ґрунту, оскільки поверхні мінералів мають здатність утримувати елементи живлення, тому слугують своєрідним “депо”, з якого поживні речовини надходять до рослин. Однак різні типи ґрунтових мінералів містять і зберігають різну кількість елементів живлення.

Тому важливо знати типи мінералів, з яких складається ґрунт, для того щоб передбачити, наскільки даний ґрунт здатний утримувати елементи мінерального живлення та забезпечувати ними рослини. Саме склад мінеральної частини ґрунту є тим показником, який визначає його родючість, тобто здатність ґрунтів задовольняти потребу рослин у воді і поживних речовинах.

Важливою властивістю ґрунту, що обумовлюється мінералогічним складом, є розмір частинок: ґрунти містять частинки від дуже великих валунів до дрібних частинок, які невидимі неозброєним оком.

Мінеральна частина ґрунту складається з різної кількості піску, мулу та глини. Частинки піску найбільші за розміром – від 1 до 0,05 мм. Пісок переважно кварцовий (діоксид кремнію) містить мало елементів живлення, але помірні його кількості у складі ґрунту покращують дренаж, аерацію та здатність до обробітку.

Мулисті частки – це переважно подрібнені частинки піску (0,05-0,001 мм), які часто покриті глиною.

Частинки мулу також містять у собі мало елементів живлення, за винятком тих, що можуть міститися в глині, вони також надто малого розміру, щоб сприяти дренажу та аерації ґрунту. Частинки глини є найменшими за розмірами (0,001-0,0001 мм) але глина має великий вплив на властивості ґрунту. Ґрунти з високим вмістом глини зазвичай важко

піддаються обробітці, є більш ущільненим та менш аерованим, але натомість він має хорошу здатність утримувати воду.

Глини, на відміну від піску і мулу, є алюмосилікатними мінералами, які також містять різну кількість елементів живлення рослин, таких як калій, кальцій, магній, залізо тощо. Негативний заряд на поверхні частинок глини та колоїдів притягає та утримує іони, які мають позитивний заряд, наприклад, такі як калій (K^+), кальцій (Ca^{++}), магній (Mg^{++}) та азот (NH^+), що перешкоджає винесенню їх за межі кореневмісної зони та втрат з рухом води в процесі вилуговування⁶³.

Органічна частина ґрунту. На основі вмісту органічної речовини ґрунти характеризуються як *мінеральні* і *органічні*.

Мінеральні ґрунти утворюють більшу частину оброблюваних у світі земель і можуть містити від мінімальних кількостей до 30 % органічних речовин.

Органічні речовини ґрунту – це продукти гуміфікації, тобто розкладені рештки рослин та тварин, а також це будь-який матеріал, який спочатку виробляється живими організмами (рослинами чи тваринами), який повертається в ґрунт і проходить процес розкладання.

Отже, до складу органічних речовин ґрунту входять будь-які речовини – від неушкоджених вихідних тканин рослин і тварин до повністю розкладеної суміші речовин, відомих як гумус (рис. 12).

Більшість органічних речовин ґрунту – це рослинні рештки, які містять 60-90 % вологи. Решта сухих речовин складається з вуглецю, кисню, водню і невеликої кількості сірки, азоту, фосфору, калію, кальцію та магнію. Як зазначалось вище, до складу органічної речовини ґрунту входять мікроорганізми (10-40 %), та стійка (стабільна) органічна речовина (40-60 %) – *гумус*.

На кількість та розподіл органічних речовин у ґрунті впливають як властивості ґрунту, так і кількість надходжень рослинних та тваринних залишків до екосистеми.

Так, швидкість розкладання та накопичення органічної речовини у даній екосистемі ґрунту визначається такими властивостями ґрунту, як текстура, рН, температура, волога, аерація та біологічна активність ґрунту.

Органічні речовини, що існують на поверхні ґрунту у вигляді рослинних решток, допомагають захистити ґрунт від впливу опадів, вітру та Сонця. Так, під хвойним лісом на дерново-підзолистих ґрунтах за рік накопичується 2,0-6,4 т/га листового опаду; сірих лісових ґрунтах під широколистяним лісом 2,4-6,4 т/га; на чорноземах під степовими луками 6,0-13,0 т/га; на каштанових та сірих лісових ґрунтах сухого степу та пустель 4,0-8,0 т/га. 2/3 поживних вив, що рослини щорічно отримують з ґрунту, повертається через ґрунт і знову надходить у кругообіг.

Варто відмітити, що 1 г лісової підстилки містить близько 12,1 млрд. бактерій, актиноміцетів та пліснявих грибів.

В процесі розкладання органічної речовини у ґрунт надходять поживні речовини у доступній для рослин формі. Для того, щоб підтримувати таку систему кругообігу поживних речовин, обсяги надходження органічних речовин із рослинних решток та будь-яких інших джерел повинні дорівнювати швидкості розкладання. Якщо обсяги надходження менше швидкості розкладання, вміст органічної речовини ґрунту зменшується, у протилежному випадку – збільшується. Стійкий стан системи спостерігається тоді, коли темпи додавання дорівнюють темпам розкладання.

Рідка частина ґрунту. Це волога ґрунту. Вода у ґрунті – це водний розчин ґрунту, який характеризується реакцією або рН ґрунту, що зумовлюється кліматом, материнською породою, мінеральним та органічним складом ґрунту і ґрунтовими водами.

⁶³Процес виносу лужних і лужноземельних металів з кристалічної ґратки мінералів.

Реакція ґрунтового розчину змінюється в залежності від групи ґрунтів: підзолисті, сірі лісові та торф'яні ґрунти характеризуються низькими показниками рН, тоді як чорноземи і лучні ґрунти мають нейтральну або слаболужну реакцію. Величина рН впливає на стан рослин та тварин. Так, для рослин оптимальною є рН 4,5–7,5 до 8, а для живих організмів близько 7,2. Надмірно кислий або лужний ґрунтовий розчин негативно впливає на ріст і розвиток рослин.



Рис. 12. Складові частини органічної речовини ґрунту

Ґрунтова вода (розчин, рідка фаза ґрунту) може бути у *плівковій*, *капілярній* або *гравітаційній* формі, залежно від вологості ґрунту. Волога ґрунту бере участь у процесах ґрунтоутворення, фізико-хімічних та біохімічних реакціях, кругообігу речовин у ґрунті та живленні рослин.

Волога ґрунту також містить розчинені гази, включаючи кисень, вуглекислий газ, азот та аміак.

Склад ґрунтової вологи визначається ґрунтоутворювальними процесами, рослинністю, кліматичними умовами, сезоном, станом погоди та діяльністю людини (внесення добрив). У водному розчині є розчинені мінеральні речовини, такі як солі кальцію, магнію, натрію, калію, сполуки алюмінію, заліза, марганцю, діоксиду кремнію, а також розчинені органічні речовини – жирні органічні кислоти та їх солі, гумінові кислоти, цукри та амінокислоти.

Концентрація цих речовин у ґрунтовому розчині зазвичай низька (не більше 0,1 %) в незасолених ґрунтах, але може бути досить висока в солончаках та солонцях (до декількох відсотків і вище). Засолення ґрунту викликано наявністю водорозчинних солей NaCl, NaCO₃, Na₂SO₄, а також деякими солями Ca та Mg. Для більшості рослин, крім *галофітів* – рослини що ростуть на сильно засолених ґрунтах, наявність наведених сполук є шкідливою, оскільки при цьому ускладнюється засвоєння рослинами як води, так і поживних речовин до них.

Газоподібна частина. Це ґрунтове повітря, яке знаходиться у порах ґрунту. Ґрунтове повітря більш обмежене щодо переміщення та перемішування в порівнянні з атмосферним. У ґрунті повітря може бути у трьох станах: *вільним*, *адсорбованим* та *розчиненим* у воді. Крім азоту, і вуглекислого газу в ґрунтовому повітрі присутні пари води та легких органічних сполук.

Повітря в порах ґрунту до глибини ≈ 15 см за своїм складом дуже схоже на атмосферне, але воно відрізняється у двох відношеннях.

По-перше, ґрунтове повітря містить більше CO_2 і відповідно менше O_2 : середній вмісту цих газів (у об'ємних %) становить $\approx 0,25\% \text{CO}_2$, і $\approx 20,6\% \text{O}_2$ у порівнянні з $0,03\% \text{CO}_2$ і $20,96\% \text{O}_2$ в атмосферному повітрі.

По-друге, склад ґрунтового повітря помітно змінюється у часі: зазвичай вміст CO_2 і O_2 лише дещо менший, ніж в атмосферному повітрі, але в періоди, коли, наприклад, вміст нітратів швидко зростає, помітно зменшується вміст кисню. Крім того, вміст кисню може також помітно знижуватись у заболочених ґрунтах.

Тварини ґрунту. На перший погляд ґрунт може виглядати досить інертним матеріалом, але при більш детальному спостереженні виявиться, що у ґрунті є багато організмів, тобто ґрунт насичений життям.

Живі організми, присутні в ґрунті – це археї⁶⁴, бактерії, актиноміцети, гриби, водорості, найпростіші, а також численні представники ґрунтової фауни, включаючи кліщів, нематод, дощових черв'яків, мурах, комах, які проводять все життя або частину свого життя під землею, і організми більших розмірів, такі як гризуни.

Все це “населення” є важливим для створення середовища, яке називається ґрунтом, і для протікання різноманітних перетворень, життєво важливих для життя.

Отже, тварини ґрунту – це ґрунтова фауна або едафон, тобто сукупність організмів, що живуть у ґрунті. Сюди входить близько 8 класів, 20 підкласів, 92 сімейства та 339 видів.

Так, на 1 м^2 степового ґрунту до глибини 25-30 см нараховується понад 180, а за іншими даними від 100 до 600 різних черв'яків, в тому числі і дощових, до 3 000 екз. різних жуків та їх личинок і багато інших безхребетних. Крім того близько 90 % видів комах протягом онтогенезу також перебувають у ґрунті.

Мікроорганізми ґрунту представлені переважно гетеротрофними організмами, або тими, що живляться органічною речовиною.

Це здебільшого гриби, в тому числі плісєневі, гетеротрофні бактерії, актиноміцети (або інша назва променисті грибки, мікроорганізми, що за будовою близькі до бактерій, але з морфологічними ознаками грибів, рис. 13) та ґрунтові найпростіші. Головна їх функція – розклад органічної речовини ґрунту.

ґрунтові тварини є як споживачами, так і руйнівниками, адже деякі з них харчуються корінням, а інші – один одним. Так, наприклад, дощові черв'яки, за якими спостерігати найпростіше і які становлять 50–70 % усієї біомаси ґрунтових безхребетних, харчуються рослинним матеріалом та органічними речовинами, а також виділяють екскременти в ґрунт, як їжу для інших організмів, сприяють аерації ґрунту. На одному гектарі луків і пасовищ загальна їх кількість може становити до десятків млн особин, а вага їх біомаси – до 3 тонн на гектар.

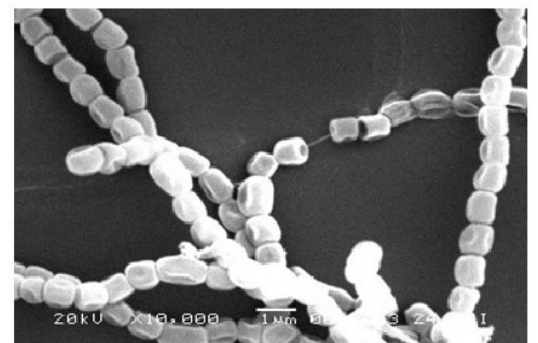
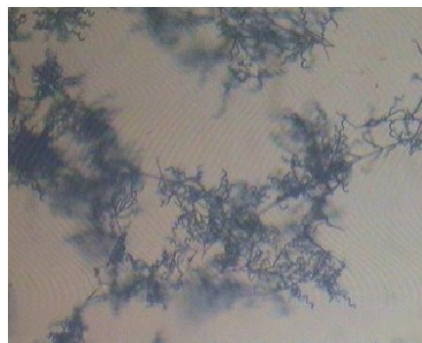


Рис. 13. Мікроморфологія штаму актиноміцетів P2 під світловим мікроскопом (збільшення – 400, зліва) та під сканувальним електронним мікроскопом (справа)⁶⁵

⁶⁴Одноклітинні організми, що не мають ядра і зовні схожі на бактерій, але з незвичною формою клітини, наприклад, деякі види мають вигляд куба, паралелепіпеда, хоча найбільш типовими є паличкоподібні та сферичні форми клітин.

⁶⁵ R. Balagurunathan, 2010. L-glutaminase Producing Actinomycetes from Marine

Структура органічної речовини ґрунту та чисельність мікроорганізмів подана на рис. 14.

У ґрунті є сполуки, які потрібні для живлення рослин. Для одержання досить високого урожаю сільськогосподарських культур поживних речовин, що містяться в ґрунті, недостатньо. Тому необхідне додаткове внесення поживних речовин. Ці речовини в більшості місцепомешкань сприяють збільшенню первинної продукції. Взаємодіючи з водою, температурою та світлом, вони визначають рівень продуктивності.

Обмежувальна ж роль їх дуже помітна у водному середовищі, зокрема у відкритому океані, де через недостатність розчинених мінеральних речовин продукція значно нижча ніж в наземних екосистемах.

Широке застосування мінеральних добрив у сільському господарстві призвело до забруднення добривами внутрішніх водойм та прибережних зон, що і викликало велике зростання продуктивності останніх.

Це явище відоме під назвою “*евтрофікація*” або “*евтрофування*”, що означає збагачення водойм біогенними елементами насамперед фосфором та калієм. Такий вид *евтрофікації* називають антропогенною евтрофікацією. Значно швидше вона настає в стоячих водних джерелах – озерах, ставках і скрізь там, де спостерігається повільна течія.

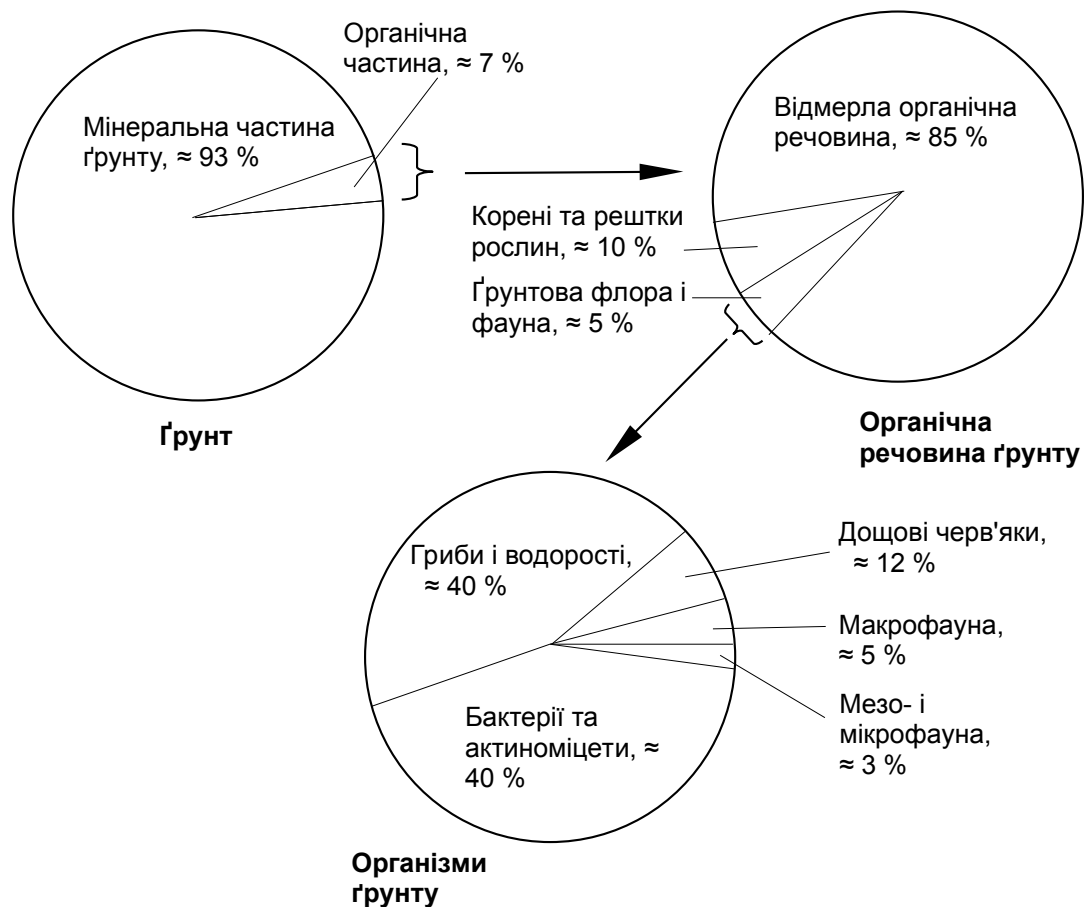


Рис. 14. Приблизна структура органічної речовини лучного ґрунту

В природі теж має місце евтрофікація, яка триває тисячоліттями і є природним процесом.

Певний рівень евтрофікації є позитивним явищем, бо створює добру кормову базу для риб та інших гідробіонтів. Але в міру розвитку цього процесу погіршується якість води,

вона “цвіте”, зменшується її прозорість, зменшується вміст O_2 , збільшуються розміри прибережної зони, і як наслідок, може мати місце загибель риби.

Разом з тим, це зворотний процес, а отже, може бути усунений після припинення надходження біогенних елементів.

Лімітуючим фактором у ґрунті може також бути кисень. Для росту коренів та перебігу в них метаболічних процесів необхідно, щоб в ґрунті була певна кількість O_2 .

При відсутності шпаруватості (пористості) ґрунту або при повному насиченні ґрунту стоячою водою рівень O_2 в ґрунті може знизитись нижче того рівня, який є необхідним для підтримання росту і розвитку рослин, що і буде стримувати фотосинтез. Разом з тим, по суті, надлишок води означає лише те, що в ґрунті спостерігається нестача повітря, адже вода і повітря в ґрунті є антагоністами.

3.9. Орографічні фактори

Орографія (гр. “ὄρος” – «гора») є розділом *геоморфології*, яка вивчає опис та класифікацію форм рельєфу земної поверхні: просторове розміщення форм рельєфу відносно сторін світу, висоту, густоту та глибину розчленування рельєфу, протяжність та характер схилів тощо. Іноді термін “орографія” вживають як синонім поняття рельєф.

Висота (відносно рівня моря) місцевості істотно впливає на продуктивність та видовий склад екосистем. Зі збільшенням висоти продуктивність їх зменшується, на кожні 100–250 метрів на 10 %. Вище температура ще більше знижується, також знижується родючість ґрунту, але зростає інтенсивність сонячної радіації, тому достатньо висока продуктивність екосистем може спостерігатись навіть на висотах до 800–900 метрів над рівнем моря.

Важливою є *експозиція* схилів: на схилах південної експозиції в сухих районах переважають *ксерофіти*, тоді як на схилах північної експозиції переважно ростуть *оліготрофні* види⁶⁶.

В залежності від висоти розрізняють наступні види рельєфу.

Нанорельєф, карликовий рельєф – це найдрібніші нерівності, підвищення та пониження, заввишки до декількох десятків сантиметрів.

Мікрорельєф – це дрібні підвищення, впадини, купини, кротовини та інші нерівності з коливаннями висот не більше кількох метрів. Мікрорельєф забезпечує своєрідні умови для росту та розвитку рослин, особливо влітку. Наприклад, залежить від умов мікрорельєфу (це шорсткість поверхні) проростання насіння, зокрема через наявність остюка та його форми.

Мезорельєф – це форми рельєфу земної поверхні, які є проміжними між формами макрорельєфу та мікрорельєфу. Мезорельєф включає невеликі долини рік, яри, відроги гірських хребтів, балки і так далі. Південні схили прогріваються краще ніж північні, а нижні частини схилу є більш родючі через стік води та змив ґрунту.

Мегарельєф – це сукупність найбільших нерівностей на земній поверхні, таких як плоскогір'я, рівнини, гірські хребти, міжгірні западини. Мегарельєф обумовлює різні кліматичні комплекси, а отже своєрідний рослинний та тваринний світ.

3.10. Вітер, атмосферний тиск, магнітне поле Землі

Вітер виникає у зв'язку з нерівномірним розподілом атмосферного тиску на земній поверхні. Рух повітря може бути паралельно поверхні Землі, або у вертикальному напрямі – *конвекційний* (італ. “convectio” – «переношу»).

В залежності від швидкості розрізняють такі вітри:

- *бриз* – це вітер помірної сили, що спостерігається на узбережжях морів, озер, рік. Денний *бриз* – це переміщення повітря з моря на сушу; нічний – з суші на море.

- *штормовий* спостерігається при швидкості вітру 40–60 м/сек.

- *ураган* спостерігається при швидкості вітру до 100 м/сек.

Вітер впливає на ріст рослин, розмноження, розподіл, загибель і, зрештою, на еволюцію рослин. Вітром можуть пошкоджуватися посіви польових культур, особливо на

⁶⁶ гр. “ὀλίγος” – «незначний» і τροφή – «живлення».

легких ґрунтах через вітрову ерозію, яка є особливо небезпечною для молодих рослин. Крім того, вітер переносить хвороботворні організми, шматочки міцелію, спори та конідії грибів, тощо, а також рухомі молекули газу (CO₂, забруднювальні речовини).

Вітер виконує такі основні екологічні функції:

- *перенесення пилку, спор та дрібного насіння* (анемохорія від гр. “ανεμος” – «вітер» і “χωρειω” – «йти», «рухатись» та *анемофілія*, (гр. “ανεμος” – «вітер» – перенесення пилку з однієї рослини на іншу за допомогою вітру), або природній *гібридизації* рослин, *видоутворенню* та прискоренню темпів *еволюції*. Всі голонасінні та 10 % покритонасінних рослин є анемофільними рослинами. Багато дерев, особливо сосна та дуб, використовують вітер для поширення пилку;

- *поширення зачатків рослин* – спор, насіння та плодів, що мають різні пристосування – парусинки, крилатки та інше (насіння молочаю, кульбаби, тощо);

- *формуєтьовуювальна роль щодо крони* дерев, стовбурів та інше (має місце, коли вітер діє переважно в одному напрямі);

- допомагає рослині створити *міцніше* стебло: коли вітер дме на молодий пагін проростка, він допомагає рослині створити міцніший стебло. Адже кожного разу, коли вітер штовхає (хитає) рослину, вона виділяє гормон – *ауксин*, який стимулює ріст підтримувальних клітин. Дослідження показали, що це насправді корисно для рослини, і що рослини, які починають ріст за відсутності вітру, легше ламаються, ніж ті, що вирощуються в присутності деякого вітру;

- *справляє вплив на газовий склад атмосфери* – зокрема через переміщення та поширення CO₂ та забруднювальних речовин;

- *переносить речовини і тепло* для тварин та переміщує самі тварини;

- *викликає вітроломи та буреломи*, розхитування стовбурів дерев, полягання трав, зернових культур та інше. Це негативна дія вітру.

Атмосферний тиск прямої дії на організми не справляє, але, наприклад, при високому тиску повітря надходить в ґрунт, а при низькому навпаки – дифундує або просочується з ґрунту. Справляє вплив на погодні умови завдяки вітру, а отже і посередньо на організми та їх угруповання.

Комфортним для людини вважається нормальний атмосферний тиск – 760 мм. рт. ст.: при зміні даного значення більше ніж на 10 одиниць у більшу чи меншу сторону організм реагує загальним погіршенням самопочуття. На організм тварин тиск також діє здебільшого посередньо – через погоду і клімат, наприклад, риби (щука) у негоду (циклон) йде на глибину, у гарну погоду (антициклон) знову виходить на “полювання”.

Магнітне поле Землі або *геомагнітне поле* – це природне електромагнітне силове поле, виникнення якого зумовлене джерелами, що знаходяться в Землі та навколоземному просторі. Причина виникнення магнітного поля – це рух речовини в зовнішньому ядрі, адже Земля – це магнітний диполь, поле якого виявляється на поверхні планети і виходить в навколоземний простір (створює *магнітосферу*).

Багато тіл на Землі (окремі гірські породи), мають власний *магнетизм* і отримують індукований магнетизм під впливом домінуючого магнітного поля Землі. Тому магнітне поле на земній поверхні та поблизу неї – це сукупний вплив багатьох джерел, у т. ч. залізорудних тіл та гірських порід.

Отже, магнітне поле Землі утворює *магнітосферу*, яка простягається на 70–80 тис. км в напрямку Сонця, та на багато мільйонів кілометрів в протилежному напрямі.

Тому, по суті, Земля являє собою однорідно намагнічений шар. Магнітне поле – це всепроникаючий та всеохоплюючий фактор. В процесі еволюції всі живі організми відчували його дію, як природної складової їх середовища. Магнітне поле постійно діє на живі системи і, як відомо, впливає на багато біологічних процесів.

Так, встановлено, що рослини здатні сприймати та швидко реагувати на різні величини магнітного поля, змінюючи експресію генів і фенотип; магнітотаксисні бактерії здатні орієнтуватися та мігрувати по лініях магнітних полів; доведено наявність пташиного магнітного компасу, та продемонстровано наявність реакції на магнітне поле у різних тварин, включаючи комах, земноводних, риб та ссавців.

Щодо магнітного поля Землі, то відмічено його стимулювальну дію на процеси росту, розвитку та продуктивність рослин. Крім того, відмічено вплив на еритроцити, біоритми мозку, самопочуття людини, орієнтацію птахів та інших ссавців у просторі та інші реакції.

Разом з тим розуміння біологічної дії магнітного поля є недостатнім, оскільки контролювати даний фактор у середовищі доволі складно. Також відомо що магнітне поле є однаковим в різних місцях, крім того – може змінюватись як періодично (протягом доби, року), так і аперіодично (магнітні бурі).

Магнітні бурі – це короткотривала зміна магнітного поля Землі під впливом корпускулярних потоків Сонця, які різко порушують плавний добовий хід елементів земного магнетизму (направленість, гомогенність та напруженість магнітного поля).

Так, під час магнітних бур зростає число серцево-судинних захворювань, погіршується стан хворих, особливо тих, що страждають *гіпертонією*.

Магнітні бурі тривають від кількох годин до декількох діб і спостерігаються на всій Землі.

3.11. Біогенний екологічний фактор, алелопатія

Біогенний екологічний фактор – це живі організми. Взаємовідносини як між ними, так і між ними та середовищем на сьогодні вивчені недостатньо.

Класифікувати їх складно, але разом з тим розрізняють *фітогенні* та *зоогенні* екологічні фактори.

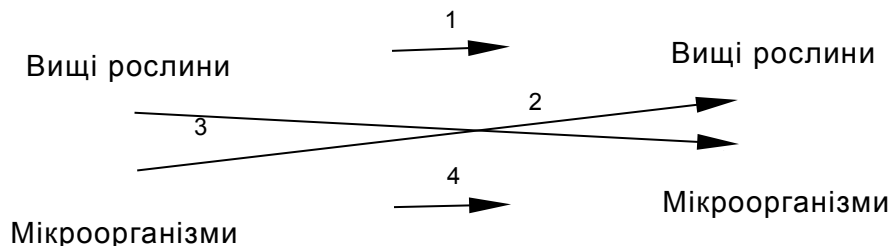
Вплив *фітогенних*, або рослинного походження факторів, особливо чітко проявляється у випадку *паразитизму* (повитиця, вовчок) та *симбіозу* (мікориза, бульбочкові бактерії).

Вплив фізіологічно активних речовин проявляється через явище, що має назву *алелопатії*.

Принцип *алелопатії* – форма біотичних зв'язків при взаємодії рослинних організмів у фітоценозах, що проявляється зокрема шляхом виділення специфічних алелопатичних речовин.

Алелопатія (гр. “ἀλλήλων” – «взаємно» та “πάθος” – «біль», «страждання», «вплив») – взаємний (позитивний та негативний) вплив, що проявляється через виділення різноманітних речовин рослинами, що входять до складу біоценозу (фітоценозу). Дані сполуки утворюються в основному в результаті вторинного метаболізму рослин і мікроорганізмів (бактерій, вірусів та грибів) і можуть впливати на цілий ряд процесів в екосистемах та агроекосистемах.

Алелопатичний ефект – це переважно негативна взаємодія, хоча залежно від того, які речовини при цьому виділяються, виду рослини та величини концентрації такі взаємодії можуть також бути позитивними.



**Рис. 15. Взаємовплив фізіологічно-активних речовин в біоценозі:
1 – коліни; 2 – фітонциди; 3 – морозміни; 4 – антибіотики**

При цьому має місце утворення специфічного біохімічного середовища, притаманного певному угрупованню. Таке середовище є специфічною хімічною перешкодою, що діє досить ефективно проти проникнення рослин “чужинців” в дане угруповання.

З іншої сторони, речовини, що виробляються рослинами, допомагають залучити запилювачів або поширювачів насіння, а також діють як захист від природних ворогів та як аллохімічні речовини⁶⁷ проти потенційних конкурентів.

Здатність продукувати та вивільняти в навколишнє середовище алелопатичні сполуки або навіть переносити присутність аллохімічних речовин, що виділяються іншими рослинами, може визначати здатність виду виживати та розмножуватися.

В агроекосистемах через явище алелопатії можна впливати на бур’янову рослинність, аллохімічні речовини можуть бути використані для синтезу гербіцидів та відкриття нових механізмів їх дії.

Наприклад, давно відомо, що під горіхом не хочуть рости інші рослини, оскільки корені горіха виділяють специфічні алелопатичні речовини, які і пригнічують ріст інших рослин (рис. 15).

Зоогенні фактори, або ґрунтова фауна, також справляють значний та різноманітний вплив на ґрунт і рослинні ценози. Це дощові черв’яки які впливають корисно, окремі безхребетні і гризучі комахи, які пошкоджують рослини, крупні птахи та гризуни, що знищують насіння лісових культур, лосі – знищують дубовий та сосновий підріст, бобри – знищують насадження верби та осики. Хоча окремі види і знищують шкідливих комах та гризунів, інші сприяють поширенню насіння.

⁶⁷ Аллоохімічні речовини (вторинні метаболіти) впливають на поведінку травоядних тварин – це захисні засоби, які можуть діяти як репеленти або токсини для травоядних, зокрема через зменшення перетравлюваності рослин.

4. ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ, ПРАВИЛА ТА ПРИНЦИПИ

4.1. *Окремі загальнонаукові закони.* 4.2. *Закони екології.*

4.3. *Правила екології.* 4.4. *Принципи екології.*

Екологія, як наука про взаємовідносини організмів з середовищем, користується багатьма законами, правилами та принципами, у формі широко поширених, повторюваних в природі моделей.

Згідно визначення поняття “закон” можна сформулювати як “узагальнене формулювання, засноване на ряді подій або процесів, які регулярно спостерігаються за певних умов”.

Такі формулювання ілюструють існування складної мережі взаємозв'язків в екосистемах: між різними живими організмами, а також між популяціями, видами та окремими організмами та їх фізико-хімічним середовищем.

Наприклад, маємо ситуацію, коли через незвично теплу літню погоду відбувається швидке зростання популяції водоростей. Це призводить до виснаження запасів неорганічних поживних речовин, в результаті чого рівновага між величиною популяції водоростей та поживних речовин порушується. Але з часом, надлишок водоростей викличе зростання популяції риб, які ними харчуються, що у свою чергу викличе зменшення популяції водоростей, та збільшення обсягів відмерлої органічної речовини, що у свою чергу призведе до підвищення рівня поживних речовин, внаслідок їх розкладання мікроорганізмами. В результаті, як правило, популяція водоростей та поживних речовин повернеться до вихідного рівня.

В такий спосіб подібні цикли в екологічних системах повторюються, хоча не завжди в однакових масштабах та з різною швидкістю внаслідок впливу сезонних коливань погоди та екологічних факторів.

Разом з тим, приведений вище приклад є досить спрощеним, оскільки більшість природних екосистем достатньо складні, тому подібні цикли це не просто “рух по колу”, а більш складні переплетення, які утворюють цілу мережу взаємозв'язків. Така мережа може ефективніше протистояти руйнуванню екосистеми, ніж просте, нерозгалужене коло зв'язків. В результаті, наприклад, забруднення навколишнього середовища часто є ознакою того, що екологічні зв'язки були розірвані і що екосистема була штучно спрощена, що робить її більш вразливою до стресів та остаточного руйнування.

Знання законів дозволяє краще зрозуміти яким чином влаштовані природні екосистеми, та як вони функціонують, а отже можна буде уникнути помилок, яких допускається людина, коли вона через свою діяльність неминуче у них втручається.

В екології налічується досить багато законів, правил та принципів. Розглянемо деякі з них.

4.1. Окремі загальнонаукові закони

Вивчення екології, як і інших природничих наук ґрунтується на законах діалектики, загальнонаукових та інших.

Серед законів діалектики варто відмітити такі основні.

1. Діалектичні закони.

Закон єдності і боротьби протилежностей: немає протилежностей без їх єдності і єдності без протилежностей.

Прикладами таких єдностей і протилежностей є ідея про походження живого з неживого – вихідна гіпотеза сучасної теорії походження життя.

В дійсності, надзвичайно складно відрізнити живе від неживого лише за такими властивостями, як обмін речовин, рухливість, ріст, розмноження, оскільки, деякі з цих властивостей окремо одна від одної притаманні також і неживій природі, і тому не можуть бути специфічними ознаками живого.

Наприклад, з точки зору єдності хімічного складу живі істоти практично не відрізняються від неживих об'єктів, оскільки містять однакові хімічні елементи, такі як кисень, водень, вуглець, азот, сірка, фосфор, магній, натрій, калій і кальцій і інші.

Водночас, всі живі і неживі об'єкти містять різну кількість цих елементів. Живі об'єкти беруть участь у кругообігу речовин і містять біогенні елементи⁶⁸, що представлені *органічними* сполуками (білки, нуклеїнові кислоти, жири і ліпоїди або жироподібні речовини) і *неорганічними* (вода і мінеральні солі).

Живі організми можуть зберігати відносну сталість хімічного складу, у чому і полягає їх відмінність від тіл неживої природи, що нібито врівноважуються з навколишнім середовищем і змінюють свій хімічний склад і будову при змінах останньої⁶⁹.

Іншим прикладом прояву даного закону є *асиміляція*⁷⁰ та нерозривно пов'язаний з нею протилежний процес – *дисиміляція*⁷¹, адже обидва процеси лежать в основі найважливішої властивості живої матерії, а саме обміну речовин.

Спадковість та мінливість, окиснення та відновлення є також прикладами, що ілюструють дію даного закону.

Даний закон вважається основною діалектики, як вчення про розвиток природи та суспільства, згідно з яким всі предмети, явища та процеси характеризуються внутрішніми суперечностями, які є джерелом руху та розвитку.

Закон дозволяє зрозуміти будь-яку цілісність, як складну та розчленовану систему, що містить елементи або тенденції, які безпосередньо несумісні між собою.

Боротьба протилежностей дає внутрішній імпульс розвитку, призводить до зростання суперечностей, які вирішуються на певному етапі, що призводить до зникнення старого і виникнення нового, тобто забезпечує розвиток.

Перехід кількісних змін у якісні: шкідливі речовини що нагромаджуються (акумуляються) призводять до появи нової якості.

Даний закон розкриває найбільш загальний механізм розвитку, при якому якісні зміни настають стрибкоподібно.

Наприклад, відомо, що зміна температури спочатку спричиняє перехід води з твердого до рідкого, а потім до пароподібного стану.

Інший приклад – це радіоактивне забруднення територій внаслідок Чорнобильської катастрофи, після якого використання їх для проживання людей та нормальної господарської діяльності стало неможливим, оскільки це може призвести до опромінення населення понад 1,0 мЗв за рік. У даному випадку кількісні зміни (забруднення радіонуклідами) призвели до появи нової якості – зокрема виділення зони відчуження – території, з якої було проведено евакуацію населення в 1986 році.

Закон причинно-наслідкових зв'язків: універсальний закон причинно-наслідкових наслідків стверджує, що для кожного наслідку існує певна причина, так само як і для кожної причини, існує певна дія. Це означає, що все, що ми маємо, є наслідком, який є результатом певної причини.

Вступаючи в системні відносини з навколишнім середовищем людина стає причиною змін в ньому. Одночасно і навколишнє середовище є визначальним для розвитку людини. Це означає, що якщо людина приймає правильні рішення та правильно діє, вона досягає успіху навіть незалежно від того, усвідомлює вона це чи ні.

Прикладом прояву дії даного закону є випадок який мав місце на озері Клір-Лейк (Clear Lake), Каліфорнія, США. Через скарги населення на велику кількість водних

⁶⁸Хімічні елементи, що є постійними складовими клітин живих організмів і відіграють у них певну фізіологічну та біохімічну роль.

⁶⁹Г. В. Воронова, 2013.

⁷⁰Синтез речовин, необхідних для життєдіяльності організму.

⁷¹Процес розкладу складних органічних сполук, який протікає з виділенням енергії.

комах (мошок), в 1949 році поверхня озера була оброблена препаратом ДДД⁷² у дозі 1 кг / га.

Попередні дослідження показали, що така доза дозволяє контролювати мошок, але не чинить негативного впливу на рибу. На жаль, сталося несподіване. Після чергового застосування ДДД в 1954 році було знайдено мертвими 100 Західноамериканських поганок (*Aechmophorus clarkii*), та багато хворих птахів. Гніздова популяція цих птахів на озері зменшилася з приблизно 2 000 особин до жодної до 1960 року.

Катастрофічне зниження популяції було пов'язане з ДДД, коли аналіз жиру мертвих птахів виявив залишки, що досягали 1 600 частин на мільйон.

Риба також була сильно забруднена даним препаратом. Смерть птахів на цьому озері була одним з перших добре задокументованих прикладів значної смертності дикої природи, спричиненої хлороорганічними інсектицидами.

Як виявилось, причиною росту популяції комах стала саме діяльність людини, а саме розорення прилеглих територій та використання їх для ведення сільського господарства. Це спричинило надходження у озеро елементів живлення, що у свою чергу викликало бурхливий розвиток комах, у яких один з циклів розвитку проходить на дні водойми.

2. *Загальнонауковий закон біогенної міграції атомів* (В. І. Вернадський): хімічні елементи поширюються на поверхні планети за участю живої речовини, тобто живий організм виступає у цьому процесі головною рушійною силою.

Саме видатний український вчений В. І. Вернадський показав, що живі організми є важливими агентами, що контролюють міграцію хімічних елементів.

Кругообіг елементів живлення на планеті забезпечує не якийсь окремих організм, а сукупність усіх живих організмів – “жива матерія”. Навіть якщо загальна маса такої живої речовини на Землі на порядки менше маси гірських порід, вона постійно утворюється і руйнується, в результаті чого в цьому процесі беруть участь величезні кількості атомів, а саме з ґрунту через кореневу систему вони надходять до рослин, потім до тварин та інших організмів. Після відмирання та розкладання органічної речовини елементи живлення знову повертаються у ґрунт і можуть бути повторно засвоєні рослинами.

3. *Кібернетичний закон внутрішньої динамічної рівноваги*: порушення хоча б одного із параметрів екосистеми призводить до змін інших параметрів чи підсистем.

На основі даного закону забезпечується гомеостаз організму, популяції, екосистеми – внутрішня динамічна рівновага природної системи, що підтримується регулярним відновленням основних її структур, енергії, речовинного складу а також саморегуляцією у всіх її ланках.

Закон визначає основну властивість біо- та екосистем – здатність до самоорганізації та саморегуляції⁷³. Механізми регуляції, що забезпечують стійкість системи та її адекватні зміни в умовах постійно змінюваного середовища – це механізм зворотного зв'язку.

Механізм негативного зворотного зв'язку забезпечує зменшення амплітуди відхилень, стабілізує систему, забезпечує *гомеостаз*, або *рівновагу* в екосистемі. Прикладами негативного зворотного зв'язку може бути хижацтво – хижаки полюють за “слабими” особинами жертви “регулюючи” чисельність останніх; мікроорганізми, що регулюють накопичення і вивільнення біогенних елементів; залежність між щільністю популяції і плодючістю особин, тощо.

⁷² Дихлордифенілтрихлороцтова кислота – хлорований вуглеводень, який широко використовується як інсектицид: практично нерозчинний у воді, але добре розчиняється в оліях і жирах організмів, стійкий у навколишньому середовищі, т.то біомагніфікується, особливо у хижаків на вершині екологічних харчових мереж.

⁷³ Здатність до збереження цілісності системи внаслідок її реакцій, які компенсують зовнішній вплив.

Механізм позитивного зворотного зв'язку, навпаки, підсилює флуктуації, збільшує відхилення, переводячи систему до нерівноважного стану, руйнує її. Прикладами цього є втручання людини (вилучення хижаків з популяції, а отже і можливе різке зростання числа особин жертви); надмірне підвищення концентрації CO₂ та зростання температури через "парниковий ефект", що у свою чергу призводить до зниження фотосинтезу, що у свою чергу – до прискорення вивільнення CO₂ з ґрунту і можливе подальше підвищення концентрації CO₂; осушення ґрунту – підвищення температури повітря – збільшення випаровування з ґрунту – висушування ґрунту – підвищення температури повітря і так далі.

Інший приклад, це екологічна катастрофа, яка мала місце у 1958 році в Китаї. Уряд вирішив, що країна може обходитися без таких шкідників, як горобці. Одним з пунктів «Великого стрибка»⁷⁴ була боротьба з "шкідливими" біологічними об'єктами, до переліку яких потрапили у тому числі і горобці, які з'їдають багато зерна. Було дано наказ людям вийти і знищити всіх горобців. В результаті було знищено сотні мільйонів горобців, адже люди переслідували їх, поки птахи не були настільки знесиленими, що вони не могли триматись у повітрі і падали⁷⁵.

Проблема виникла уже в 1960 році, коли виявилось, що горобці живляться не лише зерном та насінням, а також комахами, популяції яких за відсутності їх природних ворогів почали інтенсивно зростати. Різні види сарани⁷⁶ масово розмножувались і знищували все на своєму шляху, включаючи врожаї, призначені для споживання людиною. В результаті від голоду за офіційними даними від китайського уряду загинуло 15 млн людей, хоча за іншими даними – понад 45 млн. Голоду сприяла також сильна засуха у 1960-му році.

4. Біологічний закон гомологічних рядів (В. І. Вавілов): види, роди, родини, мають тим більш гомологічні гени, чим ближче вони розташовані на ступенях еволюції.

Положення закону дозволяє краще зрозуміти принцип мутацій у природі, а саме те, що процес спадкової мінливості – це не випадкове, а закономірне явище, тобто мутації, що відбуваються випадково при їх об'єднанні підпорядковуються спільному закону⁷⁷.

Закон гомологічних рядів є одним із основних законів генетики, який вказує селекціонерам напрямки штучного добору.

4.2. Закони екології

Як зазначалось вище, закон – це зв'язок та взаємозалежність явищ об'єктивної дійсності.

В екології нараховується близько 50 законів, 40 правил та 36 принципів⁷⁸.

До розгляду пропонуються окремі найбільш важливі з них.

Закон взаємозамінності (компенсації) факторів Е. Рюбеля (E. Rübel, 1930 p.): відсутність або нестача якогось фактора може бути компенсована іншим аналогічним фактором.

Наприклад, нестача світла в теплиці компенсується збільшенням вмісту вуглекислого газу; або молюски (*Mytilus galloprovincialis*) при відсутності чи нестачі кальцію можуть будувати свої раковини використовуючи стронцій, при умові, що останнього у середовищі є у достатній кількості.

⁷⁴Економічна і політична кампанія в Китайській Народній Республіці з 1958 по 1960 рік, націлена на зміцнення індустріальної бази й різкий підйом економіки країни.

⁷⁵Кампанія була частиною ширшої кампанії "Чотири шкідники", яка також спрямовувалась на щурів, мух та комарів – і все це з метою покращення гігієни людини.

⁷⁶Шкідливі види комах, які збираються у зграї і при масовому розмноженні знищують посіви сільськогосподарських культур на великих площах.

⁷⁷Петренко Н.І., Лопатіна Н.В. <http://inb.dnsgb.com.ua/2009-3/09petrenko.pdf>

⁷⁸И. И.Дедю "Экологический энциклопедический словарь", Кишинев, 1989 г.

Проте така заміна або компенсація є відносною, тому що фундаментальні екологічні фактори є незамінними в принципі, про що йдеться у наступному законі.

Закон незамінності фундаментальних факторів В. Р. Вільямса (1949 р). У відповідності з даним законом повна відсутність в середовищі незамінних факторів не може бути замінена або компенсована іншим.

До фундаментальних факторів відносимо, насамперед, такі життєво важливі фактори (або умови існування) як вода, світло, повітря, поживні речовини та температура.

Закон толерантності В. Шелфорда (V. Shelford, 1913 р.): лімітуючим фактором процвітання організму може бути як min., так і max. фактора. Діапазон між ними – це величина *толрантності* або витривалості організму до даного фактора. Толерантність від лат. “tolerantia” – «терпеливий».

Кожна особина або популяція зазнає впливу екологічних факторів. Організми можуть мати значну толерантність до якогось одного фактора, але незначну до іншого. Коли організми мають широкий діапазон за всіма або багатьма факторами, це вказує на те, що такі організми можуть бути найбільш розповсюджені і саме вони сприяють збільшенню біологічного різноманіття в угрупованні.

У свою чергу даний закон є розширеним трактуванням *закону мінімуму Ю. Лібіха (J. Liebig)*, у відповідності з яким рівень продуктивності угруповання чи окремих організмів визначається фактором, що знаходиться в мінімумі. Дія закону мінімуму наглядно проілюстрована на прикладі бочки Добенека (рис 5).

Закон обмежувальних факторів або толерантності Ф. Б. Блекмана (F. Blackman, 1909 р.): фактори середовища, що мають *песимістичне* значення, тобто вони є найбільш віддалені від *оптимуму*, особливо обмежують існування виду.

Обмежувальні фактори – це фактори, яких недостатньо, або вони взагалі відсутні у середовищі: це екологічні умови і ресурси, які обмежують життєдіяльність організмів або окремі процеси. Це можуть бути як фізичні, так і біологічні фактори.

Дія даного закону добре ілюструється на прикладі процесу фотосинтезу, протікання якого, як відомо, контролюється багатьма факторами, але швидкість фотосинтезу буде залежати від фактора, який присутній в обмеженій кількості.

Так, якщо всі фактори (концентрація вуглекислого газу, світло, наявність води, температура, хлорофіл) присутні, але інтенсивність світла є низькою, тоді світло стане обмежувальним фактором, і швидкість фотосинтезу буде залежати лише від світла, тобто обмежувального фактора.

Обмежувальні фактори можуть обмежувати чисельність популяції (поживні речовини, простір та інші), як результат, вони можуть змусити організми конкурувати за них.

Даний закон є розширеним трактуванням згаданого вище *закону толерантності В. Шелфорда*.

Закон деградації якості енергії. У відповідності з даним законом, в процесі накопичення або використання енергії, частина її розсіюється або знецінюється, тобто стає *ентропічною* і не здатна виконувати роботу.

Ентропія походить з грецької, і означає поворот, зміна, перетворення, розсіювання, тобто відповідно до другого закону термодинаміки (закону ентропії) енергія перетворюється з високоякісних, впорядкованих форм у менш якісні, невпорядковані форми.

Такі енергії, як енергія вугілля, природного газу, атомна енергія та енергія нафти, є більш впорядкованими та концентрованими, тоді як теплова або сонячна енергія – менш впорядковані.

При використанні високоякісної (впорядкованої) енергії, надмірна або невикористана енергія виділяється в навколишнє середовище, відбувається його *деградація* (парникові газы, радіоактивні відходи, забруднення повітря). Закон демонструє неминучість погіршення якості довкілля для забезпечення існування життя та розвитку.

Закон єдності організм-середовище (сформульований у різний час різними вченими, у т. числі В. І. Вернадським): між організмом та середовищем існує тісний взаємовплив та взаємозалежність, що і зумовлює їх діалектичну єдність.

Такий взаємовплив та взаємозалежність проявляються через обмін речовинами, енергією та інформацією між організмом та середовищем у процесі їх взаємодії. Адже організми для підтримання життєдіяльності отримують з середовища речовини (хімічні елементи) та енергію Сонця. Після відмирання організмів, як речовина, так і енергія, повертаються назад у середовище у зміненому (трансформованому) вигляді, змінюючи відповідно довкілля. Як було показано В. І. Вернадським найбільш ефективним “агентом” у цій взаємодії виступає живий організм.

Закон є теоретичним та практичним фундаментом екології, одним з аспектів унікальності біологічних форм руху матерії. За логікою закону уся жива речовина Землі має єдину фізико-хімічну природу, а отже, наприклад, тривале використання *ксенобіотиків*⁷⁹, зокрема пестицидів або інших токсичних речовин, неминуче призведе до того, що шкідники, які розмножуються доволі швидко, пристосовуються до них та виживуть, тоді як обсяги хімічних забруднень при цьому зростатимуть і негативно діятимуть на біоту.

Закон критичних величин фактора також стосується факторіальної екології – якщо хоча б один з екологічних факторів наближається або виходить за рамки *критичних* (порогових або екстремальних) величин, то, не дивлячись на оптимальне поєднання інших факторів, організму загрожує летальний наслідок.

Тому, фактори середовища, які сильно відхиляються від оптимальних значень, мають першочергове значення для конкретного виду або популяцій.

Закон Р. Ліндемана (правило 10 %, R. Lindemann, 1942) обґрунтовує кількість або число трофічних ланок в екосистемі. Всі процеси, що відбуваються всередині живої системи, потребують енергії, яка передається через харчові ланцюги і мережі. У відповідності із положенням згаданого закону тільки частина енергії, а саме близько 10 %, що надходить на вищий трофічний рівень біоценозу передається організмам, а решта – втрачається.

Наприклад, кількість енергії, що надходить до третинних м'ясоїдних або хижаків, а це є 5 трофічний рівень становить 10^{-2} енергії, яку поглинули продуценти. Саме ця обставина зумовлює обмежену кількість, а саме 5-6 ланок або рівнів в харчовому ланцюзі незалежно від складу біоценозу.

Даний закон частіше розглядається як правило, або навіть спостереження, яке полягає у тому, що термодинамічні градієнти вздовж харчових ланцюгів змінюються. Рівень ефективності витрачання енергії також змінюється залежно від трофічного рівня та видового складу організмів, наприклад, *ектотермні* види, як правило, ефективніші, ніж *ендотермні*. Тому, вважається, що хижаки засвоюють енергію більш ефективно, ніж, наприклад, травоядні.

Закон незворотності взаємодії людина – біосфера П. Дансеро (P. Dansero, 1957). У відповідності з цим законом частина відновлюваних природних ресурсів (тварини та рослини), може стати *вичерпною* або *невідновною*, якщо людина своєю діяльністю створить неможливим їх відтворення. Із закону випливає, що споживацьке ставлення до природи неминуче несе за собою *незворотні* перетворення в біосфері.

Прикладів цьому є безліч: порушення біогеохімічних циклів, що склалися протягом мільйонів років; привнесення у природу нових сполук, переважно шкідливих для живого; зменшення запасів прісної води, забруднення повітря, виснаження ґрунту, зменшення чисельності видів, тощо.

Закон неоднозначної дії фактора на різні функції: кожний екологічний фактор неоднозначно або неоднаково діє на різні функції. Тобто, оптимум фактора для однієї функції або процесу може бути песимум для іншого.

⁷⁹Чужорідні для організму хімічні сполуки, які не використовуються для вироблення енергії, побудови клітин і тканин.

Так, наприклад, для проходження фази набрякання насіння у рослин, перш за все необхідна волога, тоді як у фазі проростання визначальним фактором є температура, а після появи сходів – світло.

Інший наприклад: птахи можуть порівняно легко переносити несприятливі умови влітку, такі як дощова погода, або відносно низькі температури тощо, оскільки вони захищені пір'ям як від вологи, так і від втрат тепла. Але за таких умов популяція їх може зменшитися, зокрема через негативний вплив погодних умов на вегетацію рослин та зниження врожаю, а отже і нестачі корму.

Закон зворотності біосфери П. Дансера (P. Dansero, 1957). Закон про оборотність біосфери стверджує, що біосфера прагне відновити екологічний баланс тим сильніше, чим більший тиск здійснюється на неї. Таке прагнення триватиме до тих пір, поки екосистема не досягне клімаксної фази розвитку.

Наприклад, ми можемо спостерігати, що поля, де припинено вирощування сільськогосподарських культур, з часом за умови невтручання людини поступово повертаються в “дикий” природний стан.

Закон фазових реакцій: це закон екологічної токсикології, згідно з положеннями якого обумовлюється ступінь прояву дії різних концентрацій шкідливих речовин на організм. Токсичні речовини залежно від концентрації можуть чинити на організми як стимулювальну, так і пригнічувальну дію. Так, малі концентрації токсиканта діють на організм в напрямку посилення або стимуляції його діяльності, тоді як більш високі – в напрямку пригнічення, а ще більш високі – призводять до летальних наслідків.

Наприклад, при застосуванні гормональних препаратів (стимуляторів росту) важливо дотримуватися правильної концентрації, адже в самій рослині ці сполуки виробляються в дуже незначних обсягах. Якщо кількість діючої речовини в розчині буде перевищувати рекомендовану, результатом може бути не стимулювальна, а навпаки, гальмівна дія. Дуже високі концентрації навіть здатні призвести до загибелі рослини, тобто у високих концентраціях такі речовини діятимуть не як стимулятори, а як гербіциди, які використовуються для пригнічення росту бур'янів.

Інший приклад стимулювальної дії знаходимо у радіобіології, яка позначається спеціальним терміном “радіаційний гормезис”. Поняття «гормезис» вперше запропонував вчений J. W. Gofman у 1946 році. Явище радіаційного гормезису полягає у збільшенні тривалості життя та проліферативної здатності тварин і популяцій бактеріальних клітин за дії малих доз випромінювання⁸⁰. Збільшення середньої тривалості життя при хронічному опроміненні в малих дозах достовірно встановлено в дослідах на мишах, морських свинках, щурах, та інших організмах.

Закон односпрямованості потоку енергії в біоценозах. Відповідно цього закону енергія, що надходить в біоценоз через фотосинтез передається від продуцентів до консументів або від фітофагів до зоофагів, від першого до другого, третього порядків і нарешті до мікроорганізмів – редуцентів. Напрямок цей необоротний і виражений в так званій екологічній піраміді. Вважається, що із зворотним потоком (від редуцентів до продуцентів) надходить всього $\approx 0,25$ % енергії⁸¹, тому про “кругообіг енергії” мова не йде.

По суті йдеться про те, що будь-який вид енергії в кінцевому рахунку перетворюється на тепло – форму енергії, найменш придатну для перетворення в роботу і яка найбільш легко розсіюється (див. *Закон деградації якості енергії*).

Закон зниження енергетичної ефективності природокористування: з часом при одержанні корисної продукції з природних екосистем на її одиницю витрачається більше енергії.

Наприклад, вважається, що кількість енергії, що витрачається на одиницю

⁸⁰Зазвичай “малими” вважаються дози іонізаційного випромінювання до 100 мЗв. Радіаційний гормезис може бути спричинений β , γ -випромінюванням з енергією близько 1 Мев та рентгенівським випромінюванням з енергією 0,1 – 0,3 Мев.

⁸¹У процесі утворення органічних речовин із неорганічних завдяки енергії, яка вивільняється під час перетворення неорганічних речовин (хемосинтез).

сільськогосподарської продукції у розвинених країнах, зросла з початку нинішнього століття у 8–10 разів⁸².

Закони екології Б. Коммонера (B. Commoner, 1974 р.) включають такі чотири закони (афоризми):

“усе пов’язано з усім” – жива динаміка складних екологічних ланцюгів врешті утворює єдину високоорганізовану систему. Існує одна екосфера для всіх живих організмів, і те, що впливає на одного з них, водночас впливає на всіх.

Наприклад, спалювання викопного палива перевантажує світовий вуглецевий цикл, що, в свою чергу, спричиняє різкі зміни клімату, глобального сніжного покриву, погодних умов, закислення океану, урожайності сільськогосподарських культур, рівня моря, тощо. Тому ігнорування того, що *“все пов’язане з усім іншим”* викликає екологічні, і як результат соціальні негаразди;

“усе повинно кудись діватись” – це проблема утилізації біосферою відходів людської цивілізації. У природі немає “відходів” і немає “місця”, куди можна було б викинути те, у чому “немає потреби”.

Будь-які відходи, що утворюються в одному екологічному процесі, переробляються в інший. Однією з головних причин нинішньої екологічної кризи є те, що із надр Землі було видобуто велику кількість матеріалів, які потім були перетворені в нові форми і викинуті в навколишнє середовище, не беручи до уваги, те, що *“все має кудись йти / діватись”*. Результатом цього часто є накопичення великої (шкідливої) кількості матеріалу, який “не належить” природі;

“природа знає краще” – необхідно бути більш обережними в ставленні до природи, повертатись до природи. Людство створило технологію “вдосконалення” природи, але будь-які намагання внести зміни в природні системи, за словами Б. Коммонера “ймовірно можуть нашкодити цій системі” і “відсутність певної речовини в природі часто є ознакою того, що вона є несумісною з хімією життя”;

“нічого не дається даремно” – в межах екосистеми нічого не може бути “виграно” або навпаки “втрачено,” все що з неї добуто має бути повернено, плати цієї уникнути неможливо, її можна лише відтермінувати.

Експлуатація природи завжди матиме “екологічні” витрати і неминуче передбачатиме перетворення ресурсів з корисних у “некорисні”. За словами вченого “... не існує такого поняття, як безкоштовний обід...”, “... в екології, як і в економіці, кожна вигода здобувається за певну ціну”.

Нинішня екологічна криза є попередженням про те, що з “платою” ми затягуємо занадто довго. Перелічені закони є не стільки винаходом вченого, скільки послідовним вираженням нових уявлень про природу.

4.3. Правила екології

Правило – це положення, що формулює певну закономірність або постійне співвідношення будь-яких явищ. Всього правил в екології нараховується близько 40. Найбільш важливими є такі:

Правило Ван'т-Гоффа-Аррєніуса (S. Arrhenius, 1889; J. van 't Hoff, 1884): емпіричне правило⁸³, яке дозволяє приблизно оцінити вплив температури на швидкість протікання хімічної реакції в інтервалі температур звичайно від 0 °С до 100 °С. Цьому ж правилу підкоряються і більшість процесів в живих організмах, що протікають як на молекулярному рівні, так і в складних ланцюгах біохімічних реакцій на клітинному рівні.

Згідно з даним правилом швидкість обміну речовин організму при підвищенні температури на 10°С може зрости в 2-4 рази, або відповідно знижуватись при зниженні

⁸²Природопользование: Словарь-справочник / Н. Ф. Реймерс. – М. : Мысль, 1990. – 637 с.

⁸³Правило, що ґрунтується не на теорії, а виведене із дослідних даних в результаті спостережень.

температури. Так, наприклад, у жужелиці, що мешкає в лісі, розвиток від яйця до дорослої особини триває 82 дні при температурі 15 °С та 46 днів при температурі 25 °С.

Разом з тим, слід зазначити, що використання формули Ван'т-Гоффа-Арреніуса в біології не завжди виправдано, оскільки температурні константи, що використовуються в хімії не завжди дотримуються в біологічних реакціях, оскільки живий організм на відміну від простої хімічної речовини є більш складною динамічною системою.

Тому залежність швидкості обміну речовин від температури у біологічних системах та при протіканні хімічних реакцій не завжди однакова. Гетерогенна природа живої речовини, відносно висока в'язкість протоплазми та наявність дифузії у більшості біологічних процесів обмежують швидкість їх протікання.

Правило Бергмана (С. Bergmann, 1847): чим крупніші тварини тим менше відношення поверхні тіла до об'єму і тим менші втрата тепла через тепловіддачу, завдяки чому знижується небезпека переохолодження.

Це найбільш вивчене екогеографічне правило, згідно з яким за інших рівних умов, "... всередині видів та серед близьких видів гомойотермних тварин⁸⁴ більший розмір часто досягається в холодному кліматі, ніж у більш теплом, що пов'язано з температурним бюджетом цих тварин".

Вчений врахував адаптивний механізм збереження та виділення тепла тіла, залежно від клімату, і припустив, що площа поверхні тварини визначає швидкість тепловіддачі, а його об'єм – обсяги тепла, що виділяється, тобто відношення площі поверхні до об'єму – це терморегуляційна здатність організму.

Оскільки об'єм збільшується швидше, ніж площа поверхні⁸⁵, відношення площі поверхні до об'єму організму зменшується, тобто втрати тепла, будуть меншими. Таким чином, гомойотермні тварини матимуть вужче співвідношення поверхні тіла до об'єму у вищих широтах (рис. 16, 17).

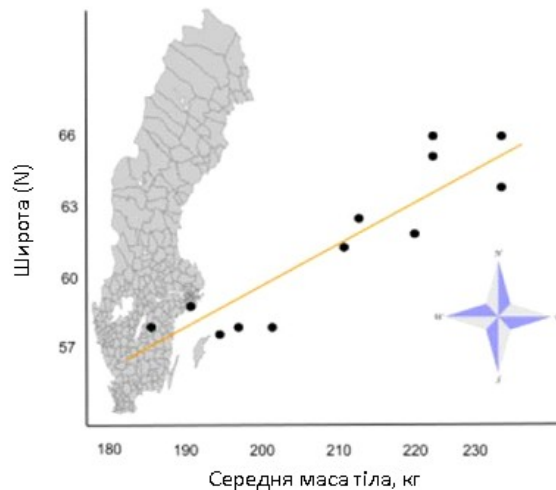


Рис. 16. Залежність маси тіла лося від широти місцевості⁸⁶.

Лисиці, олені та інші тварини, що мешкають в областях з холодним кліматом часто є крупними. У ендотермних тварин, що мешкають в холодному кліматі, частини тіла (вуха, кінцівки, хвіст), що виступають, переважно коротші та менші за розмірами, ніж у тварин, подібних за іншими ознаками, але таких, що мешкають в умовах теплого клімату (це *правило Аллена*, А. Allen, 1877, яке є окремим випадком правила Бергмана, рис. 18).

⁸⁴Підтримують постійну температуру тіла.

⁸⁵Відповідно до закону квадрата-куба: відношення двох об'ємів більше ніж відношення їх поверхонь.

⁸⁶<http://ecosensing.org/teaching/nrs-566-placed-based-ecology-ii>

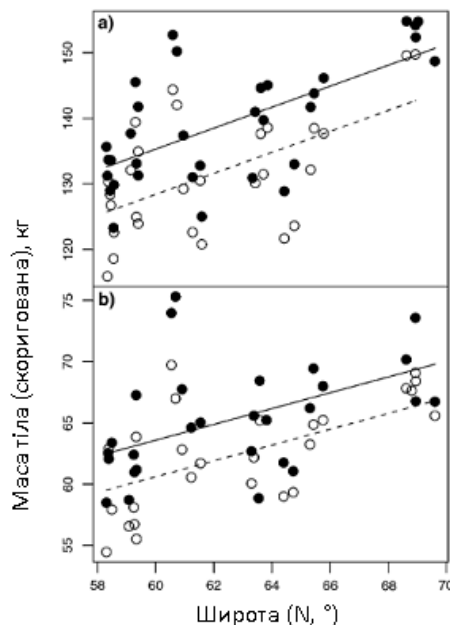


Рис. 17. Маса тіла самців (а) та самок (б) лося, скоригована на дату відстрілу, щодо широти (° N) у Норвегії. Відкриті кола та пунктирні лінії представляють самок, а заповнені кола та суцільні лінії – самців⁸⁷

Довші частини тіла збільшують площу поверхні, а отже, більшу можливість розсіювати тепло, тоді як коротші – зменшують площу поверхні і ефективніше підтримують тепло тіла. Такі пристосування дозволяють тваринам краще контролювати розсіювання тепла, адже менша площа поверхні тіла допомагає тваринам у більш холодних регіонах залишатися в теплі, уповільнюючі втрату тепла тіла.

Серед наземних екзотермних⁸⁸ хребетних правило Бергмана і Аллена, як правило, стосується земноводних та черепах, тоді як у змії та ящірок, що мешкають у більш теплих кліматичних зонах, спостерігається протилежна залежність.

Правило географічного оптимуму: в центрі видового ареалу умови існування даного виду є найсприятливішими, які погіршуються до периферії ареалу.

Географічний ареал, представлений в основному територіально близькими ділянками, на яких присутній даний таксон. При особливо сприятливих едафічних умовах краї ареалу можуть виходити за межі ареалу суцільного поширення виду у вигляді “язиків” або “островів”.

Особини, які мешкають у центрі видового ареалу, можуть дещо відрізнитися від особин з периферії, наприклад, у центрі видового ареалу форма крони дерева часто інша, ніж на периферії.

Так, береза пухнаста, або біла, у центрі видового ареалу представлена типовими деревоподібними формами, тоді як на периферії – кущоподібними⁸⁹.

Правило біологічного підсилення: накопичення живими організмами стійких хімічних речовин веде до біологічного підсилення їх дії в міру проходження у біологічних циклах та харчових ланцюгах. Зокрема в наземних екосистемах відбувається 10-ти кратне посилення концентрації токсичних речовин при переході на кожний наступний трофічний рівень.

⁸⁷I. Herfindal et al., 2006. Environmental phenology and geographical gradients in moose body mass. *Oecologia*, 150(2), p. 213-224.

⁸⁸Завдяки екзотермічним реакціям організми людини та тварин підтримують постійну температуру тіла.

⁸⁹<https://history.vn.ua/pidruchniki/ostapchenko-biology-and-ecology.php>

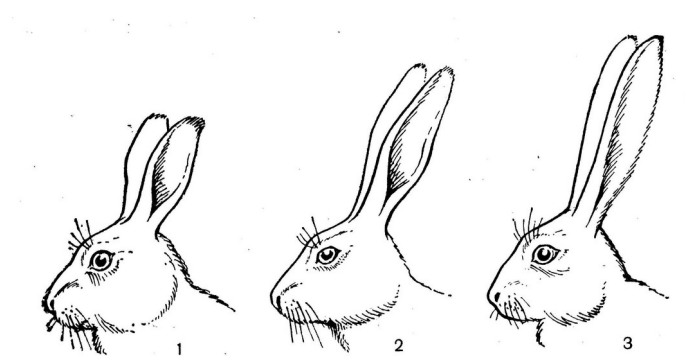


Рис. 18. Відносний розмір вушних раковин у зайців: 1 – біляк, 2 – толай (пісковик), 3 – американський заєць⁹⁰

Слід розрізнити поняття “біоаккумуляція” та біологічне підсилення (біомагніфікація або біологічне підсилення) – це два різні процеси, які часто протікають паралельно (рис. 19). Біоаккумуляція – це процес, за допомогою якого токсини потрапляють в харчову мережу, накопичуючись в окремих організмах, тоді як біомагніфікація – це процес, при якому токсини передаються з одного трофічного рівня на наступний (таким чином, підвищуючи концентрацію) в харчовій мережі. Стійкі органічні забруднювачі (ДДТ⁹¹, гептахлор, гексахлорбензол та ін.) можуть накопичуватися в жирових тканинах живих організмів.

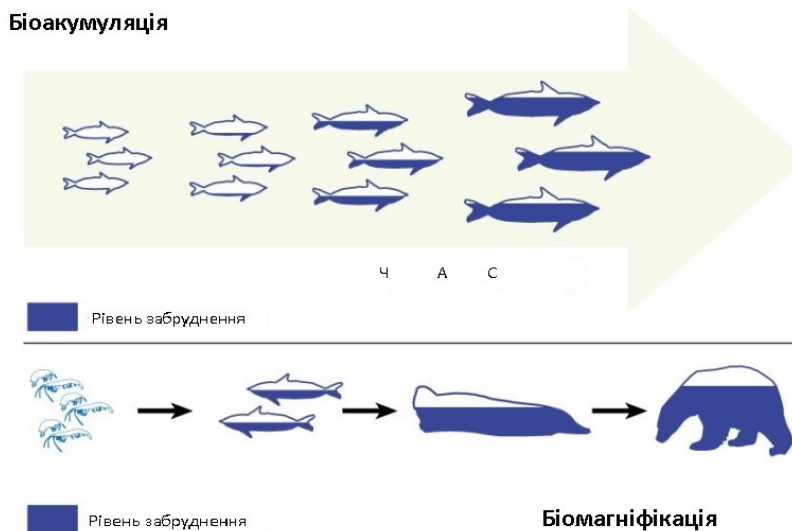


Рис. 19. Біоаккумуляція та біомагніфікація забруднювачів у водному та наземному середовищі⁹²

Незважаючи на те, що виробництво цих хімічних речовин було заборонено протягом 1970-х і 1980-х років, їх все ще можна знайти в океанах, а також тканинах багатьох морських тварин через: їх здатність зберігатися в навколишньому середовищі протягом тривалого періоду часу (1), переміщуватись у водному середовищі (2), і розчинятися в

⁹⁰ <http://cito-web.yspu.org/link1/metod/met38/node5.html>

⁹¹ Дихлордифенілтрихлорметилметан, інсектицид

⁹² www.mercurypolicy.scripts.mit.edu

жировій тканині живих організмів (3). З огляду на це такі хімічні речовини дуже добре піддаються як біологічному накопиченню та підвищенню їх концентрації.

Біоаккумуляція відбувається переважно на початку харчової мережі: фотосинтетичні організми (фітопланктон) поглинають хімічні речовини з морської води і накопичують їх у своїх тілах.

Біомагніфікація відбувається при споживанні фітопланктону організмами зоопланктону, концентрація хімічних речовин у яких на одиницю маси підвищиться. Чим більше забрудненого фітопланктону споживається організмами зоопланктону, тим вищою у них буде концентрація забруднювача. Чим довший харчовий ланцюг, тим вища концентрація на кожному наступному трофічному рівні, тому концентрація забруднювача у тканинах організмів заключної ланки (хижаки) океану може досягати летальних рівнів.

Наприклад, надзвичайно високий рівень стійких органічних забруднювачів виявлений у жировій тканині косаток – кінцевого хижака, що робить їх “найбільш токсичними тваринами в Арктиці”⁹³.

4.4. Принципи екології

Принцип (лат. “*principium*” – «основа») – це основне вихідне положення теорії, вчення, науки, світогляду і таке інше. Принципів екології нараховується близько 36. Зупинимось на окремих, найбільш важливих.

Принцип алелопатії: форма біотичних зв'язків між рослинами та мікроорганізмами, у тому числі водоростями та грибами, а також в межах цих груп організмів в фітоценозах шляхом виділення специфічних алелопатичних речовин.

Речовини можуть виділятися або активно (виділення, або ексудації коренів), або пасивно (в процесі гниття). Такий вплив може бути або інгібуючий, або стимулювальний.

Так, наприклад, пирій і деякі інші бур'яни здатні пригнічувати та витіснити інші культурні рослини. Дуб, ясен або волоський горіх та інші пригнічують трав'янисту рослинність під їх кроною, а також здатні легко вселятися в угруповання, негативно впливати на інші види, але, викликаючи ґрунтовтому, не здатні бути домінантами.

Листяна підстилка та виділення коренів деяких видів евкаліптів є алелопатичними для певних ґрунтових мікроорганізмів та видів рослин, тоді як, наприклад, айлант найвищий (*Ailanthus altissima*)⁹⁴ продукує в своїх коренях аллохімічні речовини, які стримують ріст багатьох інших рослин.

Алелопатичні речовини, якщо вони присутні у сортах сільськогосподарських культур, можуть зменшити потребу в засобах захисту рослин у боротьбі з бур'янами, особливо у використанні гербіцидів.

Алелопатичні ефекти часто модифікуються додатковими біотичними та абіотичними (кліматичні, фізичні, хімічні та біологічні, або ґрунтові) стресовими факторами, які можуть впливати на час появи, стійкість та концентрацію алелопатичних сполук у навколишньому середовищі.

Хоча термін “алелопатія” вперше було використано у 1930-х роках (термін запропонував учений Г. Молиш, Австрія, у 1937 р.), явище, яке воно описує (деякі рослини погано ростуть поблизу інших видів рослин), спостерігали досить давно.

Принцип раптового посилення патогенності. У відповідності з даним принципом *епідемії* (масове поширення інфекційного або паразитарного захворювання) та *епіфітотії* (масове захворювання рослин) здебільшого викликаються такими причинами:

⁹³<https://cimioutdoored.org/bioaccumulation-and-biomagnification>

⁹⁴Вид дерев з роду айлант родини сямарубових

- швидким або раптовим вселенням патогена⁹⁵ в екосистему, в якій механізм регуляції його чисельності малоефективний або взагалі відсутній;
- різкими або досить сильними змінами стану середовища, що призводять до порушення здатності екосистеми до саморегуляції.

Здатність мікробного агента викликати хворобу називається *патогенністю*, а ступінь патогенності (хвороботворності) певного інфекційного агента – *вірулентністю*.

Сильно вірулентні патогени майже завжди при введенні в організм призводять до хворобливого стану, тоді як менш вірулентні патогени можуть спричинити початкову інфекцію, але не завжди можуть спричинити тяжкі захворювання.

Мікроорганізми, у тому числі і патогенні, повсюдно поширені в навколишньому середовищі, і можуть проникати у екосистеми різними шляхами. Так, одним з шляхів вселення патогена в екосистему може бути через зміну чисельності або біомаси господарів, або видів, що взаємодіють з господарем або з патогеном.

Принцип екологічного дублювання: вид, що зник або був знищений, як правило, замінюється екологічно аналогічними видами. Так, зниклий або знищений вид у межах одного трофічного рівня екологічної піраміди замінюється іншим за схемою: дрібніший замінює більш крупного, нижче організований – більш високоорганізованого, більш генетично лабільний – менш генетично мінливого. При цьому хоча організми і стають меншими, але загальна їх біомаса часто не зменшується, а вид, що займає звільнену екологічну нішу здатний виконувати ті ж функції, що і зниклий вид. Так, наприклад, паразити змінюють хижаків, гризуни – копитних і так далі.

Причини екологічного дублювання можуть бути різними: повне винищення виду хижаком, спустошення лісу після пожежі, загибель мешканців водойми після скидання стічних вод, тощо.

Принцип ієрархічної організації (або інтегрованих рівнів): будь-яка біологічна система складається з біологічних, ієрархічно розміщених підсистем, серед яких виділяють: генетичні системи – клітинні системи – системи органів – системи організмів – системи популяцій – екосистеми – біосфера.

У дослівному значенні *ієрархія* – це підпорядкованість нижчих ланок вищим, контроль вищого над нижчим, ґрадуйована організація з декількох послідовних рівнів, при якій один із нижчих рівнів безпосередньо підпорядковується наступному вищому, а через нього – іншим вищим рівням аж до вершини.

У приведеній вище ієрархічній організації існування кожного вищого рівня обумовлюється існуванням всіх нижчих рівнів. Кожному вищому рівні характерні деякі нові властивості, яких немає на жодному з нижчих рівнів, що є важливою особливістю складних систем.

Це явище відоме як «ціле – це більше, ніж сума його частин». Порушення або зміни у нижчих рівнях, наприклад, випадкові мутації, впливатимуть на властивості більш високого рівня.

Принцип (екологічної) відповідності: для процвітання організм повинен приводити свої життєві процеси (потреби) у відповідність з особливостями (наявність ресурсів) середовища існування.

Фітоценотичні принципи П. Жаккара (1928) та біоценотичні принципи А. Тинемана (1939). Вони полягають у наступному:

1-й принцип говорить про те що, чим різноманітніші умови біотопу, тим більше число видів відповідного біоценозу.

Наприклад, тропічний ліс – це багатство екологічних ніш в різних ярусах рослинного покриву і ґрунту; багато видів дерев і кущів, рівний без коливань клімат. Саме тому тут мешкає багато видів тварин і рослин, але чисельність особин кожного виду – мала.

І навпаки, в однорідних умовах, наприклад, ґрунтові води, в небагатьох нішах є кілька видів, але чисельність їх тут досить значна.

⁹⁵ В екології терміни паразит, патоген та інфекційна хвороба часто використовуються як взаємозамінні для опису організмів, які живуть і отримують ресурси від господаря, як правило, на шкоду господаря.

2-й принцип полягає у тому, що чим більше умови біотопу відхиляються від певної “норми” і від властивого організмам оптимуму, тим бідніший видами і більш специфічним є даний біоценоз.

Наприклад, солоні озера, гарячі джерела, глибини озер, забруднені людиною водойми, в яких живуть переважно сапробіонти⁹⁶.

3-й принцип говорить про те що, чим плавніше змінюються умови середовища в біотопі, і чим довше він є незмінним – тим багатший видами є даний біоценоз, тим більше він врівноважений і стабільний. Саме тому старі клімаксні угруповання найбільш різноманітні і стабільні: це такі древні ендемічні озера як озеро Байкал, тропічні ліси та інше.

4-й принцип полягає у тому, що близькорідні види, як правило, не займають однакові екологічні ніші, тому багаті видами роди, представлені в біоценозі переважно якимось одним видом.

⁹⁶ Живуть у водоймах, забруднених органічними речовинами.

5. ЗАГАЛЬНІ ВІДОМОСТІ ПРО БІОСФЕРУ

5.1. Організм та середовище. 5.2. Взаємодія між організмом та середовищем. 5.3. Загальна характеристика біосфери. 5.4 Атмосфера та випромінювання. 5.5. Склад біосфери. Підсфери та надсфери, їх характеристика. 5.6. Основи функціонування біосфери. 5.7. Особливості еволюції.

5.1. Організм та середовище

Екологія – це наука, яка вивчає взаємозв'язки між живими організмами та середовищем, в якому вони живуть. З визначення випливає, що вивчаючи екологію, ми знайомимось з *організмами та середовищем*. Розглянемо поняття середовище.

Як уже зазначалось у розділі 2, середовище – це одне з основних понять в екології. Термін “середовище” походить від французького слова “environs”, що означає «оточення», «навколо», що «оточує» або «охоплює».

Тому, коротке визначення навколишнього середовища – це те що “оточує”.

Середовище – це також сукупність всіх зовнішніх умов, які впливають на організми. Під середовищем також розуміють комплекс природних тіл, сил та явищ. Середовище також є складовою *біогеоценозу*. Середовище створює умови існування рослинних та тваринних організмів, справляючи при цьому на них як посередній, так і безпосередній вплив.

Розрізняють *абіотичне і біотичне середовище*.

Абіотичне середовище – це сили та явища неживої природи, що справляють безпосередній або сторонній вплив на людину, рослини та тварин. Це материнська порода, ґрунт та його хімічний склад, волога, сонячне світло, вода та її хімічний склад, природний радіоактивний фон, тиск повітря і так далі.

Біотичне середовище – це сукупність організмів, що створюють умови існування для інших організмів. Одні з них (жертва–хижак) можуть слугувати їжею для інших, інші середовищем помешкання (паразит–господар), інші – сприяти розмноженню (комахи – запилювачі квіткових рослин) та інше. На відміну від абіотичного середовища в даному випадку також має місце взаємний вплив організмів різних видів.

Екологи використовують також термін “навколишнє середовище”, що також означає сукупність сил та явищ природи, тобто, це речовина та простір. Основу навколишнього середовища складають атмосфера, гідросфера та педосфера.

Використовують також термін “географічне середовище”, коли мають на увазі географічні компоненти природи. Як синонім може також використовуватись термін “географічна оболонка” – це природний комплекс зосереджений в просторі взаємодії літосфери, гідросфери, і, нарешті, біосфери.

Компоненти навколишнього середовища можна класифікувати як *природні та штучні* (створені людиною).

Серед природних компонентів зазвичай виділяють такі як:

літосфера – тверда, шарувата зовнішня оболонка Землі, що покриває всю планету, потужність якої в межах материків змінюється переважно в межах 100–250 км, тоді як у межах океанічних западин – 10–80 км.

Літосфера утворена гірськими породами і мінералами які формують материки, гори та дно океану і покривають ≈ 29 % поверхні Землі. Гірські породи також є основою формування ґрунтів, можуть бути органічними, глинистими, піщаними або кам'янистими;

гідросфера – вміщує в собі усі води, що знаходиться в Землі та навколо неї, а саме океани, озера, річки, ставки, струмки та інші водні об'єкти, а також містить усі водні організми. Це може бути морська і прісна вода. Гідросфера охоплює ≈ 71 % земної поверхні, з яких ≈ 97 % це води Світового океану, і лише ≈ 3 % становить прісна вода, яка зосереджена у льодовиках, річках та ставках;

атмосфера – це повітряна оболонка (суміш газів), що оточує поверхню Землі, містить гази, що захищають живі істоти від випромінювання Сонця та метеоритів.

Повітря атмосфери складається на $\approx 78\%$ з азоту, $\approx 21\%$ з кисню, $\approx 0,03\%$ з вуглекислого газу та інших газів. Атмосфера забезпечує підтримання температури біля земної поверхні та поглинає небезпечні ультрафіолетові промені, що надходять від Сонця;

біосфера представлена живими організмами, видами рослин, тварин, мікроорганізмів, включаючи одноклітинні організми. Всі живі організми біосфери, як зазначалось у попередньому розділі – “жива речовина” забезпечують потоки речовин та енергії через харчові мережі та трофічні рівні (про що йтиметься в наступних розділах), підтримуючи у такий спосіб рівновагу в природі.

Штучні компоненти навколишнього середовища – це все те, що створене людиною, тобто *антропосфера*. Вся інфраструктура такого середовища, яка створена людиною за допомогою природних компонентів навколишнього середовища, може розглядатися як частина антропосфери, наприклад, будівлі, зроблені з використанням дерева, цементу або води.

Організм. Щодо поняття “організм”, як згадувалось у розділі 2, його слід розглядати в двох аспектах. Організм у вузькому розумінні: – це особина індивід, або найменша біологічна одиниця виду. Йому властиві всі ознаки виду до якого він належить, а також він має свої індивідуальні морфологічні та фізіологічні особливості, які відрізняють його від інших особин або організмів того ж виду. Для колоніальних організмів, або тих, що розмножуються вегетативно, а також симбіонтів поняття організм в цьому розумінні є відносним.

Організм в широкому розумінні – це будь-яка біологічна або біокосна система, що складається із взаємозалежних та підпорядкованих елементів, якій притаманні особливості будови та функціонування як цілісного організму. У цьому випадку поняття організм включає в себе не лише окремі особини, а також колонії (дочірні особини, з'єднані з материнським тілом при розмноженні), сім'ї, популяції, біоценози. Тому в даному контексті кожний окремо взятий організм при взаємодії з середовищем виступає як цілісна система.

З точки зору рівня організації організмів розрізняють:

- *еукаріоти*, одно- та багатоклітинні організми, що мають виділене та оформлене ядро;
- *прокаріоти*, не мають відокремленого ядра, ядерний матеріал поширений по всій цитоплазмі. Інша назва – доядерні організми: бактерії, синьо-зелені водорості, іноді віруси.

5.2. Взаємодія між організмом та середовищем

Як відомо, всі живі організми та їх середовище взаємодіють, впливаючи один на одного різними способами. Популяції тварин та рослинних організмів залежать як одне від одного, так і від середовища.

У свою чергу екологічні фактори довкілля у своїй динаміці впливають на організми таким чином, що для одних з них умови є сприятливими для росту та розвитку, тоді як для інших – ні, вони змушені або мігрувати за межі даного ареалу, або можуть загинути.

Вплив середовища також проявляється, наприклад, через перенесення поживних речовини з наземних систем в озера та океани, що сприяє розвитку фітопланктону та водоростей, які у свою чергу служать кормом для зоопланктону, риб, морських ссавців та птахів.

З часом поживні речовини повертаються з океанів на сушу, у тому числі через повільні геологічні процеси, такі як підняття літосферних плит.

Під впливом середовища популяції також модифікуються або шляхом їх зростання, розповсюдження та розмноження, або шляхом загибелі та розкладання: окремі з них можуть досягти або найвищого ступеню розвитку або критичної стадії.

Організми населяють майже всі можливі середовища існування на Землі, від гарячих отворів у глибині океанічного дна до крижаних ділянок Арктики. Кожне з цих середовищ має як певні ресурси, так і обмеження, які у своїй сукупності формують

біоценоз, що заселяє дане середовище, а також стратегії, які види даного біоценозу використовують для виживання та розмноження.

Наприклад, морські ссавці (морські леви, *Eumetopias jubatus*) за рахунок обтічної форми тіла легко рухаються у воді, але це уповільнює їх рух на суші, в результаті чого вони сплять на березі, але полюють переважно у воді, де швидкість їх руху вища⁹⁷.

Інший приклад пристосування до умов середовища, це коли рослини та холоднокровні тварини мають більш темне забарвлення і розташовуються таким чином, щоб збільшити поглинання сонячної енергії в прохолодну погоду, або навпаки охолоджуються, випаровуючи велику кількість води.

Ці та інші пристосування організмів до умов середовища будуть розглянуті пізніше.

Отже, життя організмів повністю залежить від середовища.

Зокрема:

- організм отримує їжу з середовища;
- поширення організмів обмежується їх толерантністю до умов середовища (жаркий та сухий клімат пустель та холод полярних областей);
- функції живого організму та його форма також обумовлюються особливостями середовища: риби мають обтічну форму тіла, вміст O_2 в атмосфері 20,95 % обумовлює верхню межу швидкості процесів метаболізму в живих організмах і так далі.

Життєдіяльність організмів у свою чергу також впливає на середовище:

- вважається, що до появи зелених рослин атмосфера Землі складалася переважно з метану (CH_4), аміаку (NH_3), водяних парів (H_2O) та водню (H_2). Після появи зелених рослин (≈ 2 млрд років тому) більша частина H_2 внаслідок дисипації⁹⁸ перейшла до космічного простору. Азот та вуглець асимілювались рослинами, а їх місце в атмосфері частково зайняв кисень;
- коріння рослин, проникаючи в тріщини, сприяє подрібненню породи;
- гриби та бактерії за рахунок виділення кислот, а також гниючі рештки рослин також прискорюють вивітрювання порід;
- тварини через нори та ходи в ґрунті, витоштування та виділення екскрементів також беруть участь в процесах ґрунтоутворення;
- рослини впливають на водний режим. Так, на 1 гектар лісу припадає близько 4 гектарів листової поверхні рослин, внаслідок чого має місце інтенсивне випаровування з листової поверхні. Тому наявність лісового покриву підвищує кількість опадів; інтенсивне випаровування вологи з листя дерев призводить до того, що більша кількість водяного пару відразу ж конденсується і випадає поблизу у вигляді дощу;
- у результаті вирубки лісу посилюється ерозія, вимивання мінеральних поживних речовин та мулистих часток.

5.3. Загальна характеристика біосфери

В ієрархії екосистем самою крупною є екосистема Землі або біосфера (гр. "bio+spharion" – сфера поширення життя на Землі).

Перші уявлення про біосферу як «область життя» та зовнішню оболонку Землі належать Ж.-Б. Ламарку (J-B. de Lamarck) – французькому зоологу, анатому та натуралісту, який одним з перших запропонував цілісну теорію еволюції живого світу у 1809 році.

Термін "біосфера" вперше було використано англо-австрійським геологом Е. Зюсом (E. Suess, 1875) понад ста років тому в роботі «Das Antlitz der Erde, або «Обличчя Землі». Автор поєднав "сферу" та "життя", щоб виділити ту частину Землі, яка здатна підтримувати існування організмів, з метою кращого розуміння життя в цілому, у всіх його формах та з усіма його складними біологічними та геологічними взаємозв'язками.

Вагомий вклад у вчення про біосферу зробив вітчизняний вчений В. І. Вернадський, у роботах якого термін "біосфера" вперше з'явився у 1911 р.

⁹⁷Riedman, M. *Sea Otters*. Monterey, CA: Monterey Bay Aquarium Press, 1990

⁹⁸Від лат. "dissipato" – «розсіювання», перехід молекул газів з атмосфери планети до космічного простору.

Біосфера – це сфера життя, та частина Землі, де ми можемо знайти живі істоти, які розвиваються завдяки сонячній енергії.

Біосфера простягається від висот атмосфери, в яких можуть перебувати живі організми, до глибин океану, у яких повністю відсутнє світло. Життя існує в ґрунті, у повітрі, а також у воді.

У структурі біосфери, як і будь-якої екосистеми, можна виділити такі три компоненти: *абіотичні*, *біотичні* та *енергетичний*.

Абіотичні компоненти: об'єкти та явища неживої природи, наприклад, вода, кисень та вуглекислий газ повітря, природні мінерали, кліматичні фактори тощо, які необхідні для існування живих організмів.

Біотичні компоненти: рослини, тварин (у тому числі і люди) та мікроорганізм. Рослини (автотрофи) є дуже важливою частиною біотичних компонентів, адже в процесі фотосинтезу вони виробляють органічну речовину, яку споживають тварини (консументи). Тварини є основними споживачами рослинної продукції (гетеротрофи), саме вони використовують органічну речовину продуцентів і перетворюють її в енергію. Мікроорганізми (редуценти) розкладають відмерлі рештки як рослин, так і тварин.

Енергія: також важливий компонент біосфери, оскільки саме через потоки енергії та речовин підтримується існування життя на Землі.

Біосфера є унікальним утворенням, оскільки на жодній з планет сонячної системи на сьогодні ознак життя не встановлено. Взагалі білково-нуклеїнова форма життя, яка на сьогодні є єдино відомою, існує завдяки притоку сонячної енергії.

Потужність випромінювання Сонця складає $3,9 \cdot 10^{26}$ Вт. Вважається, що ця величина є відносно незмінною вже принаймні останні 4,5 млрд. років. Тому стабільність для живого, це надзвичайно важливо.

Земля має велику масу ($6 \cdot 10^{21}$ тонн), що забезпечує утримання навколо неї щільного шару атмосфери.

Основними характеристиками біосфери є такі:

- живі організми біосфери розвивається переважно в поверхневому шарі ґрунту, хоча одні здатні існувати на висоті до 6 кілометрів над рівнем моря, тоді як інші (деякі морські тварини) можуть жити на глибині до 7 кілометрів;
- основним джерелом енергії для організмів біосфери є сонячна енергія;
- біосферу населяє велика кількість живих організмів;
- біосфера – це єдиний шар, у якому можливе існування живих організмів;
- усі живі організми, які населяють біосферу, взаємодіють як один з одним, так і з середовищем.

Вважається, що “вік” біосфери становить $\approx 3,5$ млрд. років, рахуючи з часу появи стародавніх прокариотів, що вижили без кисню⁹⁹. З часом деякі з них почали використовувати сонячне світло і набули здатності виробляти органічні речовини у процесі фотосинтезу. В результаті змінюється склад як біосфери так і атмосфери, з'являються нові, більш складні форми життя, такі як рослини, а отже удосконалюється фотосинтез, з'являються тварини – споживачі рослинної продукції, та мікроорганізми, які здатні розкладати відмерлі рештки тварини та рослини та повертати у довкілля (у ґрунт та воду) поживні речовини. Так біосфера стає системою, яка здатна до саморегуляції та підтримання гомеостазу.

З однієї сторони біосфера – це невелике утворення, порівняно тонкий шар навколо планети, але з іншої сторони – це також найбільша екосистема Землі, яка представлена великою різноманітністю видів, гігантськими об'ємами води та величезними просторами суходолу.

Загальна маса біосфери становить $3 \cdot 10^{24}$ тонн, загальна кількість організмів понад 2 млн видів, в тому числі культурних рослин близько 0,5, а тварин близько 1 млн видів.

Разом з тим, загальна кількість видів остаточно невідома. За підрахунками вчених, на Землі існує від 5 до 50 млн видів організмів, з яких офіційно названо менше 2 млн. Багато організмів (мікроорганізми) мають малі розміри, заселяють найменші щілини

⁹⁹Одноклітинні організми, такі як бактерії та археї.

планети, куди складно дістатись, інші – багатоклітинні рослини та гриби, птахи, плазуни, земноводні та інші ссавці.

Всі названі організми Землі складають таку біомасу (табл. 3).

Таблиця 3

Біомаса організмів Землі (за М. І. Базилевичем та ін., 1971)

Середовище	Група організмів	Маса, тонн	Співвідношення, %
Континенти	Зелені рослини	$2,4 \cdot 10^{12}$	99,2
	Тварини та мікроорганізми	$0,02 \cdot 10^{12}$	0,8
Всього:		$2,42 \cdot 10^{12}$	100,0
Океани	Зелені рослини	$0,0002 \cdot 10^{12}$	6,3
	Тварини та мікроорганізми	$0,0030 \cdot 10^{12}$	93,7
Всього:		$0,0032 \cdot 10^{12}$	100,0
Всього біомаси:		$2,4232 \cdot 10^{12}$	

Таким чином загальна маса живої речовини планети становить $2,2 \cdot 10^{12}$ тонн. Решта біосфери зайнята:

- біогенними речовинами (нафта, вугілля, крейда і інше);
- косним тілом (гірська порода магматичного походження);
- біокосною речовиною (природні води, ґрунт тощо).

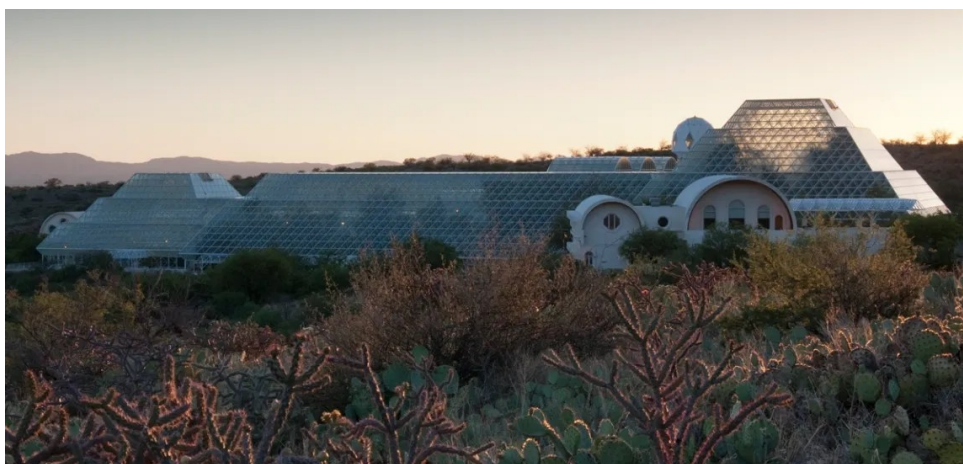


Рис. 20. Споруда “Біосфера 2”, штат Арізона, США (<https://edgeeffects.net/biosphere-2/>)

Як відомо, були намагання створити штучну біосферу – проект “Біосфера 2”. У 1991 році команда з восьми вчених переїхала у величезний автономний дослідницький центр під назвою «Біосфера 2» в штаті Арізона (США), у якому, у вигляді споруди, що нагадує теплицю, було штучно створено п’ять різних біомів, у тому числі сільськогосподарська екосистема.

Метою експерименту було вивчення взаємозв’язку між живими організмами та середовищем, а також з’ясування того, чи може людина жити, наприклад, в космосі. В результаті дослідники прожили у такій “біосфері” всього близько двох років, і врешті

решт змушені були її залишити, оскільки така споруда з різних причин виявилась непридатною для життя.

Це означає, що біосфера у дійсності влаштована досить складно, і людина на сьогодні не готова відтворити її штучний “аналог” (рис. 20).

5.4. Атмосфера та випромінювання

Радіаційні процеси в атмосфері відіграють важливу роль в енергетичному та радіаційному балансі системи Земля-атмосфера.

Сонячне випромінювання, яке не поглинається і не відбивається атмосферою (наприклад, хмарами), досягає поверхні Землі. Земля поглинає більшу частину енергії, що досягає її поверхні, решта відбивається від її поверхні і повертається назад у атмосферу. Загалом, атмосферою та поверхнею Землі, поглинається приблизно 70 % випромінювання, що надходить від Сонця, тоді як близько 30 % відбивається назад у космос і втрачається, тобто не нагріває земну поверхню.

Атмосфера є також прозорою щодо сонячного світла, але майже повністю поглинає власне невидиме теплове випромінювання Землі. При цьому більша його частина (приблизно 2/3) повертається назад і зігріває Землю. Таке теплове повітряне “покривало” не дозволяє Землі охолоджуватися. Завдяки цьому температура на нашій планеті підтримується в цілому комфортно в межах, що є придатними для життя.

Так, без цього природного парникового ефекту середня температура поверхні Землі була б непридатною для життя, оскільки становила б ≈ -18 °C замість ≈ 14 °C, які ми спостерігаємо сьогодні. Цей ефект посилюється за рахунок збільшення концентрації парникових газів в атмосфері внаслідок діяльності людини, наприклад спалювання викопного палива.

Основними парниковими газами є вуглекислий газ (CO_2), метан (CH_4) та закис азоту (N_2O). Суть даного явища полягає у тому, що CO_2 , водяна пара що містяться в атмосфері та інші перераховані вище газів через особливості їх молекулярної будови, поглинають інфрачервоні промені (а це і є теплове випромінювання), тому власному тепловому випромінюванню Землі не вдається без перешкод проникати в холодний космос.

У даному випадку атмосфера Землі відіграє приблизно ту ж роль, що і скло в теплиці. Тому з підвищенням вмісту CO_2 та інших газів в атмосфері спостерігається посилення явища, що дістало назву “парникового ефекту”, що призводить до “глобального потепління” або, у більш широкому розумінні до глобальних змін клімату.

Вважається, що саме з динамікою CO_2 в повітрі пов'язані такі явища, як періоди потепління та похолодання (зледеніння) в минулому. Отже, температура Землі залежить від багатьох факторів, включаючи концентрацію парникових газів, таких як водяна пара, метан та вуглекислий газ.

У свою чергу нагрівання тіла призводить до збільшення швидкості атомно-молекулярного переміщення, тобто зростання енергії невидимого випромінювання. Будь-яка клітина поверхні тіла випромінює невидимі інфрачервоні промені. Чим швидше ми рухаємося, тим більше невидимих променів випромінюється з поверхні, допомагаючи шкірі охолонути і зберегти температуру тіла в розумних межах, зручних організму.

Яким чином випромінювання атмосфери діє на живі організми? Як уже зазначалось у попередніх розділах, Сонце випромінює енергію в широкому діапазоні довжин хвиль, більшість з яких невидимі для людського ока. Чим коротша довжина хвилі, тим енергійніше випромінювання і тим більша ймовірність шкоди, яку воно може спричинити організму.

Ультрафіолетове (УФ) випромінювання, яке досягає поверхні Землі, має довжину хвилі від 290 до 400 нм, тоді як довжини хвиль видимого світла – від 400 до 700 нм. Дія УФ-випромінювання на організми залежить від довжини хвиль, і може діяти як шкідливо, так і корисно. Випромінювання УФ-хвиль більшої довжини (УФ-А, 320-400 нм), вважається корисним, так як сприяє виробленню вітаміну D шкірою, але може викликати сонячні опіки на шкірі людини та катаракту очей. УФ-хвилі короткої

довжини (УФ-В, 290-320 нм), на молекулярному рівні пошкоджує ДНК, тоді як хвилі до 290 нм не досягають поверхні Землі. Протягом мільйонів років еволюції в присутності УФ- випромінювання клітини розвинули здатність відновлювати пошкоджені молекули ДНК.

Про вплив УФ-променів на рослини, зокрема в природних екосистемах, таких як ліси, луки, тундра тощо, відомо порівняно мало. Разом з тим, результати досліджень, отриманих в теплицях та в результаті впливу штучних джерел ультрафіолетового випромінювання показують, що загалом УФ-промені шкідливо впливають на ріст рослин, зменшуючи розмір листя і обмежуючи площу, доступну для поглинання енергії.

В цілому ж, виявити вплив природного УФ-випромінювання на рослини доволі складно, насамперед через дію інших стресових факторів, таких як дефіцит води, елементів живлення, або підвищення концентрації вуглекислого газу.

З іншої сторони високо енергетичне короткохвильове (50-400 нм або 0,05-0,4 мкм) ультрафіолетове випромінювання, в спектрі сонячного випромінювання за межами атмосфери складає лише 9 %. Проникаючи через атмосферу біля поверхні Землі частка ультрафіолетового випромінювання становить лише 1,5-5 %. Проникаючи в зовнішній шар атмосфери Землі, найбільш енергетичні ультрафіолетові промені розривають молекули кисню на 2 атоми, один з яких приєднується до іншої молекули кисню, утворюючи при цьому озон.

Короткохвильові високоенергетичні УФ-промені, що поглинаються озоном, не проникають до зелених рослин і не руйнують клітини живих організмів. До земної поверхні проникають лише промені малих енергій, які як згадувалось вище, сприяють утворенню біологічно активних речовин, зокрема вітамінів групи D та інших, які підвищують стійкість організму до інфекцій, нормалізують процеси обміну речовин.

Крім того, під дією променів низьких енергій спостерігається почервоніння шкіри (еритема), яка звичайно переходить в захисну пігментацію шкіри – загар. Як зазначалось вище, великі дози можуть викликати пошкодження очей, опіки шкіри, а в окремих випадках навіть можуть викликати канцерогенез. У рослин ультрафіолет у великих дозах може змінювати активність ферментів та гормонів, впливати на синтез пігментів та інтенсивність фотосинтезу. Клітини мікроорганізмів під дією ультрафіолетових променів можуть або загинути, або в них зростає частота мутацій.

Видиме світло, як згадувалось у попередніх розділах, бере участь у процесах фотосинтезу, а інфрачервоне – справляє тепловий ефект на організми.

5.5. Склад біосфери. Підсфери та надсфери, їх характеристика

Найбільш продуктивний шар суші разом з освітленими шарами гідросфери називається *фітосфера* або *біофільм* (дослівно – це активна плівка Землі).

Також виділяють *біогеоценотичний* покрив – сукупність різноманітних біогеоценозів певної ділянки земної поверхні, або навіть усієї планети¹⁰⁰.

Як зазначено вище, життя зосереджено в трьох екосферах.

Атмосфера або *аеробіосфера*, яку населяють *аеробіонти*. У міру віддалення від поверхні Землі розрізняють:

тропобіосферу (гр. “*trōpos*” – «поворот», «зміна») постійно заселена частина аеробіосфери, що простягається від верхівок дерев до висоти нижнього ярусу хмар – 0,5–1,0 км¹⁰¹. У цій сфері звичайно зустрічаються птахи, рукокрилі (кажани та крилани¹⁰²), комахи, павуки, дрібне насіння, що рухається з потоками повітря, пилок квітів, спори грибів, мікроорганізми та ін. У цій же сфері зосереджені переважно віруси, мікроорганізми, фітонциди та інші речовини біогенного походження;

альтобіосферу (гр. “*altus*” – «високий»), де життя також теоретично можливе, температура тут не вище 0 °С, висота від 0,5-1,0 км до 15-22 км. Тут можуть зустрічатись

¹⁰⁰у останньому випадку – найбільша типологічна одиниця в біогеоценозі.

¹⁰¹За іншою класифікацією до 6...7 км

¹⁰² Найбільші рукокрилі в світі, що живуть у тропічній і субтропічній Азії, Індії, Австралії, Океанії, на островах поблизу Африки.

організми переважно великих розмірів птахи (орли, соколи та інші денні хижі птахи; лелеки, журавлі, лебеді, дикі гуси) в основному під час осінніх та весняних перельотів до місць зимівлі та гніздувань. Повітряними течіями сюди також можуть заносити випадкові організми. У верхній частині альтиобіосфери знаходиться озоновий шар. Над ним знаходиться парабіосфера, де живі організми відсутні;

парабіосферу (“para” – префікс, що означає «суміжність», «переміщення», «відступ», «відхилення», «зміну»), яка знаходиться вище альтиобіосфери. Біогени тут взагалі відсутні (рис. 21), але випадково трапляються лише продукти життєдіяльності організмів та їх рештки, занесені ураганами. Живі організми можуть потрапляти сюди, але не розмножуються і швидко гинуть під дією ультрафіолетового випромінювання.

Гідросфера, яку населяють відповідно *гідробіонти*. Гідросфера у свою чергу поділяється на *океанобіосферу* або *мариносферу* та континентальні *водойми*.

З точки зору вчення про рівень проникнення сонячної радіації гідросферу поділяють на *фотобіосферу* або освітлену частину водного середовища, *дисфотосферу* або *слабо освітлену частину*, та *афотосферу*, де світло взагалі відсутнє.

В океанах фотосфера – відносно добре освітлений шар біосфери, що освітлюється сонячним промінням до глибини 150-200 м, де проходять процеси фотосинтезу.



Рис. 21. Верхній атмосферний, трансатлантичний транспорт мікроорганізмів у африканських пустельних пучках у вигляді фіолетових смуг. На горизонті видно грозову конвекцію – один із багатьох механізмів, що забезпечують підняття пилу та мікроорганізмів на великі висоти, досягнувши яких мікроорганізми можуть розійтися по всьому світу (Griffin, 2012)¹⁰³

У межах дисфотосфери сонячне світло майже відсутнє, тобто спостерігається явище сутінок, сюди проникає не більше 1 % сонячної радіації.

Афотосфера – це сфера у якій світло відсутнє повністю.

Наступна екосфера це *літосфера* або *геобіосфера*, яку населяють відповідно *геобіонти*. Це верхня тверда оболонка Землі, що поширена до глибини 150–200 км, в тому числі на континентах 50–75 км, а на дні океану 5–100 км і становить приблизно 10 % маси Землі. До складу ж біосфери входить лише верхня її частина, до глибини поширення життя. У верхній частині земної кори розвинені ґрунти, які мають товщину від 15–25 см до 3 м.

Глибини літосфери, особливо підземні води, представлені *літобіосферою* – частина біосфери у межах від глибини ≈ 2 –3 м до ≈ 6 км. У цій зоні поширені організми, які

¹⁰³ D. Smith. 2013. Microbes in the Upper Atmosphere and Unique Opportunities for Astrobiology Research. *Astrobiology*, 13(10).

можуть жити у шпаринах або підземних водоймах. Щодо видів, які живуть у межах цієї сфери відомо досить мало.

Життя на глибині понад 1 км представлено *телуробіосферою* (лат. “tellus”, “telluris” – «земля») – частина літосфери з гіпогенними середовищами існування¹⁰⁴, у межах якої можуть існувати лише організми-анаероби. Одні з них можуть існувати у печерах та підземних просторах над рівнем води, інші у підземних водах (водоносні горизонти, підземні річки, тощо). Серед видів організмів, зокрема тварин, що живуть в підземних водах, розрізняють такі:

стигоксени (гр. “stigos” – назва підземної ріки, “xenos” – «чужий»), тварини, що випадково потрапили в печерні підземні води, здебільшого це ракоподібні;

стигофіли (живуть в підземних водах, але також можуть жити в прісноводних поверхневих водах), наприклад, гідра прісноводна, губки, молюски та інші, або осколки деревних біот, що в свій час зникли з поверхні планети.

Теоретично життя може існувати і глибше. Так на глибині понад 3 км і тиску близько 300 атм. в гідротермальних отворах океану (“чорні курці”) було знайдено організми у вигляді спор та цист.

Гідротермальні отвори – це природно утворені структури, що знаходяться в океані. Зазвичай вони зустрічаються на краях тектонічних плит, які розсуваються. Такі отвори викидають рідину, нагріту до екстремальних температур при просочуванні крізь земну кору з океану.

Вони схожі на гарячі джерела на дні моря, у яких морська вода просочується в тріщини, глибоко в кору, де вона тісно контактує з підстилаючою мантією і нагрівається. Коли така гаряча рідина виривається з морського дна, вона починає змішуватися з холодною навколишньою морською водою, мінерали, розчинені в такій гарячій рідині, починають випадати в осад, утворюючи тверду структуру навколо вентиляційної рідини, відомої як вентиляційний димохід або “чорні курці” та “білі курці”.

Температура рідини, що виділяється з гідротермальних отворів може досягати понад 400 °С, але, як правило, вона досить швидко охолоджується в процесі перемішування з морською водою до температури близько 20 °С.

Така температура є комфортною для багатьох тварин, харчовий ланцюг яких побудований на основі хемосинтезу, який здійснюється бактеріями. При цьому хімічна енергія використовується для перетворення вуглекислого газу в цукор, тобто по суті, в їжу при повній відсутності сонячного світла. Більшість тварин у такому симбіозі із архебактеріями, постачають останнім сірководень та вуглекислий газ, а бактерії, у свою чергу, “годуєть” господаря синтезованими цукрами.

В процесі еволюції до такого способу життя пристосувались багато видів різноманітних тварин, серед яких такі як лускоподібні черевоногі молюски (*Chrysomallon squamiferum*), окремі види крабів та великі колонії вентиляційних мідій і велетенських трубчастих червів.

Це одна з найбільш термостійких багатоклітинних тварин на планеті, яка здатна витримувати стрибки температури понад 80 °С.

Мікроорганізми у таких місцях можуть виживати при температурі близько 120 °С, тоді як більшість тварин, як відомо, не можуть існувати при температурі понад 40 °С. Середня біомаса у таких місцях складає 50–52 кг/м², що співставно з величиною біомаси тропічних лісів.

У цілому ж за сучасними уявленнями життя обмежене глибиною 5–6 км в ґрунті, а у океанських глибинах до 11 км. Верхня межа активного поширення життя – 6 км. Тому власне біосфера, як шар активного поширення життя на суші, становить близько 12 км, а в межах океану до 17 км. Хоча товщина такої “плівки” і становить близько 20 км (якщо подивитися на неї зверху вниз), все ж майже все життя існує приблизно до глибини 500 метрів під поверхнею океану, та до висоти близько 6 км над рівнем моря.

¹⁰⁴ Стосовно процесів у глибині земних надр, пов'язаних із внутрішніми (планетарними) джерелами енергії.

5.6. Основи функціонування біосфери

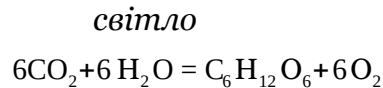
Для росту, дихання, розмноження та здійснення рухів організмам потрібна енергія. Енергія, як відомо, не може бути створена з нічого, тому організми використовують енергію, яка передається в межах екосистеми.

Основним джерелом енергії майже для кожної екосистеми на Землі є Сонце. Розгляне у загальних рисах рух енергії в екосистемі.

Живий світ Землі представлений організмами таких основних типів:

продуценти або *автотрофи* – організми, що продукують або створюють органічну речовину. Основні продуценти – це зелені наземні рослини, фітопланктон і макрофіти¹⁰⁵. Вони забезпечують створення ≈ 200 млрд тонн органічної речовини щороку, засвоюючи при цьому ≈ 50 млрд тонн CO_2 , розкладаючи ≈ 130 млрд тонн води та виділяючи ≈ 100 млрд тонн кисню. При цьому зв'язується енергія $3 \cdot 10^{18}$ кДж, що в ≈ 10 разів вище рівня світового споживання палива, та в ≈ 200 разів вище енергії продуктів харчування.

Це перша ланка ланцюга живлення в екосистемі. В основі процесу створення органічної речовини лежить фотосинтез, що по суті являє собою перетворення енергії сонячного світла в хімічну енергію біологічних молекул:



хлорофіл

консументи або *гетеротрофи* (лат. “consumo” – «споживаю») одержують енергію за рахунок харчування *автотрофами* або інші *консументами*. Це всі тварини, хижаки, паразити, деякі мікроорганізми, паразитичні рослини та гриби. Серед консументів розрізняють *первинні консументи* або рослиноїдні організми та *вторинні консументи* або м'ясоїдні, які є керувальною ланкою в екосистемі.

редуценти або *деструктори* (лат. “reducens” – «повертати назад») – це мікроорганізми, що розкладають органічну речовину відмерлих продуцентів та консументів до води, CO_2 та мінеральних солей. Дана екологічна група організмів представлена переважно грибами та бактеріями. Це заключна (редуцентна) ланка в екосистемі. Редуценти сприяють самоочищенню екосистеми. Саме тому забруднення здебільшого пов'язане з тим, що *редуценти* не встигають або потенційно не здатні утилізувати відходи, створені людиною.

Отже, продуценти використовують енергію Сонця для створення органічних речовин у вигляді глюкози, після чого продуценти споживаються консументами першого порядку, які у свою чергу слугують їжею для консументів другого порядку, і так далі.

Таким чином енергія передається з одного трофічного рівня до наступного. Кожна ланка харчового (трофічного) ланцюга представляє новий трофічний рівень. Внизу такого харчового ланцюга завжди знаходиться продуцент, який засвоює енергію Сонця, перетворює її в енергію біологічних молекул (органічних речовин), необхідних для підтримки решти харчового ланцюга у відповідних екосистемах.

Відносини між цими групами організмів в екосистемі досить складні і на сьогодні зрозумілі лише в загальних рисах. Дані відношення визначаються за формулою:

$$A = \frac{N(N-1)}{2},$$

де A – число взаємозв'язків, N – число видів в екосистемі.

Так, наприклад, при чисельності 1 000 видів в екосистемі A буде становити $1\,000 \cdot 999 / 2 = 500\,000$.

¹⁰⁵ Крупні багатоклітинні водорості та водні рослини.

Тому недбале втручання людини в процеси діяльності біосфери, наприклад, знищення хижих звірів, птахів та інше призводило навіть до епідемій.

Крім енергетичних, харчових і хімічних зв'язків в біосфері присутні також інформаційні зв'язки. Це зорова, слухова або звукова, хімічна та інші види інформації. Всі ці види інформації враховуються живими організмами. Наприклад, зниження інтенсивності розмноження організмів при їх переущільненні чи забрудненні середовища, навіть при наявності достатньої кількості корму.

5.7. Особливості еволюції

Вивчення походження та ранньої еволюції життя, поряд із довгостроковою еволюцією навколишнього середовища Землі, допомагає нам зрозуміти, чому Земля стала придатною для життя і чому земне життя зберігається мільярди років.

Пошуки відповіді на питання як почалося життя на Землі тривають давно а питання походження життя, ймовірно є найбільш фундаментальною і в той же час найменш зрозумілою біологічною проблемою.

Дане питання, яке є центральним для багатьох наукових та філософських проблем, на сьогодні, у цілому, вивчене досить мало, і насправді, однозначної відповіді на те, як саме виникло життя з неорганічної речовини мільярди років тому немає. Але про деякі найперші живі істоти на Землі дещо відомо.

Так, відомо, що життя на Землі пов'язано з сполуками, що містять такі елементи, як вуглець, азот, водень та кисень. Ці елементи існували лише в неорганічній формі, а саме в гірських породах, атмосфері та ранньому океані.

Раніше вважали, що життя виникло на Землі близько 3 млрд років тому. Але результати останніх досліджень викопних хімічних сполук, продуктів життєдіяльності перших організмів свідчать про можливість зародження життя $\approx 4,2$ млрд років тому, тобто протягом ≈ 200 млн років після появи рідкої води та формування океанів¹⁰⁶.

У будь-якому разі вважається, що перші організми, а саме найдавніші форми життя, які спочатку виникли – це були клітини, які за своєю будовою були схожі на прокариотів, і які звичайно були хемотрофами, тобто отримували енергію за рахунок окислення неорганічних речовин і живились сполуками вуглецю, що накопичувалися в ранніх океанах Землі. Навіть сьогодні більшість живих істот є водними організмами.

З часом з'являються, або виокремлюються бактерії, які, як вважається, розвинули *аноксигенний* фотосинтез, в процесі якого не виділяється кисень. Пізніше з'являються фотосинтетичні ціанобактерії, які уже були здатні здійснювати *оксигенний* фотосинтез.

Ціанобактерії, які також відомі як синьо-зелені водорості, відіграли особливу роль в процесі еволюції, оскільки, саме вони почали продукувати кисень та поступово змінювати склад атмосфери Землі.

Грунтуючись на рештках, які були знайдені в гірських породах, вважається, що ціанобактерії могли з'явитись близько 3,5 млрд років тому. Не зважаючи на те, що їх зазвичай називають синьо-зеленими водоростями, як і бактерії загалом, вони також є прокариотичними формами життя. Клітини цих одноклітинних організмів, так же як і клітини архей¹⁰⁷, не мають чітких ядер – їх генетичний матеріал змішується з рештою клітини. Тому їх класифікують як прокариоти, тоді як всі інші форми життя на Землі, включаючи справжні водорості, складаються з еукаріотичних клітин з органелами та з генетичним матеріалом, що міститься в ядрі.

Як бактерії, так і археї, є толерантними до екстремальних умов середовища і принаймні окремі з них можуть існувати за умов як високих, так і низьких температур, у надзвичайно солоній, кислій, або лужній воді, при яких більшість еукаріотів не можуть вижити.

¹⁰⁶ Dodd M.S. et al., Evidence for early life in Earth's oldest hydrothermal vent precipitates, 2017. <https://www.researchgate.net/publication/319542108>

¹⁰⁷ Мікроскопічні одноклітинні прокариоти, що відрізняються від справжніх бактерій складом і послідовністю нуклеотидів.

Поступово розвивались і інші організми, які для генерування власної енергії почали використовувати енергію Сонця разом із такими сполуками, як, наприклад, *сульфіди*. Потім, як зазначалось вище, ціанобактерії для процесу фотосинтезу почали використовувати воду, виділяючи кисень як побічний продукт. З часом в атмосфері Землі накопичувалося достатньо кисню, що забезпечило еволюцію організмів, що використовують кисень.

Вважається, що клітини еукаріотичних організмів в результаті симбіотичних зв'язків еволюціонували саме з бактерій. Згідно однієї з гіпотез суть цих стосунків зводилась до того, що одна прокаріотична бактерія поглинається іншою. В результаті одна з двох клітин продовжувала існувати всередині іншої, що очевидно було корисно для обох клітин. В результаті еволюції такі клітини ставали більшими за розмірами та більш розвиненими, з часом у них виокремилось морфологічно сформоване ядро та мембранні субклітинні оргanelи.

Незалежно від того, як саме це відбувалось, еволюція еукаріотичних клітин стала важливою віхою в історії життя на Землі. З часом, у міру того, як умови на Землі ставали більш сприятливими, починали еволюціонувати більш складні організми, а саме виокремились такі групи еукаріотичних організмів як зелені, бурі та червоні водорості, а також гриби.

Збагачення атмосфери киснем, у тому числі і за рахунок водоростей, з часом сприяло появі на суші перших наземних рослин – *псилофітів* (гр “psulos” – «голий») або *риніофітів*, які могли вперше з'явитись приблизно 400–500 млн. років тому. Це одні з найдавніших, найпримітивніших безлистих рослин простої будови трав'янистих чи кущистих форм з дихотомічним стеблом, предки плаунів і папоротеподібних. Такі ранні рослини сприяли підвищенню рівня кисню в атмосфері, оскільки вони ставали основними продуцентами на Землі.

Еволюція рослин відбувалася шляхом поступового розвитку нових структур, та головним чином механізмів розмноження, що дозволило рослинам завоювати сушу. Адже у водному середовищі чоловічі статеві клітини могли підпливати до жіночих і таким чином їх запліднювати. Ймовірно, що перші наземні рослини також могли розмножуватись подібним чином, адже вони зростали на болотистих берегах близько до води. Але згодом, наземні рослини почали розвивати на кінчиках стебел спеціальні спори (репродуктивні клітини), які могли поширюватись з допомогою вітру.

Серед інших викликів, з якими доводилося боротися наземним організмам, це наприклад, висихання, що є постійною небезпекою для організмів, що піддаються впливу повітря, адже усередині клітини знаходиться переважно вода. Поступово у рослин з'явилась толерантність до висихання.

Так, наприклад, багато видів мохів за відсутності опадів можуть здаватися б повністю висихати, але відразу після дощу вони поглинають вологу опадів і відновлюють свій здоровий зелений вигляд.

Інший спосіб перенесення несприятливих умов зволоження – це колонізація середовищ, де посуха трапляється порівняно рідко. Так, папороті, які вважаються еволюційними попередниками всіх насінних рослин, процвітають у вологих і прохолодних місцях, таких як підлісок помірних лісів.

З часом, рослини розвинули стійкість до висихання, що дало їм можливість, як наприклад кактусам, мінімізувати втрати води настільки, що вони змогли вижити в надзвичайно сухих умовах.

Крім умов зволоження на суші організм також піддається впливу мутагенної дії сонячної радіації, оскільки повітря затримує не всі ультрафіолетові промені Сонця.

Але життя на суші це не лише виклики, а також і переваги.

Так, по-перше, тут багато сонячного світла, спектральний склад якого менше змінений у порівнянні з складом у водному середовищі, де вода діє як фільтр, змінюючи спектральну якість світла, поглиненого хлорофілом.

По-друге, вуглекислий газ легше доступний у повітрі, ніж у воді, а по-третє, оскільки наземні рослини еволюціонували сушу раніше наземних тварин, останні не становили загрози існуванню рослин.

Звичайно, після появи тварин на суші все змінилось, і останні почали харчувалися рослинами, які у свою чергу, адаптувались і у них з'явилося ряд пристосувань для захисту: від появи колючок до виділення токсичних хімічних речовин.

Скам'янілості вказують на те, що до кінця девонського періоду (≈ 345 млн років тому) на Землі з'явилися плауноподібні, хвощеподібні, папоротеподібні і голонасінні рослини, багато з яких були представлені деревними формами, тобто появились ліси. Така рослинність сприяла збагаченню атмосфери киснем, сприяючи при цьому колонізації суходолу тваринами. Рослини також встановили симбіотичні стосунки з грибами, тобто *мікоризу* – взаємозв'язок, при якому грибова мережа ниток гриба – міцелій, допомагає кореневій системі рослин у забезпеченні їх водою та елементами мінерального живлення, а рослини забезпечують гриби продуктами фотосинтезу.

Все ж, наземне середовище та повітря на відміну від водного є більш жорстким для організмів, пристосованих до життя у воді. Так, у наземному середовищі діє сила тяжіння, тоді як у водному цьому протидіє виштовхувальна сила води. У повітрі не можна “плавати”, тому наземні тварини повинні мати “тканину”, яка сама себе підтримувала б. Оскільки вміст вологі у повітрі досить низький, наземним організмам потрібна якась шкіра або шерсть, щоб уникнути випаровування життєво важливої вологі.

Оскільки водні організми обмінюються киснем та двоокисом вуглецю, розчиненими у воді, для дихання у повітрі потрібно розвивати нові структури, адже як кисень так і вуглекислий газ є газами.

Для пересування у просторі водні тварини можуть плавати або рухатись іншим чином у воді, тоді як для здійснення рухів у наземному середовищі такі рухи повинні бути якимось чином модифіковані.

Передача світла, звуків і запахів у воді відбувається інакше, ніж у повітрі, а деякі органи чуття, наприклад, відчуття тиску, взагалі не працюють у повітрі. Тому наземні тварини повинні розвивати нові пристосування для подолання цих відмінностей.

Першими наземними тваринами були різні типи членистоногих: предки багатоніжок. Вони жили ранніми рослинами і споживали одне одного. Усі первісні хребетні були водними, тобто рибами, у тому числі багато видів, що жили в прісних водах.

Прісноводні водойми відрізняються від водного морського середовища, тому різні типи риб розвинули ряд пристосувань. У озерах, ставках та болотах кисень часто витрачається, тому деякі види риб розвинули легені, щоб поглинати повітря. У окремих видів риб такі легені залишились, тоді як в інших вони перетворились на плавальний міхур.

Оскільки прісноводні водойми часто пересихають, одні види пристосувались до закопування в бруд щоб пережити до сезону дощів, інші переходили з одного висохлого водного джерела до іншого, наприклад, вугри, соми, тощо.

Вважається, що результаті з'явилися хребетні, які мали кістковий скелет та кісткові кінцівки для пересування на суші або на дні озера. Одні з них, ймовірно, все ще жили лише у воді (перші амфібії), тоді як інші (ранні тетраподи – “чотириногі”), можливо, отримували більшу частину їжі з суші, з яких пізніше розвинулись наземні хребетні.

Шкіра ранніх “земноводних”, часто була вкрита лускою, як у риб. Як і риби, вони все ще відкладали яйця у воду, а їх молодняк (пуголовки) часто має зябра. З часом вони адаптувались до життя на суші і стали наземними протягом усього свого життєвого циклу.

Вважається, що ці хребетні були переважно холоднокровними (зігрівають тіло переважно за допомогою сонячного світла), хоча окремі могли бути принаймні частково теплокровними.

6. СЕРЕДОВИЩЕ ТА ОРГАНІЗМ

6.1. Особливості водного середовища та організмів. 6.2. Особливості наземного середовища та організмів. 6.3. Світло у водному та наземному середовищі. 6.4. Кисень у водному та наземному середовищі. 6.5. Мінеральні речовини. 6.6. Термічні властивості води. 6.7. Проблема втрати води.

Оскільки все пізнається в порівнянні доречно провести оцінювання відмінностей між водним та наземним середовищем шляхом зіставлення саме властивостей води і повітря.

6.1. Особливості водного середовища та організмів

Вода є найважливішою хімічною сполукою, яка забезпечує існування живих організмів на Землі. Організми, що живуть у гідросфері називають водними організмами, які становлять більшість організмів на Землі.

Як було зазначено у попередньому розділі життя зародилося в океані незабаром після його формування. Поява фотосинтетичних організмів, які продукували вільні молекули кисню, змінило атмосферу Землі. Після виникнення в океані живі організми урізноманітнюються, пристосовуються до різних водних середовищ, а згодом переходять до наземного середовища.

Поверхня Землі на 75 % покрита водою, включаючи території що покриті кригою. Вода є незамінною для живих організмів і всі живі організми залежать від води.

Серед планет Сонячної системи рідка вода існує лише на Землі. Вода – це унікальна речовина, яка може існувати у трьох фазах, а саме *газоподібній, рідкій і твердій*.

Глобально циркуляція води на поверхні Землі виглядає так: вода поглинає сонячну енергію, перетворюється на водяну пару, яка надходить у атмосферу, охолоджується, конденсується і повертається на поверхню Землі у вигляді дощу чи снігу. Якби Земля була меншою за нинішній її розмір, гравітаційної сили Землі було б недостатньо для утримання водяної пари навколо Землі, що призвело б до втрати повітря та вологи через недостатню силу гравітації.

Загальний об'єм води у водних об'єктах Землі становить близько $139 \cdot 10^9$ км³, з яких частка води Світового океану – 96,4 %, вода льодовиків – 1,7 %, а ще 1,7 % – це підземні води, тоді як вода у ставках, озерах та річках становить лише 0,007 % (табл. 4).

У повітрі атмосфери вода оновлюється в середньому за 9 днів, тоді як для річкової води даний час становить 2-3 тижні.

Організми прісноводних екосистем. Біота прісноводних екосистем та організми які залежать від прісноводних об'єктів представлена найрізноманітнішими видами. Сюди входять риби, птахи та безхребетні, які в свою чергу залежать від рослин та угруповань мікроскопічних організмів, таких як водорості, бактерії та гриби.

Всі ці організми об'єднуються, утворюючи складні угруповання та харчові мережі, які охоплюють як саме водне середовище, так і прилеглі території та рослинність.

Основними продуцентами енергії у прісноводних угрупованнях є бактерії та водорості, а також мохи та інші види водної рослинності, які використовують сонячне світло. Дані види споживаються первинними консументами, які зазвичай включають комах, молюсків, таких як равлики, ракоподібних, таких як прісноводні раки та черви. Сюди ж відноситься і мікроскопічний зоопланктон, який живиться фітопланктоном, особливо в озерах або великих повільних річкових системах.

Первинні консументи у свою чергу слугують їжею для вторинних консументів, які включають переважно види риб, а також личинки комах та деякі види птахів. Вторинні консументи можуть споживатися третинними, серед яких, наприклад, вугри, форель та птахи. Крім того, бактерії та гриби можуть також розкладати відмерлі рештки тварин та рослин.

У прісноводних екосистемах існує безліч видів безхребетних: прісноводних раків, креветок, крабів, черв'яків, плоских черв'яків, п'явок, равликів, двостулкових молюсків,

водяних бліх, личинки жуків, мошок та ін. До переліку прісноводних риб тільки в Україні віднесено 111 видів. Крім того, різноманітні прісноводні середовища існування населяють багато видів водоплавних птахів, окремі з яких проводять весь час або його частину на воді — лиска, кряква звичайна, кроншнеп великий тощо.

Таблиця 4

Глобальний розподіл води, заокруглено¹⁰⁸

Джерело води	Об'єм води, в кубічних милях	Об'єм води, в кубічних кілометрах	Відсоток від прісної води	Відсоток від загального обсягу води
Океани, моря та затоки	321 000 000	1 338 000 000	–	96,54
Крижані “шапки”, льодовики та постійний сніг	5 773 000	24 064 000	68,7	1,74
Підземні води	5 614 000	23 400 000	–	1,69
Прісна вода	2 526 000	10 530 000	30,1	0,76
Солона вода	3 088 000	12 870 000	–	0,93
Волога ґрунту	3 959	16 500	0,05	0,001
Ґрунтовий лід та вічна мерзлота	71 970	300 000	0,86	0,022
Озера:	42 320	176 400	–	0,013
прісна вода	21 830	91 000	0,26	0,007
солоня вода	20 490	85 400	–	0,006
Волога атмосфери	3 095	12 900	0,04	0,001
Болота	2 752	11 470	0,03	0,0008
Річки	509	2 120	0,006	0,0002
Біологічна вода	269	1 120	0,003	0,0001

Між водним середовищем та прилеглими ділянками суші існує тісний екологічний зв'язок. Відмерлі листя та гілки, які потрапляють у воду від наземних рослин, разом із наземними безхребетними забезпечують важливе джерело енергії та поживних речовин. Шматки дерева також є важливим середовищем існування для безхребетних та риб. Каміні та валуни покриваються шарами мікроскопічних організмів. Багато водних комах мають личинкову стадію в прісних водоймах, а дорослу – у наземних системах. Окремі види риб нерестяться у рослинності що росте вздовж берегів вод.

Організми морських екосистем. Морські екосистеми – це водні середовища з високим рівнем розчинених солей: естуарії¹⁰⁹, солончаки, мангрові ліси¹¹⁰, коралові рифи, відкритий та глибоководний океан та прибережні морські екосистеми, кожна з яких має різні фізичні та біологічні характеристики. Біота цих екосистем також надзвичайно різноманітна.

¹⁰⁸ "World fresh water resources" in P. Gleick (editor), 1993, Water in Crisis: A Guide to the World's Fresh Water Resources (Oxford University Press, New York).

¹⁰⁹ Розширене русло річки у місці впадіння її в море.

¹¹⁰ Екосистеми, що поширені в екваторіальних і тропічних поясах Пд.-Сх. Азії, Австралії, Африці й на Американському континенті: дерева, що ростуть на межі океану і суші, занурені корінням і стовбурами в солону воду.

Так, естуарії є одними з найпродуктивніших екосистем і містять багате біорізноманіття життя. Біота цих екосистем включає бактерії, равлики, черви, краби, риби, молюски, мангрові зарості, мігруючі та прибережні птахи. Ряд видів риб використовують ці екосистеми на певних етапах життєвого циклу, включаючи окуня, камбалу, кефаль, вугра, лосося, акул.

Коралові рифи¹¹¹ є притулком для безлічі різних організмів: губки, ракоподібні, молюски, риби, черепахи, акули, дельфіни та багато інших істот. За деякими підрахунками, коралові рифи можуть становити чверть усіх видів організмів океану.

Солончаки також підходять багатьом видам, зокрема тут багато видів безхребетних: раки-скрипалі, раки-відлюдники, кам'яні краби, равлики, мідії та черв'яки.

Багато видів морських організмів – від ракоподібних до великих океанічних риб знаходять собі притулок під захистом коренів мангрових заростей. Часто у величезних мангрових лежбищах вирощують своїх дитинчат болотні та морські птахи.

Відкриті екосистеми океану сильно змінюються в міру зміни глибини океану. У відкритому океані є два варіанти виживання: рухатися (пливти) за течією і чекати, поки зустрінуться нові ділянки їжі (медузи); постійно бути в русі, щоб знайти достатньо їжі (кити, морські черепахи).

На поверхні океану, в евфотичній зоні, екосистема отримує багато світла та кисню, досить тепла і підтримує багато фотосинтетичних організмів.

Багато організмів, таких як кити, дельфіни, восьминоги та акули, мешкають у відкритому океані. Зі збільшенням глибини океану він стає темнішим, холоднішим і отримує менше доступного кисню. Організми, що живуть у глибоководних екосистемах в межах дисфотичної та афотичної зон, мають незвичайні пристосування, які допомагають їм вижити в цих складних умовах. Як зазначалось вище, деякі організми вилловлюють поживні речовини з води, інші пристосувались отримувати енергію за допомогою хемосинтезу хімічних речовин з гідротермальних отворів.

Особливості водного середовища. Як було зазначено у попередньому розділі життя зародилося в океані, а точніше в прибережних водах. Цьому сприяли відносна сталість температури; відносна постійність вмісту солей; достатня кількість сонячного світла; наявність розчинених газів та мінеральних солей.

Завдяки дії *виштовхувальної* сили, вода здатна підтримувати як масивні організми, так і легкі та дрібні.

Вважається, що лише через декілька сотень мільйонів років життя поступово переміщується в більш жорстке наземне середовище.

Хоча щільність живих тканин рослин та тварин дещо вища щільності води, водне середовище все ж підтримує організми. Разом з тим у водних організмів існує ряд пристосувань для того, щоб втриматись на певній глибині. У риб це плавальні *міхури*, які наповнені газом; за рахунок таких міхурів і врівноважується питома вага тіла та води. Повітряні *міхури* у крупних водоростей виконують аналогічну функцію. Мікроскопічні водорості містять дрібні краплини *масла* в клітинах, яке виконує аналогічну функцію. Такі пристосування дозволили організмам знаходитись у добре прогрітих, добре освітлених та багатих на кисень верхніх шарах води.

Дрібні тварини мають ниткоподібні придатки різної форми, з допомогою яких вони також здатні утримуватись в товщі води.

Для швидкого переміщення риби мають обтічну форму тіла. Так, скумбрія та ряд інших риб має такі пропорції тіла, які з точки зору фізики наближаються до ідеальних, тобто здатні звести до мінімуму опір води під час руху.

Через наявність *виштовхувальної* сили води, сила земного тяжіння тут буде меншою, ніж в повітрі, а тому розміри водних організмів не так обмежені, як наземних. Наприклад, кит має масу понад 100 тонн.

Через наявність *виштовхувальної* сили води скелет, наприклад, акулоривих риб складається не з кісток, а з еластичного хряща.

Внаслідок присутності *виштовхувальної* сили води кити, хоча вони і дихають

¹¹¹ Екосистеми евфотичної зони, побудовані з екзоскелету, що виділяється кораловими поліпами.

повітрям, на березі будуть задихатись через його нестачу, так як під значною масою тіла легені будуть сплющуватися.

Тому, підсумовуючи наведене вище, слід відмітити, що як форми, так і функції водних організмів визначаються властивостями води як середовища існування.

Щільність води у рідкому стані при температурі 3,98 °C становить 1 г/см³. Це приблизно у 800 разів вище щільності повітря.

Вода здатна забезпечувати розчинення газів та мінеральних сполук. Саме тому водні організми є відносно незалежними від ґрунту (дна), за винятком тих, що використовують його як субстрат для помешкання. Вода також характеризується високою питомою теплоємністю, теплою пароутворення та іншими термодинамічними властивостями.

6.2. Особливості наземного середовища та організмів

Особливості наземного середовища. Незважаючи на суворість наземного середовища, життя на суші досягло високого рівня розвитку.

Маса земних організмів суші становить: рослин 2,4 · 10¹² тонн, тварин та мікроорганізмів відповідно 0,02 · 10¹² тонн. Відповідно маса рослинних та тваринних організмів у водному середовищі становить 0,0002 · 10¹² та 0,0030 · 10¹⁵ тонн (табл. 3).

Розмір біомаси організмів не обов'язково передбачає високий рівень продукування, і навпаки. Наприклад, біомаса планктону у водному середовищі може бути низькою, але оскільки планктон швидко росте і розмножується, популяція планктону може відновити себе доволі швидко, а отже мати високі темпи продукування органічної речовини.

На відміну від водного середовища, життя в наземному середовищі зосереджене переважно у верхньому шарі ґрунту та прилеглих до нього шарів атмосфери. Повітря тут містить O₂ для дихання, та CO₂ для фотосинтезу. Ґрунт є джерелом води, мінеральних речовин а також субстратом, на якому або в якому мешкають організми.

Повітря, як середовище існування організмів, має такі особливості:

- щільність повітря приблизно у 800 разів менша, ніж води (1 : 800 = 0,0012 або 1,2 · 10⁻³ г/см³). Це значно менше щільності живих тканин¹¹²;
- оскільки повітря має набагато меншу щільність, ніж вода, це забезпечує набагато меншу плавучість, але також забезпечує менший опір руху організмів у порівнянні з водою;
- сила земного тяжіння обмежує розміри наземних організмів;
- для наземних тварин характерні більш жорсткі внутрішні структури, завдяки яким вони зберігають форму тіла та його положення з огляду на дію сили тяжіння.

Серед інших важливих характеристик наземного середовища, на відміну від водного є такі:

- сухість повітря забезпечує те, що тиск водяної пари в навколишньому середовищі часто нижчий за значення, яке було б у рівновазі з водними розчинами в організмах¹¹³. Тому організми змушені контролювати швидкість втрати води як із загальної поверхні тіла, так і з спеціалізованих поверхонь, що беруть участь у поглинанні їжі, диханні та / або виділення продуктів метаболізму;
- кисень у наземному середовищі більш доступний, ніж у водному середовищі, тобто вміст кисню тут є вищим, а коефіцієнт дифузії відповідно більший. Навпаки, вміст CO₂ в повітрі нижчий, ніж вміст вуглекислого газу в морській воді та деяких інших водних середовищах. Так, концентрація вуглекислого газу в океані в 50 разів вища, ніж у повітрі. Якщо 2 % вуглекислого газу викидається з океану в повітря, концентрація вуглекислого газу в повітрі буде подвоєна;
- температура навколишнього середовища наземного середовища менш стабільна ніж водного, але, з іншого боку, у повітрі легше підтримувати температуру тіла, яка відрізняється від температури навколишнього середовища, оскільки повітря має нижчу теплоємність і теплопровідність, ніж вода.

¹¹² Напр. щільність сполучної тканини становить 1,027 г/см³.

¹¹³ Навіть при високій відносній вологості повітря ≈ 99,5%.

Особливості організмів наземного середовища. У наземному середовищі основним джерелом їжі для тварин є макроскопічні рослини. Наземні рослини зазвичай отримують поживні речовини, насамперед такі макроелементи як азот, фосфор та калій (NPK), а також воду з ґрунту. Еволюція коренів для поглинання з ґрунту елементів живлення та судинна система для транспортування їх через рослинний організм була основною адаптацією, що дозволила великим наземним рослинам жити в умовах наземного середовища.

Водночас дифузія¹¹⁴, на відміну від організмів у водному середовищі, не є важливим фактором для засвоєння поживних речовин. Разом з тим, дифузія, як процес, може бути придатним для забезпечення поглинання вуглекислого газу, оскільки його концентрація у повітрі, як зазначалось вище, нижча ніж у воді. Для забезпечення вуглекислим газом наземні рослини можуть використовувати конвекційні потоки повітря.

Оскільки наземні рослини можуть досягати значних розмірів, консументи другого трофічного рівня що їх споживають (рослиноїдні тварини), можуть також бути достатньо великими, на відміну від водного середовища (океанів), де великі тварини можливі лише на 3-му або 4-му трофічному рівні, або навіть на вищому.

Оскільки енергія, яка є доступною для консументів 2-го трофічного рівня, є значно більшою, ніж для вищих трофічних рівнів, загальна біомаса великих тварин, яку можна підтримувати в наземному середовищі, більша.

До умов сухого наземного середовища успішно адаптувались такі три групи організмів: судинні рослини, членистоногі¹¹⁵ та вищі хребетні (птахи і ссавці). Згадані групи організмів з'явилися на суші \approx 400 млн років тому і спільно еволюціонували: тварини, які залежать від рослин для їжі, і рослини, які залежать від тварин для запилення та поширення насіння.

Серед судинних рослин найбільшого розвитку у наземному середовищі досягли насінні рослини – голонасінні та покритонасінні, до появи яких тут переважали папороті, які, як зазначалось вище, все ще потребували вологого середовища для статевого розмноження і розмножувались не насінням, а з допомогою спор.

Серед тварин членистоногі та хребетні адаптувались до сухого середовища самостійно. Серед членистоногих, як комахи (переважають за чисельністю), так і павукоподібні повністю пристосовані до життя в сухих умовах. Менш пристосовані до життя у наземному середовищі деякі види ракоподібних та крабів (напівземні членистоногі).

Рептилії, птахи та ссавці також повністю адаптувались до сухого середовища, тоді як земноводні частково залежать від водного середовища, зокрема для розмноження. Не повністю адаптувались до наземного середовища також представники червононогих молюсків, зокрема деякі равлики та слимаки. Є у вологому наземному середовищі також багато нематод, що мешкають у ґрунті, а також анеліди¹¹⁶, плоскі черв'яки та інші організми.

Наземним організмам характерний цілий ряд пристосувань, як допомагають їм пристосуватись та виживати. Сюди відносяться такі пристосування, як жорсткі внутрішні структури, які забезпечують внутрішній скелет хребетних тварин, хітиновий зовнішній скелет комах, целюлозні стінки рослинних клітин. Всі перераховані структури організмів виконують одну єдину спільну функцію – опірну. У тварин такі структури, крім того, служать для захисту (молюски) або для прикріплення до субстрату.

До того ж властивості наземного середовища не завжди сприятливі щодо організмів:

¹¹⁴ Процес, при якому речовина рухається від областей високої концентрації до низької концентрації до досягнення рівноваги.

¹¹⁵ Мають сегментоване тіло і членисті кінцівки, зовнішній покрив – хітин, який захищає тіло і виконує функцію зовнішнього скелета (панцира), зсередини до якого прикріплюються м'язи. Оскільки хітиновий покрив погано розтягується і заважає росту тварини, вони періодично линяють.

¹¹⁶ Тип безхребетних тварин, що поширені в ґрунті, морях та прісних водах, є поживою риб, деякі – паразити тварин і людини.

вологість тут є лімітуючим фактором а коливання температури тут значно вищі, ніж у водному середовищі. Циркуляція повітря забезпечує постійність вмісту CO₂ та O₂.

Суша на відміну від океану є перервною, тому гори та річки обмежують вільне пересування організмів.

6.3. Світло у водному та наземному середовищі

Світло у наземному середовищі. Сонце, як джерело енергії, однаково інтенсивно освітлює як поверхню води, так і поверхню суші. Але разом з тим доступність світла більша в наземних екосистемах, ніж у водних, оскільки атмосфера є прозорішою, ніж вода.

Наземні екосистеми майже виключно залежать від енергії Сонця для підтримки росту та метаболізму організмів. Адже рослини – це у буквальному розумінні “заводи” з виробництва біомаси, що живляться сонячним світлом, забезпечуючи організми енергією та структурними будівельними елементами, що знаходяться вище в харчовому ланцюзі. Саме наземні рослини (автотрофи) завдяки фотосинтезу, що здійснюється з участю сонячного світла виробляють органічні сполуки і забезпечують ними гетеротрофів, організми, які споживають, а не виробляють органічні молекули.

Кількість світла в наземних екосистемах змінюється як у просторі так і в часі. Особливості крон дерев, такі як висота, форма або щільність листя, визначають світлові режими конкретного біотопу.

Є відмінності у надходженні світла залежно від зімкнутості крон: відкрите місце, серед невеликих груп дерев та серед густого лісу.

Неоднорідність у надходженні світла може бути особливо значною у кронах, що містять прогалини, адже світло, доступне навіть у порівняно невеликих кількостях може суттєво вплинути на фотосинтез цілої системи. Зміни кута падіння сонячного світла, як протягом доби, так і протягом року, та вплив хмарності у поєднанні з структурою крони дерев та її зімкнутості можуть додатково впливати на кількість світла що надходить в екосистему.

На суші більша частина сонячного світла або поглинається, або відбивається листям рослин. Тому іноді тут не вистачає світла, тоді рослини, здебільшого дерева “тягнуться” вгору до світла, конкуруючи в такий спосіб за джерело енергії. Там же, де рослини не покривають всю поверхню, світло або відбивається, або поглинається ґрунтом, нагріваючи в такий спосіб останній.

Світло у водному середовищі. Сонячне світло, що досягає поверхні води, має широкий спектр від короткохвильових ультрафіолетових до довгохвильових мікрохвиль. Енергія фотонів залежить від довжини хвилі; чим коротша довжина хвилі, тим вища енергія. Енергія фотонів в ультрафіолетовій області вища, ніж в інфрачервоній області, а енергія фотонів між ультрафіолетовою та інфрачервоною областями є придатною для поглинання біологічними сполуками.

Таким чином світло з довжиною хвилі 400–700 нм використовується для фотосинтезу і називається фотосинтетично активна радіація (ФАР). У спектрі сонячного світла, що досягає поверхні Землі, спостерігаються зміни у співвідношеннях енергії. Такі зміни спектру зумовлені поглинанням світлової енергії парами води, киснем та вуглекислим газом.

При надходженні на водну поверхню частина сонячної радіації відбивається, а решта проникає всередину водного середовища. Поверхнєве відбивання залежить від кута падіння світлового променя і є незначним. Освітленість у воді зменшується в геометричній прогресії з глибиною.

У водному середовищі глибина, на якій можна зустріти рослини у водному середовищі, обмежена глибиною проникнення світла. Це досить вузька зона, де інтенсивність фотосинтезу переважає над інтенсивністю дихання. Це так звана евфотична зона (гр. “ев” – «добре») – зона з достатньою для фотосинтезу кількістю світла. У цій зоні кількість органічної речовини, засвоєної автотрофами, перевищує кількість речовини витраченої на процеси дихання автотрофів. Таким чином тут

спостерігається перевищення процесів продукування органічної речовини над її споживанням.

Нижня частина евфотичної зони називається *компенсаційною* глибиною, тобто це глибина, на якій органічна речовина, вироблена у процесі фотосинтезу повністю витрачається на дихання продуцентів. Оскільки інтенсивність сонячного випромінювання протягом дня змінюється, глибина компенсації також не є постійною і змінюється з часом, а саме знаходиться близько до поверхні вночі і досягає найбільшої глибини в полудень. Інтенсивність освітлення води на глибині компенсації становить приблизно 1 % від інтенсивності світла на поверхні. Глибина компенсації переважно залежить від щільності фітопланктону та мутності води, і є порівняно невеликою в прибережних районах (іноді менше декількох десятків сантиметрів у сильно каламутній воді) і зрідка досягає глибини 150 м і більше метрів у прозорих відкритих водах океанів.

Якщо водорості, зокрема дрібні, під впливом течії або будь-яких інших факторів будуть винесені за межі евфотичної зони і протягом тривалого часу туди не повернуться, то вони можуть загинути. Переважно в цій зоні перебувають крупні бентосні (тобто прикріплені до дна) водорості, та інші багато- та одноклітинні організми. Тут же переважно зосереджені і організми зоопланктону, де вони знаходять в достатній кількості корм.

Дисфотична зона або зона сутінків, розташована нижче евфотичної зони, де не відбувається фотосинтезу, але тим не менше світла тут достатньо для зорового розпізнавання. Саме в цій зоні знаходиться багато люмінесцентних організмів. Дисфотична зона є екологічно важливою, оскільки біологічна активність у цій зоні пов'язує вироблення органічної речовини в евфотичній зоні з глибиною моря.

З точки зору світлих середовищ класифікація океанічних вертикальних зон, а саме *епіпелагічна*, *мезопелагічна* та *батипелагічна* зони¹¹⁷, відповідають евфотичній, дифотичній та афотичній зонам.

З глибиною змінюється не лише інтенсивність світла, а також колір. Це зумовлено тим, що ослаблення світла у воді залежить від довжини хвилі. Найшвидше з глибиною послаблюється і відповідно зменшується частка червоної області ФАР, а потім фіолетової, у той час як синьо-зелена частина спектру зменшується з глибиною поступово.

Зміна інтенсивності світла та його якості з глибиною залежить також від складу та кількості наявних у воді речовин, включаючи розчинені речовини, такі як солі, органічні сполуки, тверді частинки (планктон), детрит (відмерлі рештки організмів) та зважені у воді тверді речовини.

Фітопланктоном поглинаються світлові хвилі переважно у діапазоні від 430 до 665 нм: що залежить від кількості та складу світлопоглинальних пігментів, зокрема таких як хлорофіли та каротиноїди.

Розчинені органічні речовини, які зазвичай містять гумінові речовини поглинають світло переважно в синій частині спектра. Якщо кількість детриту та розчинених речовин у воді порівняно невелика, світло поглинається головним чином фітопланктоном, а область синього світла довжиною хвилі близько 480 нм добре проникає на глибину. І навпаки, якщо за рахунок детриту та розчинених речовин переважає поглинання у синій частині спектра, частка зеленого світла з глибиною переважатиме, особливо в прибережній зоні.

6.4. Кисень у водному та наземному середовищі

Кисень потрібний майже всім організмам. Вміст O₂ в повітрі становить 20,95 %, тоді як у воді він розчиняється погано і вміст його коливається в межах 6-10 мг/л., тобто не перевищує 1 %.

З іншої сторони, оскільки вода в ≈ 800 разів щільніша і в ≈ 50 разів в'язкіша за повітря, вміст кисню у воді становить 3 % від вмісту в рівному обсязі повітря. При

¹¹⁷ Пелагічна зона або пелагіаль - екологічна зона моря або океану, що не межує з дном (гр. "πέλαγος" або "pélagos" - «відкрите море»).

цьому, щільність води знижується як з температурою так і з глибиною води. Тому для вилучення O_2 з води потрібно набагато більше метаболічної енергії, ніж з повітря.

Крім того, існують відмінності в газах крові між тваринами, які дихають водою та повітрям. Це пояснюється тим, що у газовій фазі дана концентрація будь-якого газу чинить однаковий парціальний тиск. Однак у воді парціальний тиск, який чинить певна концентрація певного газу, обернено пропорційний його розчинності. Оскільки CO_2 у 25–30 разів більше розчиняється у воді, ніж O_2 ¹¹⁸, вміст кисню в крові тварин, які дихають водою менше ніж у крові тих, які дихають повітрям.

Кисень – це життєво важливий газ і, водночас – це токсин, адже забагато кисню шкодить організму, так як це веде до прискорення вільнорадикальних ланцюгових реакцій, старіння, пошкодження клітинних мембран і ДНК. Тому аеробне дихання це завжди компроміс між продукуванням метаболічної енергії та пошкодженнями, старінням та смертю.

Відповідно в природі сформовано цілий набір газообмінних систем, кожна з яких пристосована для доставки достатньої кількості кисню та виведення достатньої кількості вуглекислого газу. Це дозволяє організмам обмежити з однієї сторони енергетичні витрати на дихання, а з іншої, кумулятивний окислювальний стрес у клітинах в межах допустимого діапазону.

Саме тому орган дихання і є тим органом, який визначає кількість кисню, достатнього для підтримки гомеостазу між кількістю поглинутого кисню та захистом клітин.

Виділяють три основні етапи в еволюції вмісту і розподілу кисню на Землі протягом її геологічної історії (4,5 млрд. років):

- до 2,4 до 2,3 млрд років тому первісна Земля містила мало вільного кисню;
- між 2,4 млрд років і \approx 540 млн років тому концентрація кисню в атмосфері та поверхневому шарі океану (\approx 100 м глибини) почала збільшуватися, але глибші шари води залишалися некислими;
- від \approx 540 млн років до теперішнього часу атмосфера і океан стали кисневими.

Первинна атмосфера містила переважно азот, вуглекислий газ та водяну пару. Пізніше до складу атмосфери входять сірководень, окис вуглецю, двоокис вуглецю, метан та збільшився вміст водяної пари.

Проблема кисню для організмів обумовлюється властивостями середовища з однієї сторони, а через цю обставину і формою та функціями організмів. Нижче розглянемо приклади функціонування організмів стосовно забезпечення киснем.

Безхребетні¹¹⁹, наприклад молюски та членистоногі¹²⁰ для газообміну використовують трахеї¹²¹, легені, шкіру або зябра¹²². Так, дихальна система павукоподібних представлена “легенями” або трахеями. Ті й інші відкриваються назовні отворами – стигмами на боках члеників. Легені павукоподібних нагадують зябра ракоподібних, але вони недосконалі, випаровують багато води, тому легеневі форми (деякі павуки, скорпіони) змушені жити в місцях, насичених вологою, наприклад, у підстилці лісу, ґрунті, норах.

У інших видів павуків є трахеї, а деякі павуки мають і “легені”, і трахеї.

Кліщі завдяки малим розмірам пристосувалися до поглинання кисню всією

¹¹⁸ Частина розчиненого вуглецю утворює з водою вуглекислоту (H_2CO_3) і легко розчиняється через утворення міцних водневих зв'язків.

¹¹⁹ Включають понад 95% усіх видів тварин у понад 30 основних таксонах – від простих (губок та плоских червів) до відносно складних (молюсків та членистоногих).

¹²⁰ Включають понад 1 мільйон видів комах.

¹²¹ Система розгалужених трубочок, які підходять безпосередньо до всіх органів, де і здійснюється тканинний газообмін.

¹²² Тонкі сильно розгалужені пластинки тканини. При проходженні води над зябрами, розчинений у воді кисень швидко дифундує по зябрах у кров. Потім система кровообігу може переносити збагачену на кисень кров до інших частин тіла.

поверхнею тіла. Міріаподи (багатоніжки) також мають трахеальну систему дихання.

Для кожного з перелічених органів дихання характерне величезне як між-, так і внутрішньовидове морфологічне та фізіологічне різноманіття, яке виникло у відповідь на специфічні для виду умови навколишнього середовища та метаболічні потреби тварини стосовно стадії розвитку, режиму живлення та стратегій уникнення хижацтва. Це дає змогу цим тваринам вижити та існувати майже у всіх середовищах Землі протягом століть.

Для дрібних багатоклітинних організмів дихання шляхом дифузії через зовнішню мембрану достатньо для задоволення їх потреб у кисні. Газообмін шляхом прямої дифузії через поверхневі мембрани ефективний для організмів діаметром менше 1 мм.

У простих організмів, таких як кнідарії (медузи, поліпи) та плоскі черви, кожна клітина тіла знаходиться близько до зовнішнього середовища. Їх клітини підтримуються у вологому стані, для того щоб газу швидко дифундували за допомогою прямої дифузії.

Плоскі черви “дихають” дифузійно через зовнішню мембрану. Плоска форма цих організмів збільшує площу поверхні для дифузії, забезпечуючи такі умови, при яких кожна клітина в тілі знаходиться поблизу зовнішньої поверхні мембрани і має доступ до кисню.

Дощові черв’яки та земноводні, використовують як орган дихання шкіру (шкірний покрив). Щільна мережа капілярів у них лежить відразу під шкірою, сприяючи газообміну між зовнішнім середовищем та системою кровообігу. Дихальна поверхня у них підтримується у вологому стані, щоб газу розчинялись і дифундували по клітинних мембранах.

У риб з метою отримання достатньої кількості кисню зябра мають складені поверхні, що забезпечує їх значну площу. Оскільки концентрація кисню у воді вища, ніж у зябрах, за рахунок дифузії молекули кисню дифундують з води у кров. Подібним чином молекули діоксиду вуглецю дифундують з крові (висока концентрація) у воду (низька концентрація).

Дихання комах не залежить від системи кровообігу, тому кров у них не бере безпосередньої участі в транспортуванні кисню. Комахи мають вузькоспеціалізований трахеальний тип дихальної системи, яка складається з мережі маленьких трубочок, що забезпечує перенесення кисню до всього тіла.

У такій системі, яка є найбільш ефективною дихальною системою активних тварин, трубки виготовлені з полімерного матеріалу, що називається *хітином*. Тіла комах вздовж грудної клітки та живота мають отвори (дихальця або стигми), які з’єднані з трубчастою мережею, і пропускають кисень в організм, одночасно регулюючи дифузійну CO_2 і водяної пари. Повітря потрапляє і виходить із трахеальної системи через дихальця. Деякі комахи можуть провітрювати систему трахеї рухами тіла.

Земноводні розвинули кілька способів дихання. Молоді земноводні (пуголовки), використовують для дихання зябра, і вони не залишають воду. У міру зростання пуголка зябра зникають, а легені розвиваються (хоча деякі земноводні зберігають зябра на все життя). Ці легені примітивні і не настільки еволюціонували, як легені ссавців. У дорослих особин діафрагми немає, або вона у них зменшена, тому вони змушені дихати через легені.

Іншим засобом дихання для земноводних є дифузія через шкіру. Як уже зазначалось вище, для ефективного газообміну шкіра земноводних повинна залишатися вологою і має провідні тканини. Підтримання шкіри у зволоженому стані на суші не завжди вдається, але у воді така система працює досить добре.

Птахи відрізняються від інших хребетних: вони мають порівняно невеликі легені та дев’ять повітряних мішків, які відіграють важливу роль у диханні.

Газообмін у птахів відбувається між повітряними капілярами та капілярами крові, а не в альвеолах. Характерною особливістю дихальної системи птахів є те, що вони можуть літати. Під час польоту споживається велика кількість енергії, отже, птахам потрібно багато кисню для інтенсифікації їх обмінних процесів. Тому птахи розвинули дихальну систему, яка забезпечує їх киснем, необхідним для підтримки польоту.

Повітря з киснем, яке потрапляє під час вдиху, дифундує по поверхні легенів у кров, а вуглекислий газ дифундує з крові в легені, а потім виводиться під час видиху. Тому дихання птахів та ссавців суттєво відрізняються.

У птахів за дихання відповідають три окремих групи повітряних мішків: передні та задні, які розширюються під час вдиху. Повітря потрапляє до тіла птаха через трахею: половина потрапляє до задніх повітряних мішків, а половина проходить через легені та потрапляє до передніх повітряних мішків. Під час видиху мішки стискаються, при цьому повітря з передніх повітряних мішків виходить прямо через трахею, а повітря із задніх спочатку проходить через легені. Такий тип дихання дозволяє птахам отримувати необхідний кисень навіть на більших висотах, де концентрація кисню низька. Два цикли – всмоктування та видих повітря дозволяє повністю вивести повітря з легенів.

У ссавців, повітря надходить із зовнішнього середовища в легені. Легенева вентиляція відбувається за допомогою вдиху, коли повітря потрапляє в тіло через носову порожнину, при проходженні через яку, нагрівається до температури тіла і зволожується, зменшуючи тим самим шкоду, яку може завдати холодне і сухе повітря. Повітря, яке вдихається, змішується з повітрям в альвеолах та набуває 100 % відносної вологості. В носових ходах повітря також очищається від різних частинок, що знаходяться в ньому. Усі ці процеси є захисними механізмами, що запобігають пошкодженню трахеї та легенів.

До складу крові хребетних (тварин і людини) входять червоні кров'яні тільца, або *еритроцити*, що містять пігментну речовину – *гемоглобін*. Гемоглобін, як відомо, це складний залізовмісний білок, який здатний оборотно зв'язуватися з киснем, забезпечуючи його перенесення до тканин.

У капілярах легенів кисень з'єднується з гемоглобіном, і з потоком крові еритроцити доставляються кисень до органів і тканин, де він звільняється із зв'язку з гемоглобіном і використовується для окислювальних процесів. Крім того, гемоглобін здатний зв'язувати в тканинах невелику кількість CO_2 і звільняти його у легенях.

Як зазначено вище, концентрація O_2 у воді, здебільшого не перевищує 1 % або 10 мг/л води, навіть за оптимальних умов: при температурі прісної води близько 0 °С. А це приблизно в 20 разів менше вмісту кисню у повітрі. Тому у водоймах, а особливо в стоячих, болотах або на дні евтрофних озер середовище є по суті анаеробним, так як бактерії використовують увесь наявний тут запас кисню.

Як же пристосовані організми до нестачі кисню?

Риби, що живуть в стоячих водоймах, птахи та ссавці, які живуть на значних висотах з низьким вмістом кисню в середовищі, як правило мають підвищений вміст гемоглобіну в крові. Тому молекула гемоглобіну в них “працює” активніше, і зв'язує кисень більш ефективно.

Крім цього, на постачання кисню значний вплив за таких умов справляють такі пристосування організмів, як об'єм легень, частота та глибина дихання, розмір серця, частота його скорочень, розвиток капілярної сітки.

Водні організми (двостулкові молюски, риби) з метою постачання кисню створюють безперервний потік води через зябра, інші з такою ж метою перебувають у постійному русі.

Ще однією відмінністю в забезпеченні киснем є те, що в атмосфері кисень поширений рівномірно, а у воді концентрація його змінюється в залежності від глибини. На дні водних об'єктів вміст O_2 нижчий, а на поверхні – вищий. Стоячі водойми містять кисню менше, а проточні більше. Вдень та влітку вміст кисню вищий, а вночі та взимку нижчий.

6.5. Мінеральні речовини

Живі організми потребують різних елементів для росту. С, Н, О, N, P, Mg, Ca, K, S та Si потрібні порівняно у великій кількості. На відміну від них, Fe, Mn, Cu, Zn, B, Mo, V і Co потрібні у відносно невеликих кількостях. Ці основні елементи є головними компонентами організмів і називаються *біофільними* елементами. Життєво

необхідними вважаються приблизно 40 із понад 100 хімічних елементів.

За кількістю елементи водень (H), кисень (O), вуглець (C) та азот (N) домінують у біосфері, тоді як, наприклад, кальцій (Ca), калій (K), кремній (Si), магній (Mg) та інші також присутні в значній кількості, хоча не менш важливими є також, наприклад, хлор (Cl), залізо (Fe), йод (I), фтор (F), бор (B) та інші.

Транспортування елементів живлення відбувається у кругообігах, що виникають у процесі взаємодії організмів з середовищем. Розрізняють *газові* (здійснюється через атмосферу) та *седиментні* (через гірську породу, воду та ґрунт) кругообіги.

Такі елементи, як водень, кисень та вуглець, які надходять з атмосфери, становлять 97 % маси протоплазми. Атмосфера також є головним нагромаджувачем молекулярного азоту, хоча у такій формі даний елемент може бути використаний лише небагатьма організмами, зокрема азотфіксуючими бактеріями.

Головні елементи, необхідні для живих організмів, та їх функції такі:

- *азот* (N): структурний компонент білків і нуклеїнових кислот¹²³;
- *фосфор* (P): структурний компонент нуклеїнових кислот та фосфоліпідів¹²⁴. Фосфоліпіди разом з іншими ліпідами та білками входять до складу усіх біологічних мембран, зумовлюють їх вибіркову проникність для різних речовин, пластичні та текучі властивості як клітинних мембран так і мембранних органоїдів клітини;

- *калій* (K): не входить до складу органічних сполук рослин, тому він є найбільш рухливим елементом, відіграє важливу фізіологічну роль у вуглеводному і білковому обміні рослин, регуляції водообміну у рослин, регуляції відкривання та закривання продихів (лат. "stoma", гр. "στόμα" — «рот», «вуста»), в процесах передачі нервових імпульсів;

- *сірка* (S): структурний компонент багатьох білків;
- *кальцій* (Ca): структурний компонент кісткової тканини і речовин, регулює проникність клітинних мембран;

- *магній* (Mg): структурний компонент хлорофілу, є необхідним для нормального функціонування багатьох ферментів;

- *залізо* (Fe): структурний компонент гемоглобіну, а також багатьох ферментів;

- *натрій* (Na): головний розчинений компонент позаклітинних рідин.

Наземні екосистеми.

Азот. Формами азоту для рослин є іони у *нітратній* (NO_3^-) та *амонійній* (NH_4^+) формах. *Нітритна* форма азоту (NO_2^-) теж може надходити в рослини, але є токсичною, і переважно знаходиться у ґрунтах в дуже малих кількостях.

У формі NO_3^- азот є більш доступним для рослин і більш рухливим у потоці води, тоді як у формі NH_4^+ – менш доступним, оскільки знаходиться переважно в поглинутому стані. У ґрунті $\approx 98-99$ % азоту знаходиться у органічній формі, близько 1–2 % в мінеральній формі, і близько 2–3 % – це азот повітря. Кругообіг азоту в екосистемах здійснюється у декілька етапів з участю мікроорганізмів.

Сірка. Природними джерелами сірки є органічні речовини (протеїни, амінокислоти), мінерали (сульфіди, сульфати), гази (карбосульфід, сірководень, двоокис сірки та інші). Кругообіг сірки подібний до кругообігу азоту і здійснюється з участю мікроорганізмів.

Фосфор. Загальний вміст фосфору у ґрунтах низький і становить приблизно 1/10–1/4 вмісту азоту¹²⁵ та приблизно 1/20 вмісту калію, тобто від 0,2 до 2,0 т/га у шарі ґрунту 0–20 см. Більшість сполук фосфору недоступні рослинам через їх нерозчинність.

¹²³ Біологічно активні біополімери, що складаються з великої кількості зв'язаних між собою нуклеотидів. Головними типами нуклеїнових кислот є ДНК та РНК, біологічна роль яких полягає в зберіганні та передачі спадкової інформації.

¹²⁴ або фосфатидів – складні ліпіди, молекула яких містить залишок фосфорної кислоти.

¹²⁵ Вміст азоту у ґрунті (горизонт А) $\approx 3,0-3,5$ т/га.

Форми фосфору у ґрунті – *органічні* ($\approx 20\text{--}80\%$ від загального фосфору ґрунту – фітинова кислота¹²⁶, нуклеїнові кислоти, фосфоліпіди) та неорганічні (фосфат кальцію, фосфати заліза, алюмінію та ін.). Обидві форми є важливими.

На відміну від азоту (нітрати) фосфор ґрунту не є токсичним для організмів, але як недостача так і надлишок цього елемента шкідливо впливають на довкілля. При низькому його вмісті у ґрунті та низькій біологічній доступності спостерігається зниження родючості ґрунту. В результаті – бідний рослинний покрив, розвиток ерозії, зниження родючості. Ґрунт змитий ерозією надходить у водні джерела (річки), що призводить до каламутності води.

Калій. Первинне джерело калію у ґрунті – це мінерали, такі як, наприклад, слюда (біотит, мусковіт) та польові шпати (ортоклаз, мікроклін). Калій вивільняється в результаті вивітрювання, спочатку з'являються необмінні форми, потім обмінні і відповідно біологічні доступні. На відміну від азоту та фосфору вміст калію у ґрунтах доволі високий – 35–55 т/га орного шару. Легко обмінних, доступних для поглинання рослинами форм калію – часто мало, більшість його адсорбована у мінералах, “фіксована” у мало доступних формах.

Кальцій. Кальцій є важливою складовою ґрунту. Як осад у вигляді вапна, цей елемент не може використовуватися рослинами. Але вуглекислий газ, який у тому числі продукується рослинами, реагує з водою утворюючи вугільну кислоту, яка розчиняє вапняк, забезпечуючи вивільнення іонів кальцію у формі Ca^{2+} . У такій формі кальцій є доступним для засвоєння та використання кореневою системою рослин. Після відмирання як рослин, так і тварин, кальцій повертається в ґрунт і може знову бути використаний іншими рослинами.

Мікроелементи. З 18 мікроелементів есенціальними¹²⁷ вважаються 9: Fe, Mn, Cu, Zn, B, Mo, Ni, Co та Cl. Інші, такі як Si, V та Na є есенціальними для окремих рослин, а також потрібні тваринам та людині, Se, Cr, Sn, I та F є важливими для тварин. На відміну від макроелементів, для яких “достатній рівень” є досить широким, а токсичність – явище, що спостерігається рідко, для мікроелементів такий діапазон є досить вузький. Так, наприклад рівень 3–4 кг/га B чи Mo може бути токсичним. Потреба у мікроелементах є на порядок і більше меншою, ніж макроелементів.

Водне (морське) середовище. У водному (морському) середовищі відносні концентрації біофільних елементів між планктоном і морською водою відрізняються. Так концентрації вуглецю та калію вищі в морській воді ніж в організмах планктону, тоді як концентрації азоту, фосфору та діоксиду кремнію вищі в організмах планктону, ніж у морській воді.

Тому деякі мікроелементи, як правило, такі як залізо та цинк, а також азот, фосфор та діоксид кремнію є дефіцитними і саме вони часто обмежують продуктивність таких екосистем.

Як зазначалось вище, азот є важливим елементом для метаболізму організмів, присутніх у білках, нуклеїнових кислотах та інших біомолекулах. Основними формами азоту придатними для організмів є *нітрати*, *нітри*, *амоній* та *органічний азот*, такий як амінокислоти та сечовина. Концентрація цих хімічних компонентів у морській воді коливається: нітрати: 0–2,5 мг/дм³, нітри: 0–0,23 мг/дм³, амоній: 0–0,18 мг/дм³. У прибережних водах концентрація цих азотистих сполук може перевищувати вищезазначені значення.

Фосфор у морській воді існує переважно у трьох формах: розчинений фосфат (PO_4^{3-}), розчинений органічний фосфор та тверді органічні фосфати. Як правило, фітопланктон використовує розчинений неорганічний фосфат, а деякі фітопланктони можуть використовувати розчинений органічний фосфор.

¹²⁶ Інозитол ($\text{C}_6\text{H}_{18}\text{O}_{24}\text{P}_6$), основна форма збереження фосфору в багатьох тканинах рослин.

¹²⁷ Знаходяться у рослинах в мікрокількостях.

Діатомові водорості та радіолярії¹²⁸ поглинають розчинений кремній і утворюють фрустули¹²⁹ або цитоскелет¹³⁰. Концентрація розчиненого кремнію висока в прибережних і глибоких водах у відкритому океані, а біля поверхневих – низька.

Деякі метали, включаючи залізо, магній, цинк, мідь, кобальт, молібден і селен, є важливими елементами для організмів, необхідних в надзвичайно малих кількостях. Деякі з них можуть бути токсичними у високій концентрації. Важливе значення в енергетичному обміні клітин як компонент білка має залізо. Тривалентні катіони заліза (Fe^{3+}) є поширеною формою в окислювальних водних середовищах, хоча концентрація розчиненого заліза в морській воді надзвичайно низька, і наявність заліза може визначати біологічну продуктивність.

Отже, як було зазначено вище, рослини одержують мінеральні речовини у вигляді іонів, що виникають в результаті дисоціації, наприклад, іонів *натрію* (Na^+), *хлору* (Cl^-), *амонію* (NH_4^+), *нітрат-іону* (NO_2^-), *фосфат-іону* (PO_4^{3-}), *кальцію* (Ca^{2+}), *калію* (K^+) та інших.

Більшість вод прісноводних середовищ містять від 0,01–0,02 %, або 1–2 мг/л розчинених мінеральних речовин. Ці речовини врешті-решт поступово надходять в море, де і накопичуються, досягаючи концентрації до 3,5 % або 300–350 мг/л.

Розчинені у воді речовини створюють ряд проблем для організмів, які повинні засвоїти такі речовини з ґрунту, води або їжі. Організмам необхідно підтримувати в їх тілі більш високу концентрацію солей, ніж у середовищі.

Для морських організмів навпаки: концентрація іонів вища в середовищі, ніж в рідині цих організмів. Тому тут існує необхідність в регулятивному механізмі, щоб уникнути явища вирівнювання концентрацій.

Перераховані проблеми вирішуються завдяки здатності мембран клітин вибірково пропускати воду та іони як в одному, так і протилежному напрямках.

6.6. Термічні властивості води

Вода є середовищем життя. Чотири ключові характеристики води – теплові властивості, здатність виконувати роль універсального розчинника, *когезія*¹³¹ та *адгезія*¹³² забезпечують підтримання життєвих процесів та середовищ існування практично всіх організмів.

Вода також має теплові властивості, такі як висока питома теплоємність і висока прихована теплота випаровування. Тому вода потребує значних затрат енергії для переведення молекул з рідкого стану у пароподібний, тобто випаровування, що дозволяє їй виконувати роль охолоджувальної рідини, що важливо для терморегуляції ссавців через потовиділення.

З іншого боку, висока питома теплоємність означає, що вода потребує багато енергії для зміни її стану, що робить її стабільним середовищем для водних видів.

Розглянемо детальніше термічні властивості води.

Насамперед варто розглянути значення термінів “теплота” та “температура”, оскільки їх часто вживають без огляду на змістове навантаження.

Теплота – це міра енергії, зосередженої в даному об'ємі речовини; це сумарна кінетична енергія всіх молекул речовини.

¹²⁸ Одноклітинні планктонні організми, що живуть у переважно в теплих океанічних водах.

¹²⁹ Кремнеземовидний панцир.

¹³⁰ Гідратований діоксид кремнію – мережа волокон, що підтримує рухливість клітин.

¹³¹ англ. “cohesion”, лат. «cohaesus» – «зв'язаний», «зчеплений» – взаємодія молекул, атомів або іонів усередині однієї фази за рахунок хімічного зв'язку та міжмолекулярних сил.

¹³² лат. “adhaesio” – «прилипання», «зчеплення» – зчеплення (прилипання, злипання) приведених в контакт різнорідних твердих або рідких фаз.

Температура – міра швидкості руху молекул в речовині. При даній температурі окремі молекули різних речовин мають однакову кінетичну енергію. У той же час такі різні речовини можуть мати різні кількості теплової енергії в залежності від щільності та молекулярної маси речовини.

Так в 1 м³ води при температурі 30 °С міститься приблизно в 500 разів більше тепла (теплоти), ніж в такому ж об'ємі повітря, при тій же температурі. Це, зокрема, тому, що число молекул води у тому ж об'ємі приблизно в 500 разів більше, ніж число молекул повітря.

Залежність зміни кількості теплової енергії в тілі від зміни температури – це *питома теплоємність* або це кількість теплової енергії, яку слід затратити для зміни температури тіла на 1 °С.

Тобто, для того, щоб змінити температуру одиниці маси чи об'єму води, слід затратити енергії значно більше (в 500 разів), ніж для зміни температури на ту ж величину того ж об'єму чи маси повітря. Саме тому температура повітря (наземне середовище) коливається в значно ширших межах ніж температура води (водне середовище).

Крім того, вода має високу *теплопровідність* – швидкість теплопередачі у воді приблизно в 30 разів вища, ніж у повітрі.

У свою чергу така висока *питома теплоємність* та *теплопровідність* води обумовлюють і властивості води як середовища існування організмів. У воді спостерігається сталість температури та рівномірність її розподілу.

Тому навіть у невеликих озерах добові коливання температури верхніх шарів (не кажучи про нижні) не перевищують кількох градусів за Цельсієм. І навпаки, коливання температури в наземному середовищі в цей же час можуть досягати 10–20 °С. Тому водні організми не стикаються з різкими коливаннями температури, на відміну від наземних.

З іншої сторони висока теплопровідність води зумовлює і швидку тепловіддачу у водних організмів. Повітря ж має вищі теплоізоляційні властивості, що і обумовило в свою чергу еволюцію теплокровності у наземних ссавців та птахів.

Разом з тим, ще один фактор, а саме низький вміст О₂ у воді не сприяв розвитку теплокровних у воді. Виняток становлять водні ссавці, що дихають повітрям: кити, тюлені, пінгвіни та інше.

Вода як універсальний розчинник. Вода є полярною молекулою, тобто її заряд нерівномірно розподіляється з переважання негативного заряду (кисень) і позитивного (водень). В результаті позитивний заряд дещо переважає над негативним, що обумовлює ряд інших властивостей води, зокрема здатність води діяти як універсальний розчинник.

Полярні молекули, як правило, притягуються до інших полярних молекул, що відрізняються зарядом, тобто молекули води змушують інші полярні молекули дисоціювати та розчинятися. Це забезпечує переміщення різних іонів та розчинених речовин у розчині, що особливо важливо для функціонування клітинної цитоплазми, де відбувається багато реакцій.

Когезія – це властивість води, завдяки якій її молекули притягуються одна до одної. Оскільки біля атомів водню переважає позитивний заряд, а біля атома кисню – негативний, молекули води перебуваючи поруч але маючи різні заряди будуть притягатись. Так утворюються водневі зв'язки, які утримують воду у краплях. Це властивість води забезпечує утворення поверхневого натягу у водоймах, а саме середовище, у якому можуть існувати комахи, а також дозволяє ксилемі ефективніше підтягувати воду вгору.

Адгезія – це спосіб, яким молекули води притягуються до інших полярних молекул і прилипають до них. Це також важливо при транспортуванні води та розчинених у ній речовин по ксилемі, адже вода притягується до поверхні (стінок) ксилеми, що полегшує її підняття вгору до листків, де вона використовується у тому числі і для фотосинтезу.

6.7. Проблема втрати води

Характерною особливістю наземних екосистем є проблема збереження води в тілі організмів, оскільки волога як така сама по собі є лімітуючим фактором наземного середовища.

З огляду на цю обставину, форма та функції наземних організмів і пристосовані до попередження втрат вологи. Зокрема мають значення такі структури організмів:

- зовнішні покриви: *хітин* (гр. “*χιτών*” — «одяг», «покриття», «оболонка») — це природний азотовмісний полісахарид, за будовою та властивостями аналогічний целюлозі, який є основним компонентом зовнішнього скелету членистоногих: ракоподібних, пауків та комах;
- шкіра плазунів, птахів та ссавців;
- кора та кутикула (тонка неструктурна плівка, що вкриває покривну тканину або епідерміс листків і молодих стебел).

Усі з названих пристосувань по суті є водонепроникними.

Наступне, це органи дихання, поверхня яких має бути вологою, адже кисень для дихання перед тим як потрапити у кров повинен бути розчинений у воді.

У водних організмів органи дихання (зябра) знаходяться на поверхні, а у наземних (легені у хребетних та трахеї у комах) вони внутрішні, тобто знаходяться всередині тіла і краще захищені від висихання.

У рослин це невеликі отвори — продихи, через які відбувається газообмін. За допомогою таких пристосувань, які захищені від випаровування, і проходить газообмін. Ті ж з них, які не мають подібних пристосувань, можуть жити лише в ґрунті, де присутня волога, наприклад, дощові черв'яки.

Втрата води організмами тісно пов'язана з сольовим (або іонним) балансом, так само як, наприклад, дифузія з осмосом. Адже явище осмосу по суті являє собою дифузію — проникнення молекул розчинника через перетинку або мембрану, що розділяє розчин і чистий розчинник; або два розчини з різною концентрацією і є проникною лише для молекул розчинника.

Є три основні типи осморегулюючих середовищ, в яких живуть тварини: прісноводні, морські та наземні. Водні тварини є або *евригалінними*¹³³, або *стеногалінними*¹³⁴, залежно від їх здатності переносити різні солоності.

Тварини, внутрішня осмотична концентрація яких збігається з навколишнім середовищем, вважаються *осмоконформерами*, тоді як ті, які підтримують осмотичну різницю між рідиною свого тіла та навколишнім середовищем, є *осморегуляторами*.

До прісноводних тварин (усі осморегулятори) належать безхребетні, риби, земноводні, плазуни та ссавці. Прісноводні тварини, як правило, гіперосмотичні до свого середовища. Проблеми, з якими вони стикаються через це, полягають у тому, що вони схильні до набрякання внаслідок руху води в їхні тіла через осмотичний градієнт. Такі тварини постійно втрачають солі тіла в навколишньому середовищі, яке має низький вміст солей.

Тварини, що живляться м'ясом, споживають солей більше ніж потрібно. Тому прісноводні м'ясоїдні звільняються від надлишку солей споживанням значних кількостей води і виділенням великого об'єму розбавленої сечі — нирки поглинають необхідні солі, а решта води виводиться з організму. Інший спосіб — це коли нестачу солі тварини отримують з їжі, яку вони вживають.

У випадку ж нестачі води тварини так чи інакше концентрують солі в сечі так, щоб на виділення певної кількості солей витратити щонайменше води. Концентрація солей відбувається в нирках. У деяких рептилій та птахів (особливо морських) для цього служать також особливі сольові залози, які подібні до сльозових залоз людини.

Так, якщо у людини концентрація солей в сечі в 4 рази вища ніж в плазмі крові, то, наприклад, у кенгурового щура (пацюка — мешканця пустелі) у 18 разів. Тому така тварина може тривалий час обходитись зовсім без води.

¹³³ Організми, що можуть жити в умовах значних коливань солоності води.

¹³⁴ Організми, що здатні жити лише при певній солоності води.

Механізмом, який забезпечує заміщення солі для прісноводних тварин є активний транспорт солі із зовнішнього розведеного середовища через епітелій в рідину та кров. Активну участь у цьому процесі беруть шкіра земноводних та зябра у риб.

У прісноводні тварини, вода, як правило, надходить пасивно, а виводиться активно через осмотичну роботу нирок (у хребетних) або ниркоподібних органів (у безхребетних).

Серед морських тварин більшість безхребетних є осмоконформерами, тоді як більшість хребетних – осморегуляторами.

Морським тваринам не потрібно витратити багато енергії на регулювання осмолярності¹³⁵ рідин у організмі. Так, морські риби втрачають воду в навколишнє середовище через зябровий епітелій. Морські рептилії (морські черепахи, крокодили та морські змії) п'ють морську воду, щоб отримувати запас води, а солі виділяють через спеціалізовані залози, які, як правило, розташовані над ямкою очей та носа у ящірок. Через такі залози вони виділяють достатньо концентрований сольовий розчин, що дає їм змогу пити солону воду.

Ті морські тварини, у яких немає сольових залоз, уникають пиття морської води, а отримують воду повністю за рахунок споживання їжі та метаболізму. Для підтримки осмотичного балансу ці тварини залежать від нирок.

Ссавці не можуть пити морську воду, але натомість вони мають високоефективні нирки, здатні виробляти дуже солону сечу. Ці тварини також використовують метаболічну воду, тобто ту, що виробляється як кінцевий продукт клітинного метаболізму, та воду, яку добувають харчуючись рибами та безхребетними.

Тварини, що дихають повітрям (у тому числі і люди), зазнають зневоднення через дихальний епітелій, тому для виведення накопичених солей та продуктів обміну речовин, вони повинні постійно споживати свіжу питну воду.

Слід зазначити, що регулювання води у організмах та регулювання температури їх тіла тісно пов'язані.

Так, тварини, які живуть у спекотному середовищі, наприклад, у пустелі, повинні компенсувати відсутність води. Як згадувалось вище, такі ссавці пустелі як, наприклад, щур-кенгуру, що уникає денної спеки і з'являється на поверхні пізно вночі, мають ефективні нирки та виділять висококонцентровану сечу. Приблизно 90 % води, яку вони використовують – це метаболічна вода, яка є продуктом клітинного окислення і є основним джерелом для всіх пустельних тварин.

Верблюди, які надто великі (мас тіла до 800 кг), щоб сховатися в норі при відсутності питної води підвищують температуру тіла: вночі температура тіла цих тварин може підтримуватися на рівні 35 °C, а вдень підвищуватися до понад 41 °C. За рахунок цього в організмі верблюдів економиться вода, оскільки зменшується потовиділення. При такій системі терморегуляції волога верблюда витрачається в 3 рази повільніше, ніж, наприклад, осла, який опинився в пустелі. Крім того, ці тварини також виробляють концентровану сечу і сухі екскременти. Але коли вода відсутня, верблюд не буде виробляти сечу, а зберігатиме сечовину в тканинах. Коли ж вода стає доступною, вони споживають її з швидкістю до 80 літрів за 10 хвилин.

М'ясоїдні з їжею споживають не лише багато солей, а також багато азоту у вигляді білків. Азот, що отримують тварини у вигляді білків, повинен і виводитись з організму у тому ж вигляді.

У водних організмів кінцевим продуктом метаболізму білків є аміак. Аміак є отруйним для живих тканин організму, тому у водних організмів він швидко виводиться з дуже розбавленою сечею.

У наземних організмів (тварин) такої можливості немає, так як для цього необхідно виділяти багато води з сечею, а з нею і аміак. Тому у них в якості кінцевого продукту білкового обміну утворюється який-небудь проміжний азотовмісний продукт, який є менш токсичним для організму. Тому він може накопичуватись у крові та сечі у досить високих концентраціях, не викликаючи при цьому негативних наслідків.

¹³⁵ Характеристика розчинів, що виражає їх осмотичний тиск через сумарну концентрацію активних частинок в одиниці об'єму розчину.

Таким азотовмісним продуктом у ссавців є, наприклад, *сечовина* ($\text{CH}_4\text{N}_2\text{O}$); у птахів та рептилій це *сечова кислота* ($\text{C}_5\text{H}_4\text{N}_4\text{O}_3$), яка виділяється взагалі у вигляді сухих кристалів. Звичайно організм при цьому витрачатиме воду досить економно.

7. ПОНЯТТЯ ПРО ЕКОСИСТЕМУ

7.1. *Поняття про екосистему.* 7.2. *Продуктування в екосистемі.*
7.3. *Консументи. Консументи-детритофаги.* 7.4. *Редуценти в екосистемі.*
7.5. *Особливості потоків енергії в екосистемі.* 7.6. *Біогеохімічні цикли.* 7.7. *Ланцюги живлення, харчові сітки та трофічні рівні в екосистемі.* 7.8. *Екологічні піраміди.* 7.9. *Продукція екосистем.* 7.10. *Вимірювання первинної продукції.* 7.11. *Продуктивність наземних та водних екосистем.*

7.1. Поняття про екосистему

Існує цілий ряд визначень поняття “екосистема”. Найпростішим визначенням екосистеми є таке: це угруповання (або група) живих організмів, які живуть і взаємодіють між собою в конкретному середовищі.

Наприклад, тропічні ліси – це екосистеми, що складаються з живих істот, таких як дерева, рослини, тварини, комахи та мікроорганізми, які перебувають у постійній взаємодії між собою і на які впливають інші фізичні (сонце, температура) або хімічні (кисень або поживні речовини) компоненти.

Екосистема – це сукупність організмів що проживають спільно, а також умови їх існування, що знаходяться у взаємозв’язку і утворюють систему біотичних та абіотичних явищ та процесів.

Екосистема – це фізично визначене середовище, що складається з двох нерозривних компонентів:

- *біотоп* (абіотичний): ділянка земної поверхні з більш-менш однаковими умовами, конкретне фізичне середовище зі специфічними фізичними характеристиками, такими як клімат, температура, вологість, концентрація поживних речовин або рН;
- *біоценоз* (біотичний): сукупність живих організмів, таких як тварини, рослини чи мікроорганізми, які перебувають у постійній взаємодії і, отже, є взаємозалежними один від одного.

Термін *екосистема* був вперше введений в 1935 році оксфордським екологом Артуром Тенслі (А. Tansley) для розуміння взаємодій між біотичними та абіотичними компонентами навколишнього середовища на певній ділянці. Живі та неживі компоненти екосистеми є відповідно біотичними та абіотичними компонентами.

В сучасному формулюванні поняття “екосистема” була визначена Е. Одумом (Е. Odum) як “... об’єднання, що включає всі організми (угруповання) в даній області, що взаємодіють з фізичним середовищем у такий спосіб, що потік енергії призводить до чітко визначеної трофічної структури, біотичного різноманіття і матеріальних циклів, тобто обміну речовинами між живими та неживими частинами всередині системи”.

Екосистема є основною природною одиницею на поверхні Землі.

Загальними характеристиками більшості екосистем є такі:

1. Екосистема є основною структурно-функціональною одиницею екології.
2. Структура екосистеми пов’язана з її видовим різноманіттям в тому сенсі, що складні екосистеми мають високе видове різноманіття.
3. Функціонування екосистеми пов’язане з потоками енергії та циклами речовин всередині та поза системою.
4. Відносна кількість енергії, необхідної для підтримки екосистеми, залежить від її структури: більш складним екосистемам потрібно менше енергії для утримання.
5. Молоді екосистеми розвиваються і змінюються від менш складних до більш складних екосистем за рахунок процесу, який називається *сукцесія*.
6. Адаптація до умов навколишнього середовища є важливою особливістю біотичних компонентів екосистеми, в іншому випадку вони можуть загинути.
7. Функціонування кожної екосистеми включає ряд циклів, наприклад, кругообіг води, цикли азоту, кисню тощо. Існування екосистеми вимагає обміну речовинами між різними її компонентами.

Екосистема характеризується: видовим складом, чисельністю організмів, біомасою, окремими трофічними групами, інтенсивністю продукування та іншими показниками.

У складі екосистеми розрізняють:

- неорганічні речовини: N, C, CO₂, H₂O;
- органічні сполуки: білки, вуглеводи, ліпіди, гумінові речовини;
- кліматичний режим: температура, вологість, фізичні фактори;
- продуцентів: автотрофні організми;
- консументів (фаготрофів-гетеротрофів) (гр. “phagos” – «доїдаючий», «пожираючий») – це переважно тварини, що поїдають інші організми або їх частини;
- редуцентів (сапротрофів): це бактерії, гриби та інші мікроорганізми, що розкладають органічну речовину, зокрема відмерлі рештки тварин та рослин.

За відношенням до середовища розрізняють наземні екосистеми або біоми, прісноводні та морські (табл. 5).

Таблиця 5

Основні екосистеми світу

Наземні (біоми)	Прісноводні	Морські
Тундра	Річки, струмки	Відкритий океан
Тайга (бореальні хвойні ліси)	Озера, стави	Шельфова зона ¹
Широколистяні ліси	Водосховища	Райони апвелінгу ²
Степи	Болота	Естуарії ³
Чапараль (райони з дощовою зимою і посушливим літом)	Заболочені ліси	Глибоководні рифтові зони ⁴
Тропічний ліс		
Пустелі		
Савани		

Примітка:

¹ Прибережна частина дна світового океану глибиною переважно 100 – 200 м, де має місце обмін елементами між донними покладами та поверхневими водами;

² Апвелінг – процес вертикального підйому води в океані, коли з глибин піднімаються води, багаті поживними речовинами.

³ Естуарії – розширене русло річки, що впадає в море або в океан.

⁴ Рифти – тектонічні розриви, що є результатом розходження літосферних плит.

У просторовому відношенні розрізняють:

- мікроекосистему, це може бути окреме дерево, болотна купина, окремий пеньок, заселений організмами та інше;

- мезоекосистему, це окреме болото, лісове насадження, луки;

- мегаекосистему, яка представлена гідросферою, літосферою та атмосферою.

Отже, екосистеми можуть бути дуже великими або дуже малими. Серед усіх типів наземних екосистем нашої планети самими крупними є лісові екосистеми. Так, запас рослинної фітомаси тут становить близько 1 960 млрд тонн або 82 % фітомаси Землі. За даними ФАО загальна площа лісу становить понад 4 млрд га або 30 % суші, що відповідає в середньому 0,6 га на душу населення¹³⁶. У лісових екосистемах зосереджено понад 10 тис. видів дерев і чагарників, а також трави, мохи, лишайники, плауни, хвощі, папороті, гриби, тощо.

Найбільша в світі коралова система (Великий Бар'єрний риф вздовж узбережжя Квінсленда, Австралія протяжністю понад 2 900 км) включає майже 3 тис. різних рифів і

¹³⁶ Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, 2010.

понад 900 островів на площі близько 344 400 км² створена організмами мікроскопічних розмірів – кораловими поліпами.

Вищим рівнем екосистеми та самою великою екосистемою є екосистема Землі або біосфера.

Екосистеми також надзвичайно різноманітні. Вся поверхня Землі покрита пов'язаними між собою екосистемами, які часто об'єднані в більші за розмірами *біоми* – великі ділянки суші і моря, такі як, наприклад, ліси, рифи, тундра. Всі біоми відповідно представлені безліччю різних екосистем. Наприклад, у межах Сахари є екосистеми оазисів, дюн, та навіть морське середовище на північно-західному африканському узбережжі. Біом пустелі Сахара сильно відрізняється від біому холодних пустельних екосистеми Гобі в Монголії та Китаї (переважають субарктичні зимові температури, які можуть опускатися до -40 °С, хоча у липні температура часто досягає +45 °С), які у свою чергу відрізняються від замерзаючих пустельних екосистем Антарктиди, де росте лише декілька видів мохів.

Кожен фактор в екосистемі безпосередньо чи опосередковано залежить від кожного іншого фактора. Зміна температури екосистеми часто впливає, наприклад, на те, які рослини там будуть рости. Тваринам, які залежать від рослин, доведеться або адаптуватися до таких змін, або мігрувати до іншої екосистеми, або загинути. Таким чином, біотичні частини екосистеми залежать від абіотичних факторів.

7.2. Продукування в екосистемі

Усі живі організми отримують свою енергію двома різними способами. Спосіб отримання організмом енергії залежить від джерела, з якого вони отримують цю енергію.

Деякі організми отримують свою енергію від Сонця в процесі *фотосинтезу*. Ці організми відомі як *фототрофи*, оскільки вони можуть створювати власні органічні молекули, використовуючи сонячне світло як джерело енергії або *автотрофи* (“авто” – «сам», і гр. “трофй” – «їжа», «живлення»). Вони здатні синтезувати усі органічні речовини, необхідні для їхньої життєдіяльності, з простих неорганічних сполук, використовуючи енергію Сонця.

Автотрофи також називають первинними виробниками – організми, які здатні виробляти складні органічні молекули з простих неорганічних сполук (вода, СО₂, поживні речовини), включають рослини, деякі водорості та деякі бактерії. Процес, за допомогою якого вони зазвичай виробляють органічні речовини – це *фотосинтез*. Як впливає з назви, для фотосинтезу потрібне світло.

Фотосинтез може відбуватися в морському або наземному середовищі, де організми продуценти можуть використовувати сонячне світло як джерело енергії.

Інший спосіб, за допомогою якого організми можуть отримати свою енергію – це *хемосинтез*. В процесі хемосинтезу організми створюють органічну речовину у середовищах, де сонячне світло недоступне. У цьому випадку бактерії використовують енергію, отриману в результаті хімічного окислення неорганічних сполук, для отримання органічних молекул і води.

Хемосинтез використовують деякі організми-продуценти, переважно спеціалізовані бактерії, які можуть перетворювати неорганічні поживні речовини в органічні сполуки без присутності сонячного світла.

Існує декілька груп хемосинтетичних бактерій у морському та прісноводних середовищах, особливо таких, що багаті на сірку або сірководень. Як і рослини, що містять хлорофіл, так і інші організми, що здатні до фотосинтезу, хемосинтетичні організми також є автотрофами.

Багато організмів можуть отримувати свою енергію, лише харчуючись іншими організмами – це *гетеротрофи* (гр. “ĕteros” – «інший» і “трофй” – «їжа», «живлення»). Сюди відносять трав'яїдних, всеїдних і м'ясоїдних тварин, які споживають інші організми в будь-якій формі: рослин, тварин, мікроорганізмів, у тому числі і навіть

мертвих тканин і засвоюють енергію. Гетеротрофами є близько 95 % всіх живих організмів, включаючи людину. Гетеротрофів також називають споживачами.

Термін “продукування” означає створення нових органічних речовин. Коли рослина в процесі фотосинтезу збільшує біомасу та розміри, створюється нова органічна речовина, яка перетворює світлову енергію в енергію, що зберігається в хімічних зв'язках всередині рослинної тканини. Ця енергія використовується для здійснення метаболічних перетворень у рослин: синтезуються нові сполуки та структури, клітини діляться, і рослина з часом збільшується в розмірах.

Вироблення таких нових хімічних сполук призводить до утворення нових рослинних тканин, що з часом призводить до збільшення в системі нової рослинної біомаси. Споживачі отримують свою енергію від первинних виробників, або безпосередньо (рослиноїдні, деякі детритофаги¹³⁷), або опосередковано (хижаки, інші детритофаги).

Щороку глобально фотосинтетичними організмами створюється від 100 до 200 млрд тонн органічної речовини, за рахунок якої підтримується життєдіяльність всіх гетеротрофних організмів. Приблизно така ж кількість органічної речовини розкладається з виділенням вуглекислого газу та води.

Як відмічалось раніше, певні періоди еволюції характеризувались переважанням процесів створення органічної речовини над її розкладом. Це сприяло утворенню в свій час запасів викопних горючих речовин, які сьогодні використовуються людиною.

Отже, які організми та за рахунок яких процесів створюють органічну речовину?

Як згадувалось вище, створення органічної речовини в екосистемі забезпечують такі три групи організмів продуцентів: зелені рослини, фотосинтетичні водорості та хемосинтетичні бактерії.

Зелені рослини. Для зелених рослин джерелом біологічної енергії є сонячне світло. Фотосинтез відбувається в присутності вуглекислого газу та води на світлі в присутності системи ферментів зв'язаних з хлорофілом.

У зелених рослин *хлорофіл* міститься в перетинчастих дископодібних одиницях (тилакоїдах) в органелах, які називаються *хлоропластами*.

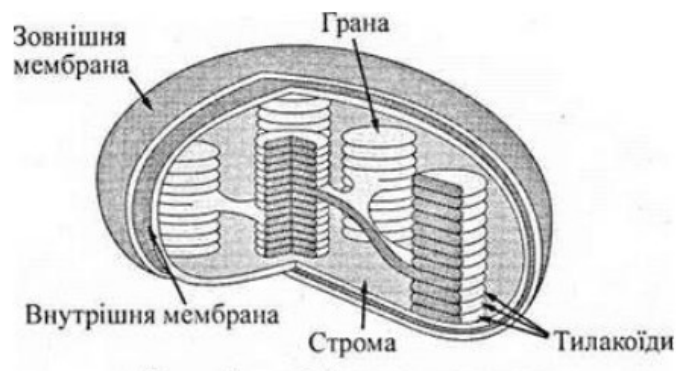


Рис. 22. Внутрішня будова хлоропласта

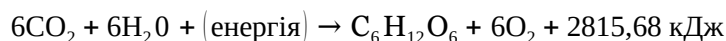
Будова хлоропластів (рис. 22) забезпечує просторове розміщення речовин та реакцій в них. До складу хлоропластів входить *хлорофіл*, який забезпечує фотосинтез. Хлорофіл міститься практично у всіх фотосинтетичних організмах, включаючи зелені рослини, ціанобактерії та водорості. Він поглинає енергію світла, яка потім використовується для перетворення вуглекислого газу у вуглеводи.

¹³⁷ Від лат. “*detritus*” – «розклад», «продукт розкладу» + гр. *Φάγος* – «пожирач») – тварини та інші еукаріотичні організми, які живляться органічним матеріалом що розкладається – детритом.

Хлорофіл зустрічається у кількох різних формах: хлорофіли а та b – це основні типи, що містяться у вищих рослинах та зелених водоростях; хлорофіли с і d – зустрічаються часто з хлорофілами а у різних водоростях; хлорофіл е – доволі рідкісний тип хлорофілу, що зустрічається в деяких золотистих водоростях¹³⁸, а бактеріохлорофіл¹³⁹ зустрічається в деяких бактеріях.

З точки зору хімії, фотосинтез – це окисно-відновний процес, при якому окиснення стосується від'єднання електронів від молекули; а відновлення – приєднання електронів молекулою. Енергія світла використовується для окиснення води (H₂O), та вироблення кисню (O₂). Більшість вилучених електронів та іонів водню в кінцевому підсумку переходять у вуглекислий газ (CO₂), який відновлюється до органічних продуктів фотосинтезу – вуглеводів.

Узагальнено фотосинтез можна подати у вигляді такого рівняння:



Хлорофіли ефективно поглинають сонячне світло у синій та червоній частинах спектру, і, відповідно, мають зелений колір.

Крім хлорофілів у мембранах тилакоїдів містяться також допоміжні пігменти – *каротиноїди*, забарвлені у червоний або жовтий колір та *фікобіліни* (див. пояснення нижче).

Каротиноїди – це жовті, червоні й помаранчеві пігменти. Вони захищають хлорофіл і ряд інших компонентів фотосистем від світлового «перезбудження», беруть участь у «збиранні» світла, що дає змогу рослинам використовувати енергію світла і в синій області спектра.

Каротиноїди також виконують структурну роль, а саме відіграють роль «молекулярного клею» у комплексі «пігмент–білок».

Крім того, наприклад, із β-каротину утворюється вітамін А.

Фікобіліни – це група водорозчинних допоміжних пігментів у червоних водоростей і ціанобактерій. Вони можуть бути червоними (фікоеритрини, входять до складу червоних водоростей) та синіми (фікоціаніни, ходять до складу синьо-зелених водоростей).

Фікобіліни ковалентно зв'язані зі специфічними білками, структура їх нагадує жовчні пігменти (білірубіни¹⁴⁰) і вони поглинають світло в жовто-зеленій області спектра.

Отже, як хлорофіли, так і каротиноїди широко поширені в світі рослин, за винятком грибів. Фікоціани та фікоеритрини зустрічаються переважно у синьо-зелених та червоних водоростях.

У цілому ж за рахунок фотосинтезу зеленими рослинами створюється до 95 % їх біомаси.

Загалом в атмосфері знаходиться 7 000 · 10⁹ тонн вуглекислого газу, з яких у процесі фотосинтезу фіксується 100 · 10⁹ тонн на рік, що становить ≈ 15 % загальної кількості вуглекислого газу в атмосфері, який щороку надходить у фотосинтетичні організми.

Методи вимірювання швидкості фотосинтезу.

Для вимірювання швидкості фотосинтезу існує ряд методів: вимірювання кількості поглинутого CO₂; вимірювання кількості утвореного O₂; вимірювання кількості утворених вуглеводів; вимірювання величини приросту сухої маси.

¹³⁸ Хризофіцієві водорості – одноклітинні та багатоклітинні представники з різними типами морфологічної структури.

¹³⁹ Зелений пігмент пурпурних та зелених бактерій, що здатні до фотосинтезу. Більшість пурпурних бактерій містить бактеріохлорофіл-а, близький до хлорофілу-а зелених рослин, а деякі пурпурні бактерії містять бактеріохлорофіл-в.

¹⁴⁰ Лат. "bilis" – жовч.

Так, кількість поглиненого у процесі фотосинтезу CO_2 можна виміряти за допомогою газоаналізатора, і порівняти концентрацію CO_2 в газі, що приходить в камеру, що оточує лист або рослину, і CO_2 , що виходить із камери.

Кількість кисню, що виділяється у процесі фотосинтезу можна виміряти шляхом підрахунку числа бульбашок, що виділилися з водорості (у воді), або за допомогою іншого приладу для вимірювання кількості газу, що виділився за певний проміжок часу.

Виміряти кількість утворених вуглеводів можна шляхом вирізання “диска” з однієї сторони листка (за допомогою пробкового свердла проти гумової набивки) і зважування його після висихання. Через кілька днів (а можливо й тижнів) з другої половини листа вирізають такий же “диск”, сушать і зважують. Збільшення маси диска є показником “надлишку” маси, яка зберігалася в листі.

Приріст сухої маси можна оцінити методом “послідовного збору врожаю”, коли збирають кілька рослин, сушать до постійної ваги та зважують – це повторюється протягом експерименту. Таким чином можна дізнатись приріст біомаси рослин. Для порівняння потрібно мати кілька рослин. При необхідності можна знайти середнє значення та стандартне відхилення.

Інший метод – це використання ізотопу ^{14}C . Суть методу полягає в тому, що у повітронепроникну камеру додають відому кількість радіоактивного ^{14}C у формі CO_2 . Рослина споживає ^{14}C в такій же пропорції, в якій він міститься у камері.

Швидкість фіксації вуглецю вираховують шляхом ділення кількості ^{14}C , що міститься в рослині, на долю ^{14}C в камері на початок експерименту.

Наприклад, частка радіоактивного CO_2 в камері становить 5 %; за одну годину рослина асимілювала 10 мг ^{14}C . Це означає, що рослина споживає вуглець з швидкістю 200 мг/годину:

$$\begin{aligned} 10 \text{ мг} & - 5 \% \\ x \text{ мг} & - 100 \% \\ \text{звідки } x & = 1000 : 5 = 200 \text{ мг/год.} \end{aligned}$$

Крім того, існують і інші методи, зокрема, зникнення з водного середовища розчинених нітратів та фосфатів, так як синтез речовин іде не лише при участі CO_2 та води, а також інших речовин. Але це буде достовірно лише тоді, коли споживання цих речовин буде проходити значно швидше ніж їх вивільнення, наприклад, в період “цвітіння” води.

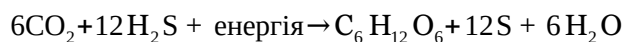
Використовують також метод, який ґрунтується на залежності інтенсивності фотосинтезу від кількості хлорофілу. Так відомо, що морські водорості асимілюють 3,7 г С на 1 г хлорофілу за 1 годину. Даний метод менш точний ніж метод газообміну.

Фотосинтетичні бактерії: це пурпурні та зелені бактерії, а також синьо-зелені водорості (ціанобактерії).

Пурпурні та зелені бактерії здійснюють аноксигенний фотосинтез, який також називають бактеріальним фотосинтезом.

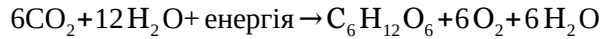
У цих організмів ще відсутні фотосинтетичні органели, їх фотосинтезуючий апарат представлений ще недостатньо диференційованою мембранною системою, яка містить аноксигенний (не супроводжується виділенням кисню) пігмент *бактеріофіл*.

При аноксигенному фотосинтезі світлова енергія вловлюється і перетворюється в АТФ, без виробництва кисню:



При цьому поряд з CO_2 в якості джерела вуглецю можуть використовуватись ацетати, пірувати та інші органічні сполуки. Донором електронів для бактеріального фотосинтезу є не H_2O , а, наприклад, H_2 , H_2S або S^0 , або деякі органічні сполуки. Багато з цих бактерій зберігають елементарну сірку як запасний матеріал, який можна додатково окислити до SO_4 як фотосинтезуючий донор електронів.

Ціанобактерії навпаки здійснюють окиснений (супроводжується виділенням кисню) фотосинтез. У бактерій немає хлоропластів, тому фотосинтез відбувається в цитоплазмі та на внутрішніх складках плазматичної мембрани – мезосомах. Це також фотосинтез, тому що в цій реакції бере участь сонячне світло:



Більшість фотосинтетичних бактерій засвоюють молекулярний азот, будучи в такому випадку автотрофами, деякі потребують наявності органічних речовин і належать до фотогетеротрофів.

Роль фотосинтетичних бактерій в продукуванні органічної речовини не значна, але вони функціонують в тих умовах, де не функціонують зелені рослини. Доля ж фотосинтетичних бактерій становить 5-25 % річної продукції фотосинтезу. Також вважається, що вид океанічної ціанобактерії – *Prochlorococcus*, що дає ≈ 10 % всього O_2 , був першим, що зробив Землю придатною для життя через окиснений фотосинтез.

Хемосинтетичні бактерії. На відміну від рослин, хемосинтетичні бактерії отримують енергію за рахунок окиснення простих неорганічних сполук в результаті *хемосинтезу*.

Хемосинтез – це утворення органічних речовин із вуглекислого газу деякими бактеріями (облігатними аеробами) за рахунок енергії, що вивільняється при окисненні простих неорганічних сполук різних хімічних елементів: H, S, Fe, N, Mn та деяких органічних речовин – метан, окис вуглецю без участі світла.

Більшість хемосинтетичних бактерій мешкають у середовищах, куди не проникає сонячне світло, а отже там не можуть існувати більшість відомих організмів. Серед таких, наприклад, гідротермальні отвори на дні океану, прибережні відкладення, вулкани, вода в печерах, наземні гарячі джерела, та інші.

Головними хемосинтетичними бактеріями є:

- *нітрифікуючі*: окислюють аміак та амонійні солі до нітратів. Ці бактерії поширені в ґрунті, прісних та солоних водоймах і беруть участь у кругообігу азоту;
- *сіркобактерії*: переводять сірководень до сірки або сірку до сульфатів. Дані бактерії мешкають в ставках та інших водних джерелах, де є сірководень, забезпечуючи очищення промислових стічних вод, окислюючи багато сполук сірки до сульфатів, сприяючи вивільненню її та відкладанню у чистому вигляді;
- *залізобактерії*: одержують енергію при окисненні сполук заліза до, наприклад, сірчанних солей з наступним виділенням сірчаної кислоти.

Енергія, що виділяється при цій реакції, використовується для створення органічних речовин за принципом хемосинтезу. Деякі залізобактерії окислюють також сполуки марганцю і відіграють певну роль в утворенні залізомарганцевих руд в озерах, а також здатні викликати біокорозію металевих споруд, закупорку водопровідних труб і інші явища;

- *водневі бактерії*: отримують енергію при окисненні водню ($2\text{H}_2 + \text{O}_2 = 2\text{H}_2\text{O} + 138$ ккал). Також є аеробами, живуть як на органічному, так і на мінеральному субстраті.

Існує угруповання організмів, які, як джерело енергії, для отримання органічних речовин, використовують речовини, що виходять із тріщин – гідротермальних отворів на великих глибинах від поверхні океану.

Гідротермальні вентиляційні отвори – це тріщини в глибокій океанічній корі, куди просочується перегріта лава і магма, виділяючи розчинні хімічні речовини при контакті з холодною водою глибокого океану. Розчинені хімічні речовини, включаючи сірководень, метан та відновлені сульфатні метали, утворюють димохідні структури, відомі як “чорні курці” (див. розділ 5). Оскільки сонячне світло сюди не проникає, організми отримують свою енергію від хімічних речовин, що викидаються з океанічної кори.

Так, гігантський трубчастий черв'як (*Riftia pachyptila*) живе у симбіотичному взаємозв'язку з бактеріями, що окислюють сірку. Трубчастий черв'як поглинає

сірководень із вентиляційного отвору та забезпечує його бактеріям. Бактерії засвоюють енергію з сірки і виробляють органічні сполуки, як для черв'яка, так і для бактерій.

Як згадувалось раніше, в таких умовах, які вважаються шкідливими для більшості організмів живуть *екстремофіли* – організми, які здатні переносити широкий спектр екстремальних умов навколишнього середовища. Вони називаються залежно від умов, в яких вони ростуть, отже, деякі – це термофіли, психрофіли, ацидофіли, галофіли тощо.

Вважається, що першими організмами, що населяли Землю, були саме хемосинтетичні (хемоавтотрофні) бактерії, які виробляють кисень, а згодом еволюціонували в тваринні та рослиноподібні організми.

Таким чином, хемосинтетичні бактерії відіграють важливу роль у вивільненні мінеральних поживних речовин і освоюють при цьому енергію. Доля хемосинтетичних бактерій в планетарному масштабі становить не більше 1 % річної продукції фотосинтезу.

Зворотний процес – це окислення органічних речовин до води та вуглекислого газу.

7.3. Консументи. Консументи-детритофаги

Консументи – це гетеротрофні організми (тварини), які не можуть самостійно виробляти їжу, тому отримують енергію за рахунок споживання готової органічної речовини, тобто інших організмів. Всі гетеротрофи є споживачами і класифікуються за типом організмів, які вони їдять, та їх місцем в екосистемі.

Розрізняють такі рівні консументів:

1-го прядку: рослиноїдні або травоїдні (*фітофаги*), мікроорганізми, рослинні паразити та напівпаразити;

2-го порядку: всеїдні та м'ясоїдні¹⁴¹ (*зоофаги*), комахоїдні рослини, тварини, мікроорганізми;

3-го порядку: м'ясоїдні та паразити (крупні хижаки).

Первинні споживачі харчуються безпосередньо рослинами та іншими продуцентами – виробниками, наприклад водоростями. Деякі з них мають великі, тупі та плоскі зуби, які допомагають їм подрібнювати та жувати рослинні речовини. У багатьох є спеціальні бактерії, що живуть в кишківнику і допомагають розщепити, наприклад, целюлозу.

Найчисленнішими основними споживачами на Землі є комахи. Вони добре пристосовані для отримання енергії з частин рослини, яку вони їдять. Окремі, як, наприклад, сарана перелітна (*Locusta migratoria*) (рис. 23), їдять всю рослину, тоді як гусениці з'їдають лише листя. Окремі види жуків проникають у стебло рослини і харчуються волокнами, з яких воно складається, інші комахи харчуються лише корінням.

Деякі спеціалізовані види їдять лише один вид рослини або рослинного продукту. Так, наприклад, гігантська панда харчується лише листям і пагонами бамбука, терміти їдять лише деревину, а колібрі – нектар квітів.

Вторинні споживачі харчуються первинними, а третинні – вторинними споживачами.

Вторинні консументи – це м'ясоїдні тварини, вони їдять м'ясо. На відміну від первинних, вторинні консументи змушені полювати, тому вони часто є хижакими. Тварини, які вони споживають можуть бути травоїдними або іншими вторинними консументами. Всеїдні харчуються всім, що зможуть добути: леви будуть їсти антилопу, зебру або буйвола, акули будуть їсти кальмарів, рибу та тюленів.

Третинні споживачі часто займають найвищий трофічний рівень, тому в цьому випадку їх називають «верхівками хижаків» або хижакими найвищого рівня. Іноді «верхівки хижаків» знаходяться над третинним споживачем.

Види найвищого трофічного рівня відіграють дуже важливу роль в екосистемах. Вони контролюють популяції або змінюють поведінку тварин на нижчих трофічних

¹⁴¹ Lat. "Carnivore"

рівнях, що підтримує рівновагу динаміки екосистем. Наприклад, якщо популяція лисиць стає занадто великою, вона може чинити тиск на популяцію гризунів. Полюючи на лисиць, третинний споживач, такий як яструб, контролюватиме популяцію останніх, що також зменшить кількість гризунів, яких споживають лисиці.



Рис. 23. Сарана перелітна є консументом першого порядку (фітофагом), оскільки живиться листям

Отже хижак найвищого рівня є головним споживачем в екосистемі, оскільки на нього не полюють інші хижаки.

Консументи детритофаги. Розрізняють детритофаги *водні* та *суходільні* – сапротрофи, що живляться детритом (лісова підстилка, трав'яна повсть, кореневий опад дернини).

Суходільні (дощові черви, двопарноногі багатоніжки¹⁴², личинки деяких комах) живляться органічними речовинами та живими мікроорганізмами ґрунту.

Водні – це *ґрунтоїди* (споживають ґрунт, часточки органічної речовини – детрит, дрібних тварин і рослин донного осаду). Сюди входять частково *сестонофаги* (живляться дрібним планктоном – сестоном, до складу якого входять як живі організми, так і детрит); малощетинкові черви або олігохети (дощовий черв'як, трубочник та інші); двостулкові молюски; планктонні ракоподібні (рачки, дафнії, циклопи); коловертки та інші.

Одні з них відфільтровують дрібні частинки детриту з води через спеціальні фільтрувальні органи, інші – живляться ними безпосередньо (ґрунтоїди).

До детритофагів, які подрібнюють, перемішують та споживають органічні речовини, також відносяться амеби, багатоніжки, личинки комах, кліщі, мурашки, жуки, дощові черв'яки та інші організми.

Згідно іншої класифікації серед консументів-детритофагів можна також виділити:

- *консументи*, що спеціалізуються на споживанні бактерій. До них належать вільноживучі найпростіші – амеби, що мешкають у воді та ґрунті, та ґрунтові нематоди, які також живляться бактеріями на поверхні ґрунтових частинок відмерлої речовини;

- *консументи*, що спеціалізуються на споживанні грибів. До них належать окремі нематоди, що мають стилети: колючо-всмоктуючий ротовий апарат, з допомогою якого вони проколюють окремі гіфи грибів або з'їдають їх повністю;

- *безхребетні*, що розкладають рослинний матеріал, яких в свою чергу поділяють на:

- *мікрофауну*: простіші, нематоди та коловертки;
- *мезофауну*: ґрунтові кліщі, ногохвостки та енхітреїди;
- *макро- та мегафауну*: мокриці, багатоніжки, дощові черв'яки, слимаки, личинки деяких мух та жуки.

¹⁴² Lat. Diplopoda – на тулубних сегментах є по дві пари ніг.

7.4. Редуценти в екосистемі

Якщо тварини-падальники (живляться трупами інших тварин, некрофаги) не використовують мертві органічні рештки відразу, то процес розкладу останніх, як правило, починається заселенням спорами бактерій та грибів.

При цьому одночасно спостерігається:

- *автоліз*: самоперетравлювання або розпад відмерлих клітин тканин організму під впливом власних ферментів з вивільненням вуглеводів та білків до більш простих розчинних сполук;

- *вимивання* дощовою водою водорозчинних органічних та мінеральних сполук.

Спори, як бактерій, так і грибів, присутні повсюдно в середовищі, тому саме вони першими і заселяють “ресурс”, що надходить у довкілля.

Насамперед мікроорганізми використовують розчинні речовини: амінокислоти, цукри, які вільно дифундують або просочуються.

Ці речовини використовуються у першу чергу тому, що як гриби так і бактерії не мають власних ферментів для розщеплення таких полісахаридів, як, наприклад:

- *целюлози*;
- *лігніну*: (лат. “lignum” – «дерево») це органічна речовина, складова частина дерев'янистих рослин;
- *хітину*: природний ланцюговий полісахарид;
- *кератину*: білкова речовина, основна складова частина волосся, шерсті, нігтів, пір'я і інші.

У міру використання названих легкодоступних харчових ресурсів чисельність популяції грибів та бактерій різко скорочується. Разом з тим залишається безліч спор, з яких при появі нового “ресурсу” знову виникне чисельна популяція цих видів.

У природі активність перших поселенців залежить від особливості процесів метаболізму або обміну цукрів та умов аерації.

Так, при наявності кисню кінцевим продуктом розкладу буде CO₂. При нестачі або відсутності кисню розклад проходитиме не повністю, з утворенням спиртів та органічних кислот, які будуть змінювати (знижувати) рН, чим сприятимуть розвитку грибів, пригнічуючи бактеріальну діяльність.

Отже, після швидкого розщеплення цукрів процес сповільнюється, в нього включаються мікроорганізми, які спеціалізуються на розкладі згаданих кінцевих продуктів.

прості цукри: моносахариди, наприклад, глюкоза;

крохмаль: суміш природних полісахаридів;

геміцелюлози: (гр. “gēmi” – «напів-, наполовину»),

високомолекулярні вуглеводи рослинного походження;

пектини (полісахариди рослинного походження) та

білки;

целюлози або клітковина: високомолекулярні

вуглеводи – головна складова частина оболонок рослинних клітин;

лігнін: органічна речовина, що поряд з

целюлозою є складовою частиною

здерев'янілих тканин вищих рослин;

суберини: високополімерні

речовини, що відкладаються в

оболонках рослинних клітин при

їх закоркуванні.

Важливо відмітити, що успішність протікання процесів розкладу подальших компонентів залежатиме від того, наскільки тісним є контакт з редуцентом. Адже розщеплення відбувається за рахунок ферменту комплексної целюлолітичної дії, що розщеплює молекули целюлози на моносахариди («прості цукри») – *целюлази*, який є поверхневим ферментом і вимагає фізичного контакту редуцента з субстратом.

У цілому ж компоненти мертвої органічної речовини в порядку зростання стійкості до розкладу можна розмістити так:

Швидкість розкладання при цьому залежатиме від швидкості проникнення гіф грибів із клітини в клітину через оболонки, які містять лігнін.

Гриби, що здатні розкладати деревину, поділяють на 2 групи або категорії:

- *бура гниль*: руйнує целюлозу, але залишає буру речовину, що містить лігнін;
- *біла гниль*: руйнує лігнін, але залишає целюлозу.

Організми, які здатні впливати на все більш стійкі сполуки, також утворюють певну природну послідовність, а саме:

- *фікоміцети*: (гр. “*ficos*” – «водорості») – нижчі гриби – водні та наземні сапрофіти, що в свою чергу поділяються на 2 класи – *зигоміцети* та *ооміцети*. Це прості гриби, що розкладають цукор;

- *аскоміцети*: вищі гриби, що мають перетинки та розмножуються спорами;

- *базидіоміцети*: від наявності базидії – спороносного органу розмноження даних грибів та *актиноміцетів* (гр. “*актіс*” – «променеподібний») або променеві грибки, які за будовою близькі до бактерій, ростуть повільніше, порівняно малопоширені, мають тісний контакт з субстратом.

В цілому ж в міру спеціалізації видів, що розкладають найбільш стійкі компоненти опаду різноманітність мікрофлори зменшується. Тобто на кінцевих стадіях розкладу участь беруть лише вузькоспеціалізовані види.

Загальна ж схема розкладу органічної речовини така:

- розчинні вуглеводи зникають порівняно швидко переважно за рахунок вимивання;

- стійкі целюлозні та геміцелюлозні структурні компоненти зазнають повільного ферментативного розкладу;

- вміст лігніну зменшується досить повільно.

Редуцентами у наземних екосистемах, зокрема у лісі, крім бактерій та грибів є комахи (споживають детрит, жуки-мертвоїди, шкіроїди); дощовий черв'як (живиться детритом), багато видів *цвілі* (цвілеві гриби), які харчуються шляхом всмоктування органічних речовин. Через малі розміри цих організмів оцінки їх чисельності та біомаси у ґрунті ускладнені, але деякі дані все ж існують (табл. 6)

Прісноводні редуценти – це переважно бактерії, які зазвичай знаходяться на дні озер, ставків і річок. Також у прісноводних екосистемах (у воді або поблизу неї) органічну речовину споживають окремі види равликів (піскова меланія), а також дріжджі.

Таблиця 6

Чисельність, біомаса та розміри окремих мікроорганізмів ґрунту¹⁴³

Групи мікроорганізмів	Приклади	Розмір (µм) [†]	Чисельність організмів одному грамі ґрунту	Біомаса, в кг/га [†]
Віруси	<i>Tobacco mosaic</i>	0,02 x 0,3	10 ¹⁰ – 10 ¹¹	
Бактерії	<i>Pseudomonas</i>	0,5 x 1,5	10 ⁸ – 10 ⁹	300 – 3 000
Актиноміцети	<i>Streptomyces</i>	0,5 x 2,0 [‡]	10 ⁷ – 10 ⁸	300 – 3 000

¹⁴³ Principles and applications of soil microbiology / edited by David M. Sylvia ... (et al.), 1999.

Гриби	<i>Mucor</i>	8,0 [‡]	10 ⁵ – 10 ⁶	500 – 5 000
Водорості	<i>Chlorela</i>	5 x 13	10 ³ – 10 ⁶	10 – 1 500
Найпростіші (Protozoa)	<i>Euglena</i>	15 x 50	10 ³ – 10 ⁶	5 – 200
Нематоди	<i>Pratylenchus</i>	1 000 [§]	10 ³ – 10 ⁵	1 – 100
Дощові черв'яки	<i>Lumbricus</i>	100 000 [§]	-	10 – 1 000

[†] - дані Metting (1993); [‡] - діаметр гіф; [§] - довжина.

У морських екосистемах відмерлу органічну речовину споживають *краби* (їдять будь-яку їстівну речовину, яку виявили); гранульована морська *зірка* (рухаючись вздовж скель та інших нерухомих поверхонь очищає їх від відмерлих органічних речовин); *міксини*¹⁴⁴ (*Eptatretus stoutii*) – вугроподібні істоти, які іноді полюють, але переважно можуть знаходитись всередині мертвої туші і поглинати з неї поживні речовини; морський *їжак* (для харчування використовує органічні речовини з гірських порід); згадуваний вище гігантський трубчастий черв'як – глибоководне істота, яка залежить від відходів, які продукують бактерії всередині її тіла.

7.5. Особливості потоків енергії в екосистемі

Все живе потребує енергії в тій чи іншій формі, оскільки енергія (часто у формі АТФ) потрібна для протікання більшості складних метаболічних перетворень, а саме життя – це енергетичний процес.

Живі організми не змогли б утворювати макромолекули (білки, ліпіди, нуклеїнові кислоти та складні вуглеводи) зі своїх мономерних субодиниць без постійного надходження енергії.

Важливо розуміти, як організми добувають енергію і як ця енергія передається від одного організму до іншого через трофічні мережі та складові харчові ланцюги.

Трофічні мережі показують, як енергія спрямована через екосистеми, включаючи те, наскільки ефективно організми її набувають, використовують і скільки залишається для використання іншими організмами цієї мережі.

Енергія засвоюється живими організмами трьома способами: фотосинтезом, хемосинтезом та споживанням та перетравленням інших живих або раніше живих організмів гетеротрофами.

В екосистемі організми пов'язані потоками енергії та поживних речовин. Потік енергії в екосистемах життєво важливий для процвітання життя на Землі.

Енергія організмам необхідна для виконання ними синтезу речовин та росту і відновлення тканин, транспорту речовин в клітину та з неї, передачі нервових імпульсів та здійснення рухів, підтримання постійної температури тіла та інших режимів.

Майже вся енергія в екосистемах Землі бере свій початок від Сонця. Сонячна енергія – це першоджерело енергії для екосистеми. Із всієї кількості енергії, що надходить на земну поверхню, а це 10,5 · 10⁶ кДж/м² в рік лише 45 % або 5 · 10⁶ кДж/м² в рік поглинається земною поверхнею та рослинами. Більша ж частина цієї енергії, відбиваючись, зігріває атмосферу.

Щоправда, як відмічалось раніше, водна поверхня (моря та океани) поглинає до 99 % енергії через високу теплоємність води. Лише 1/3 частина, або 1,7 · 10⁶ кДж/м² в рік, засвоюється компонентами екосистеми.

Коли ця сонячна енергія досягає Землі, вона надзвичайно складно розподіляється між екосистемами. Простий спосіб проаналізувати цей розподіл – через харчовий ланцюг або харчову мережу.

Як відомо, у харчовому ланцюзі існують різні рівні, відомі як *трофічні* рівні, починаючи від продуцентів, які спочатку поглинають сонячне світло. Потім енергія

¹⁴⁴ Клас безщелепних тварин, включає одну родину з кількома родами, поширені у морських водах помірною та субтропічного поясу.

переходить до організмів, які споживають продуцентів і далі аж до верхівки хижаків (тих, яких більше не їдять інші тварини), і які відмирають пізніше.

Кожний рівень містить певну кількість біомаси, яка переноситься з одного рівня на наступний. Однак це перенесення є не надто ефективним, і це пов'язано з другим законом термодинаміки, як уже згадувалося вище. Адже енергія в екосистемі рухається прямо, лише перетворюється з однієї форми в іншу: енергія Сонця > енергія зелених рослин > енергія фаготрофних консументів і так далі.

Оскільки у зворотний потік (від редуцентів до продуцентів) надходить незначна кількість енергії (не більш 0,25 %), говорити про “кругообіг енергії” у даному випадку не можна.

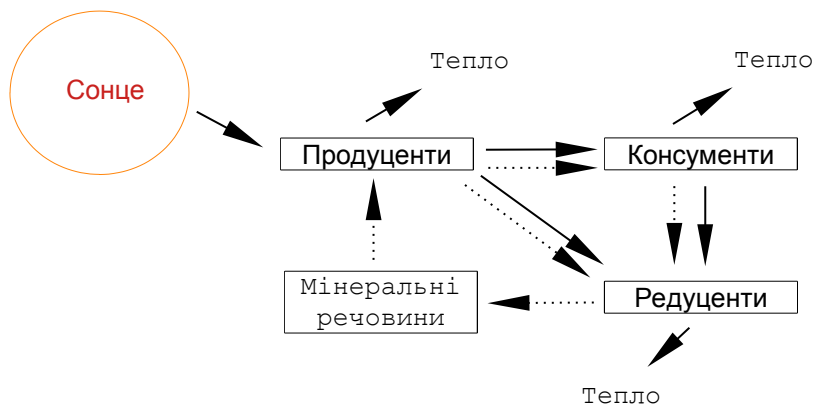


Рис. 24. Схема потоків енергії в екосистемі

Насправді, лише частина засвоєної енергії перетворюється на корисну біомасу при переході від рівня до рівня, з типовою ефективністю 2-40 %. Решта енергії при переході з одного трофічного рівня на інший витрачається на тепло, що розсіюється і в подальшому не використовується (закон Ліндемана або правило 10 %). Така закономірність відома як екологічна ефективність. Названі процеси і є енергетикою екосистеми (рис. 24).

Травоїдні тварини на другому трофічному рівні використовують рослини як їжу, яка дає їм енергію. Значна частина цієї енергії витрачається на метаболічні функції цих тварин, такі як дихання, перетравлення їжі, підтримка росту тканин, підтримка кровообігу та температури тіла.

М'ясоїдні тварини на наступному трофічному рівні харчуються рослиноїдними тваринами та отримують енергію для свого існування та росту. Якщо присутні великі хижаки, вони представляють ще більш високий трофічний рівень і харчуються м'ясоїдними тваринами для отримання енергії. Таким чином, різні види рослин і тварин пов'язані між собою за допомогою харчових ланцюгів та енергії.

Редуценти, до складу яких входять бактерії, гриби, пліснява та комахи, розкладають відмерлу органічну речовину та відмерлі організми та повертають поживні речовини в ґрунт, звідки вони знову використовуються рослинами. Під час розкладу речовин виділяється енергія.

Чим більше рівнів у харчовому ланцюзі, тим більше енергії витрачається, при переході з одного трофічного рівня на інший. Так, якщо припустити, що ефективність передачі енергії що надходить від Сонця в екосистемі становить 10 %, тоді, при 4-х трофічних рівнях, з вихідної кількості, наприклад, 10 000 одиниць енергії, кожен наступний рівень отримує її в 10 разів менше, доки останній трофічний рівень (верхівка піраміди – частіше це хижак) отримує лише одну одиницю цієї енергії.

Це пояснює, чому існує незліченна кількість видів, наприклад, комах, та порівняно невелика кількість видів хижаків, зокрема крупних – тигрів, акул та орлів.

Це також пояснює, чому останні види частіше вимирають, коли їх екосистеми змінюються.

7.6. Біогеохімічні цикли

Біогеохімічні цикли – це циркуляція різних хімічних елементів від абіотичних компонентів до біотичних та навпаки. Біогеохімічні цикли містять в собі, зокрема, процеси утворення органічних речовин із елементів, що знаходяться в повітрі, ґрунті, воді, та послідуочого розкладу новоутворених речовин, в результаті якого елементи знову переходять в мінеральну форму.

Такий біологічний кругообіг речовин є необхідною умовою постійності життя на планеті, оскільки запаси мінеральних речовин в ґрунті не є безкінечними.

Зрозуміло, що без їх повернення кореневмісний шар ґрунту міг би стати неродючим. Саме ця обставина і обумовлює необхідність внесення мінеральних добрив на полях.

Кругообіг основних елементів можна подати у вигляді спрощеної схеми.

Кругообіг вуглецю. Вуглець має виключно важливе значення для всіх біологічних процесів на Землі – це основа життя на Землі, всі живі організми створені з вуглецю.

Вуглець є четвертим за поширеністю елементом у Всесвіті після водню, гелію і кисню. Більша частина вуглецю на Землі – близько 65 500 млрд тонн зберігається в гірських породах. Решта знаходиться в океані, атмосфері, рослинах, ґрунті та викопному паливі.

Кількість вуглецю на Землі є постійною, але даний елемент зазнає перетворень з однієї форми в іншу відповідно до вуглецевого циклу (кругообігу), при якому вуглець “перетікає” з одного “резервуару” екосистеми в інший. Тому будь-яка зміна циклу, що призводить до витіснення вуглецю з одного “резервуару”, призводить до збільшення його в інших “резервуарах”.

Зміни, що виводять в атмосферу вуглецеві гази у вигляді CO₂, призводять до підвищення температури на Землі.

Валентність вуглецю, як правило, +4, тобто кожний атом вуглецю може утворювати ковалентні зв'язки з чотирма іншими атомами. Тому атоми вуглецю можуть зв'язуватися як самі з собою, так і з багатьма іншими хімічними елементами, утворюючи понад десять мільйонів сполук – більше, ніж будь-який інший елемент,

За рахунок розкладу карбонатів та інших сполук, дихання живих організмів, бродіння та гниття органічних решток, а також спалювання значної кількості речовин органічного походження вуглець у вигляді CO₂ надходить в атмосферу. Звідси вуглець знову ж таки в складі CO₂ асимілюється через фотосинтез та хемосинтез в рослинних, а потім відповідно і тваринних організмах.

В результаті дихання живих організмів та інших згаданих процесів вуглець вивільняється, і у вигляді того ж CO₂ надходить назад в атмосферу.

З іншого боку, після відмирання організмів цей елемент відкладається у вигляді вуглецю органічних сполук та продуктів їх перетворення: вапняку, вугілля, нафти, торфу, гумусу і таке інше. Узагальнена схема може бути такою:



Отже, вуглець у складі CO₂ з атмосфери поглинається рослинами в процесі фотосинтезу, та виділяється як CO₂ в процесі дихання та розкладання органічних речовин і повертається назад у атмосферу.

Кругообіг кисню. Кисень – хімічний елемент, необхідний для життя. Він присутній в атмосфері та гідросфері у вигляді простої речовини і є найпоширенішим елементом на поверхні Землі.

Кругообіг кисню тісно пов'язаний з кругообігом вуглецю, але цикл кисню досить складний, оскільки даний елемент має принципове значення для живих істот, а також тому, що він існує в самих різноманітних комбінаціях хімічних сполук.

Цикл кисню відбувається в кілька етапів. Кисень атмосфери використовується тваринами та рослинами для дихання. При цьому атоми водню та кисню сполучаються, утворюючи молекули води – H_2O , а також утворюється CO_2 , що виділяється назад в атмосферу, та виділяється енергія.

Вода, що надійшла в атмосферу, знову може використовуватись рослинами, у яких відбудеться її розщеплення, і кисень, як O_2 знову повернеться в навколишнє середовище.

Молекули води також можуть надходити в середовище шляхом потовиділення, але разом з тим, вода та CO_2 також використовуються у процесі фотосинтезу. Як кисень, так і вуглець входять до складу новоствореної органічної речовини.

Кисень виділяється в навколишнє середовище завдяки фотосинтезу, який здійснюють автотрофи. Кисень також може утворювати різні оксиди з металами, а також виконувати захисну функцію проти інтенсивного сонячного випромінювання, оскільки утворює озоновий шар. Крім того, кисень бере участь в процесах руйнування земної поверхні, спалюванні і інше. Загальна схема кругообігу кисню може бути такою:



Кругообіг азоту. Азот, що входить до складу білків і нуклеїнових кислот, необхідний для життя. Хоча у складі повітря атмосфери газоподібний (молекулярний) азот (N_2) займає ≈ 78 об'ємних відсотків, у такій формі він є непридатний для більшості організмів.

Це пов'язано з тим, що міцний потрійний зв'язок між атомами N у молекулах N_2 , робить його відносно інертним або нереакційноздатним газом, тоді як організмам потрібен реакційноздатний азот, тобто такий, який можна "вбудувати" в клітини.

Однак, завдяки ряду мікробних перетворень молекулярний азот стає доступним для рослин, які, в свою чергу, підтримують життя інших організмів. Для цього необхідно молекулярний N_2 спочатку перетворити в більш доступну хімічну форму, таку як амоній (NH_4^+), нітрат (NO_3^-), або органічний азот, наприклад, сечовина (CH_4N_2O).

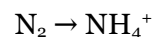
Етапи, через які здійснюється згадані вище перетворення азоту не завжди є послідовними, але їх можна класифікувати таким чином: фіксація азоту, асиміляція азоту, амоніфікація, нітрифікація та денітрифікація.

Мікроорганізми, зокрема бактерії, відіграють головну роль у всіх основних перетвореннях азоту. Факторами навколишнього середовища, що впливають на мікробну активність є температура та волога ґрунту, а також доступність ресурсів.

Фіксація азоту – це процес, при якому молекулярний азот N_2 перетворюється на неорганічні сполуки азоту, зокрема в амоній (NH_4^+). Такий процес на 90 % здійснюється азотфіксуючими бактеріями.

Деякі бактерії, включаючи ті, що належать до роду *Rhizobium*, здатні фіксувати азот, тобто перетворювати його в амоній за допомогою обмінних процесів, аналогічно тому, як ссавці перетворюють кисень у CO_2 , коли вони дихають. Такі бактерії часто утворюють симбіотичні зв'язки з рослинами-господарями, зокрема з родини бобових, наприклад з квасолею, горохом та конюшиною. Бактерії, що заселяють бульбочки коренів бобових, отримують від рослини вуглеводи та сприятливе середовище, в обмін на деяку кількість азоту, який вони фіксують.

Також існують вільноживучі азотфіксуючі бактерії, зокрема у водному середовищі, а саме згадувані вище синьо-зелені водорості, які насправді є бактеріями, і можуть фіксувати азот. Фіксація азоту може бути зображена у вигляді такої загальної схеми:

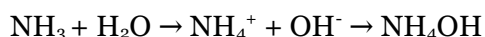


Амоній (NH_4^+), що продукується азотфіксуючими бактеріями, зазвичай швидко поглинається рослиною-господарем, самими бактеріями або іншим ґрунтовим організмом і включається в білки та інші органічні сполуки азоту, такі як ДНК:

$\text{NH}_4^+ \rightarrow$ Органічний N

Значно менша кількість вільного азоту фіксується за допомогою абіотичних чинників, наприклад, блискавки чи ультрафіолетового випромінювання. Нітрати та аміак, що утворюються внаслідок фіксації азоту, асимілюються в специфічні тканинні сполуки водоростей та вищих рослин, після чого тварини, що живляться рослинами, перетворюють їх у сполуки власного організму.

Після включення азоту в органічну речовину він часто перетворюється назад в неорганічний азот за допомогою процесу, що має назву *мініралізація* азоту, тобто розкладання відмерлих органічних речовин. Рештки рослин, тварин та мікроорганізмів, а саме білки відмерлих органічних речовин, розпадаються спочатку до амінокислот, які в свою чергу – до аміаку. В результаті утворюється аміак (NH_3), а також амоній (NH_4^+), як продукт взаємодії аміаку з водою:



Оскільки кінцевим продуктом такого перетворення є *аміак* (а точніше іон NH_4^+), який може в подальшому використовуватися рослинами, даний процес носить назву *амоніфікації*. Амоніфікація відбувається як в аеробних, так і анаеробних умовах під дією ферментів бактерій амоніфікаторів.

Хоча в анаеробних (безкисневих) умовах можуть також з'являтися продукти гниття, вони з часом теж перетворюються на аміак. Залежно від стану ґрунту, аміак може або частково залишати ґрунт і надходити в атмосферу (ґрунт втрачатиме азот), або перетворюватися на інші сполуки азоту.

Частина амонію, що утворюється при розкладанні, перетворюється в нітрити (NO_2^-), а потім в нітрати (NO_3^-), звідси назва процесу – *нітрифікація*:



Даний процес здійснюється лише при певних умовах, а саме температурі 25–30 °C та вологості ґрунту приблизно 60 % ПВ (польової вологоємності). В процесі *нітрифікації* нітрифікуючі бактерії, які є в усіх ґрунтах, але найменше їх в кислих, можуть накопичувати протягом літа до 300 кг/га нітратів в орному шарі ґрунту. Нітрифікуючі бактерії, переводять аміак та амонійні солі до нітратів в 2 етапи і здійснюється це двома групами бактерій:

- на першому етапі *нітрифікаторні* бактерії (*Nitrosomonas* spp., *Nitrosococcus* spp., *Nitrosospira* spp., *Nitrosolobus* spp.) окислюють аміак до нітриту;
- на другому етапі нітратні бактерії (*Nitrobacter* spp., *Nitrococcus* spp., *Nitrospira* spp.) окислюють нітрити до нітратів.

Співвідношення між цими групами бактерій є взаємовигідними (метабіотичними), оскільки для нітратних бактерій субстратом служать продукти життєдіяльності нітритних. Крім того, названі бактерії здатні засвоювати вуглець атмосферного CO_2 або карбонатів, в результаті чого отримують енергію.

Як було зазначено вище *нітрифікація* вимагає присутності кисню, тому така реакція може відбуватися лише в багатих киснем середовищах, таких як проточні води, та поверхневі шари ґрунту.

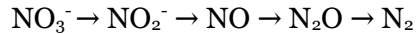
Іони амонію (NH_4^+) мають позитивний заряд, тому вони сорбуються (притягаються) переважно негативно зарядженими поверхнями частинок глини та органічної речовини ґрунту. Позитивний заряд не дозволяє амонійному азоту вимиватися з ґрунту з водою. Водночас негативно заряджений нітрат-іон NO_3^- не утримується частинками ґрунту, тому може вимиватися з ґрунту, що призводить до втрат азоту ґрунту, а відповідно зниження його родючості та збагачення нітратами поверхневих та підземних вод.

В подальшому, як зазначалось вище, як нітрити (NO_2^-), так і нітрати (NO_3^-) ґрунту можуть зазнавати:

- біологічної *імобілізації* (біологічне окиснення або відновлення) з утворенням аміачних або азотнокислих солей, які використовуються рослинами;
- хімічного відновлення до нітритів: солей азотистої кислоти;
- вимивання з ґрунту;
- денітрифікації.

Завдяки *денітрифікації* окиснені форми азоту, такі як нітрат (NO_3^-) та нітрит (NO_2^-), перетворюються на молекулярний азот N_2 , і в меншій мірі, на закису азоту NO_2 .

Денітрифікація – це анаеробний процес, який здійснюється за допомогою денітрифікуючих бактерій, які перетворюють нітрат у молекулярний азот у такій послідовності:



Оскільки *денітрифікація* – це відновлення NO_2^- , та NO_3^- до молекулярного азоту, рідше закису та окису азоту, даний процес активно протікає у вологих, погано аерованих ґрунтах та евтрофних водоймах при рН 7 – 8. Це головна причина втрат азоту в землеробстві. З іншої сторони денітрифікація перешкоджає накопиченню оксидів азоту, які у великих концентраціях є канцерогенами.

Оксид азоту та закис азоту – це гази, що впливають на навколишнє середовище. Оксид азоту (NO) сприяє утворенню смогу, а закис азоту (N_2O) є важливим парниковим газом, сприяючи тим самим глобальним змінам клімату.

Молекулярний азот, що утворився в результаті денітрифікації здебільшого не перетворюється на біологічно доступну форму, оскільки він є газом і швидко втрачається в атмосферу. Тому денітрифікація – це єдине перетворення азоту, при якому даний елемент виводиться з екосистем, по суті, безповоротно, в кількостях, що приблизно прирівнюються до кількості зафіксованого описаними вище азотфіксаторами.

Кругообіг фосфору. Важливу роль в процесах біологічного кругообігу відіграє *фосфор*, який входить до складу білків, нуклеїнових кислот та інших сполук. Фосфор також є будівельним елементом певних частин тіла людини та тварин, таких як кістки та зуби.

Фосфор міститься переважно у воді та ґрунті. На відміну від інших речовин, зокрема азоту, фосфор не перебуває в газоподібному стані. В атмосфері фосфор головним чином міститься у вигляді дуже дрібних частинок пилу.

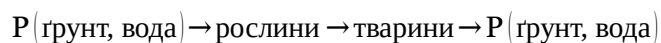
Фосфор малорухливий елемент, тому кругообіг фосфору є найповільнішим із описаних тут кругообігів речовини.

Джерелом фосфору є *фосфорити* та *апатити*. Найчастіше фосфор зустрічається в гірських породах та океанічних відкладах у формі *фосфатів* – солей фосфорних кислот, таких як, наприклад, $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$, CaHPO_4 та інших. В результаті вивітрювання гірських порід фосфати, як правило, розчиняються у ґрунтовій воді і можуть бути засвоєні рослинами.

Оскільки фосфору в ґрунті, як правило, небагато, саме фосфор часто є обмежувальним фактором для росту рослин. Фосфати також є обмежувальними факторами росту рослин у морських екосистемах, оскільки вони не дуже добре розчиняються у воді. Тварини поглинають фосфати, харчуючись рослинами або тваринами, що харчуються рослинами.

Після відмирання як тварин так і рослин, фосфати знову повертаються у ґрунт або водні екосистеми, після чого фосфор знову надходить у відкладення, залишаючись там протягом тривалого періоду часу (мільйони років), і після ряду перетворень знову може бути використаний рослинами.

Рослини використовують фосфор переважно у формі *фосфат-іонів* (HPO_4^{2-} та H_2PO_4^-), рідше – розчинні у формі органічних сполук. Схема кругообігу фосфору:

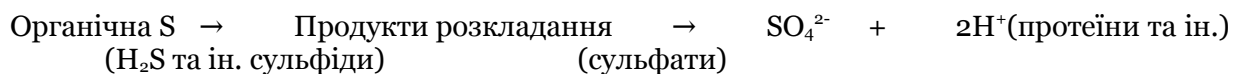


Кругообіг сірки. Крім фосфору до складу амінокислот та білків макромолекул живих істот входить сірка. Атмосферна сірка знаходиться у формі діоксиду сірки (SO_2) і потрапляє в атмосферу трьома шляхами: від розкладання органічних молекул, від вулканічної активності та від спалювання викопного палива, зокрема вугілля.

В середовища (вода, ґрунт) сірка надходить різними шляхами. При випадінні з опадами з атмосфери, сірка розчиняється у вигляді слабкої сірчаної кислоти (H_2SO_4). Сірка також може потрапляти безпосередньо з атмосфери в процесі “сухого” випадіння. Також сірка надходить в ґрунт в результаті вивітрювання сірковмісних порід.

Організми можуть використовувати ґрунтові сульфати, наприклад, у формі SO_4^{2-} , а після їх відмирання та розкладання сірка виділяється назад в атмосферу у вигляді газу сірководню – H_2S .

Кругообіг сірки подібний до кругообігу азоту, коли органічні форми мінералізуються мікроорганізмами:



В океан сірка потрапляє через стік з суші, за рахунок атмосферних опадів, а також з підводних геотермальних отворів. У глибоководних екосистемах океану хемоавтотрофи використовують сірку як біологічне джерело енергії.

Рівновага у глобальному сірчаному кругообігу сірки порушується внаслідок діяльність людини. При спалюванні великої кількості викопного палива, особливо вугілля, в атмосферу виділяється більше оксидів сірки, а отже має місце явище, відоме як кислотні дощі. Кислотні опади – це ті, у воді яких присутня сірчана кислота, що завдає шкоди водним екосистемам знижуючи показник рН, згубно діє як на живі організми, так і на техногенне середовище через хімічну деградацію споруд, будівель тощо.

Кругообіг водню. Кругообіг водню зумовлений кругообігом води, що містить як водень, так і кисень. Вода зосереджена у гідросфері: вода у рідкій формі на земній поверхні та під поверхнею, вода у стані льоду, а також як водяна пара в атмосфері.

Оскільки вода є основою всіх живих процесів, для виживання потрібен запас прісної води. 97,5 % води – це солоня вода, що є непридатною для пиття, з решти води 99 % зосереджено під землею як вода або як лід. Вода озер та річок – це лише < 1 % прісної води (табл. 4).

Кругообіг води є надзвичайно важливим для екосистем. Більша частина води на Землі тривалий час зберігається в океанах, під землею та у вигляді льоду. У таких частинах гідросфери вода може оновлюватись протягом періоду часу, що коливається від декількох тижнів, до тисяч років. Оновлення води озер, річок, боліт та ґрунту відбувається протягом періоду часу від двох тижнів до десяти років, тоді як волога атмосфери оновлюється порівняно швидко – протягом 8-10 днів.

Кругообіг води забезпечують такі процеси, як випаровування, сублімація та конденсація, опади, підземний потік води, поверхневий стік, танення снігу, рух води у річках та струмках. Кругообіг води визначається енергією Сонця, оскільки це призводить до випаровування вода, її конденсації, сублімації, утворення і випадання опадів, з якими вода повертається на поверхню Землі. З часом вода опадів проникає в ґрунт, звідки може або знову випаровуватися, або проникнути глибше, де зберігатиметься тривалий час. Вода річок надходить безпосередньо до морів та океанів, приносячи з собою із суші у воду такі мінерали, як вуглець, азот, фосфор та сірку.

Щорічно з поверхні Землі випаровується 577 тис. км³ води: в тому числі 505 (87 %) з Світового океану та 72 (13 %) з суші.

З атмосферними опадами в океан надходить 458 тис. км³, що на 47 тис. км³ менше, ніж випаровується. Цей надлишок води переноситься на континент і живить ріки, озера та підземні води.

За рік знову ж в океан повертається близько 45 тис. км³ води у вигляді поверхневого стоку, та 2 тис. км³ води підземних вод. Загальна ж кількість води на земній кулі є постійною, про що свідчить рівень води Світового океану та вміст води в атмосфері.

Крім наведених, в природі також має місце кругообіг таких елементів, як Mg, K, Ca, Fe та інших.

7.7. Ланцюги живлення, харчові сітки та трофічні рівні в екосистемі

Ланцюги живлення або *трофічні ланцюги* – це види рослин, тварин, грибів та мікроорганізмів, які пов'язані один з одним відношеннями типу їжа – споживач.

Такі види утворюють певний ряд або трофічний ланцюг, кожна окрема ланка (окремий вид) якого є *трофічним рівнем*.

Є такі трофічні рівні або ланки ланцюга живлення.

1. *Зелені рослини*, або *продуценти*, деякі бактерії (хемосинтетичні), у воді це *фітопланктон* та *водорості*. Це перший і найнижчий трофічний рівень, на якому утворюється органічна речовина.

2. Організми другого рівня – це *травоїдні* тварини, або консументи першого порядку – це основні споживачі, які отримують енергію, харчуючись продуцентами: ссавці, частина комах, личинки комарів, рептилії, птахи та паразити рослин. Зазвичай травоїдні тварини поділяються на дві категорії: раціони яких складають принаймні 90 % трави – це корови, вівці, кролики; та ті, раціони яких складаються принаймні на 90 % з листя дерев або гілок, наприклад, олені та кози.

Первинні консументи можуть також споживати інші форми рослинного матеріалу: багато кажанів, птахів та мавп їдять фрукти (плодоїдні); птахи, комахи, кажани та павукоподібні харчуються нектаром (*нектароїдні* тварини); а терміти та жуки їдять деревину (*ксилофаги*). У морських екосистемах основними споживачами є *зоопланктон*, крихітні ракоподібні, двостулкові молюски та інші, які живляться фотосинтетичними водоростями (фітопланктон).

3. М'ясоїдні тварини або вторинні споживачі, що живляться *травоїдними* або *м'ясоїдними*. Це організми третього рівня, які можуть бути консументи другого порядку (якщо вони живляться травоїдними), або третього і наступних порядків (коли вони живляться м'ясоїдними).

Консументи 2-го або 3-го порядку також можуть бути *хижаками*, *паразитами* або *трупоїдами* (некрофаги). Вторинними споживачами зазвичай є дрібні тварини, риби та птахи, такі як жаби, ласки та змії, хоча більші верхівкові хижаки, такі як леви та орли, можуть споживати рослиноїдних тварин, а також можуть існувати в межах другого трофічного рівня екосистеми.

У морських екосистемах усі види, що споживають зоопланктон, є вторинними споживачами; це широке коло організмів, від медуз до дрібних риб, таких як сардини, і більших ракоподібних, таких як краби та омари, а також кити, які фільтрують корм та акули.

Третинні споживачі набувають енергію, харчуючись іншими хижими тваринами. Наприклад, сови, які є третинними споживачами (харчуються мишами та іншими рослиноїдними тваринами), також харчуються вторинними споживачами, такими як горностай – вправний та безжальний хижак, який полює на маленьких, а іноді й більших за себе ссавців, переважно гризунів. У свою чергу, на сов можуть полювати орли та яструби, і тому вони не є верхівковими хижаками.

Верхівкові хижаки, як згадувалось вище, – це організми, що знаходяться на вершині харчового ланцюга, і які не мають природних хижаків. Орли, вовки, великі коти, такі як леви, ягуари та гепарди, та морські тварини, такі як акули, тунець, косатки та дельфіни – все це приклади верхівки хижаків, хоча їх набагато більше.

Хижаки часто мають специфічні пристосування, що робить їх високоефективними мисливцями, такими як гострі зуби і пазурі, швидкість та спритність; іноді вони полюють групами. Однак не всі верхівкові хижаки є справжніми хижаками. Так, наприклад, китові акули споживають лише дрібну рибу та планктон, хоча, оскільки вони

не мають природних хижаків, вони є верхівковими хижаками у своєму середовищі. Кінцевим рівнем є, наприклад, окунь, також хижак, і його часто називають верхівковим хижаком або хижакіом верхівки, оскільки він знаходиться на вершинах харчових ланцюгів немає хижаків.

Як згадувалось вище, верхівкові хижаки відіграють надзвичайно важливу роль в екосистемі, адже вони контролюють чисельність особин популяцій нижчих трофічних рівнів. Якщо таких верхівкових хижаків вилучити з екосистеми, організми, наприклад, рослиноїдні тварини, можуть надмірно розмножуватись. Якщо доступних рослинних ресурсів не буде вистачати, розміри популяцій інших видів, які залежать від рослин, такі як комахи та дрібні ссавці, будуть зменшуватись, що у кінцевому рахунку може впливати на всі трофічні рівні в екосистемі.

Таке порушення називається *трофічним каскадом* зверху вниз і може призвести до колапсу екосистеми.

Слід зазначити, що перераховані вище рівні строго не визначені, оскільки багато організмів харчуються на декількох трофічних рівнях; наприклад, деякі м'ясоїдні також споживають рослинні матеріали або трупи тварин і їх називають *всеїдними*, а деякі травоядні іноді споживають речовини тваринного походження (табл. 7).

Окремий трофічний рівень – це *редуценти*, або *деструктори*, представлений переважно такими організмами, як бактерії та гриби, які розщеплюють відмерлі рештки організмів за рахунок виділення ферментів, перетворюючи їх в енергію та поживні речовини, які повертаються у довкілля і можуть знову ефективно використовуватись продуцентами.

Переробляючи “відходи” з усіх інших трофічних рівнів ці організми є важливою частиною функціонуючої екосистеми.

Разом з тим слід мати на увазі, що в реальній екосистемі наведені зв'язки набагато складніші. Такі складні реальні харчові взаємозв'язки рослинних та тваринних організмів у угрупованнях, які проявляються у вигляді структурної організації харчової сітки, називаються *трофічною структурою*.

Таблиця 7

Типові спрощені схеми харчових ланцюгів

Тип ланцюга	Продуценти	Консументи		
		1-го порядку	2-го порядку	3-го порядку
Лісовий	Кедр	Білка	Куниця	Рись
Детритний	Лісова підстилка	Дощовий черв'як	Дрозд	Яструб
Садовий	Чорна смородина	Попелиця	Сонечко	Павук

Харчові сітки – це абстрактне поняття, яке характеризує трофоенергетичні взаємовідносини в системі продуценти – консументи – редуценти, і дозволяє виявити шляхи проходження потоків енергії та харчових компонентів в екосистемі.

Суть харчової сітки полягає у тому, що кожний окремий вид харчується, як правило, не одним, а кількома і навіть багатьма іншими видами. У свою чергу кожний з цих названих видів може бути поживою для ряду інших видів. Тобто, в реальності має місце своєрідне переплетення харчових ланцюгів.

7.8. Екологічні піраміди

Екологічні піраміди – це кількісна картина харчових ланцюгів. Розрізняють такі екологічні піраміди.

1. *Піраміда чисел* або піраміда Ч. Елтона, яку він вперше запропонував у 1927 році – це кількість організмів кожного трофічного рівня даної території без урахування їх розміру.

Як зазначалось вище, організм вищого рівня називається кінцевим або верхівковим хижаком. Зображається дана піраміда у формі прямокутників з вершиною зверху, площа яких чисельно дорівнює числу організмів: кількість особин зменшується від нижчого рівня до вищого. Цей тип піраміди зазвичай характерний для екосистем пасовищ та ставків.

Разом з тим, піраміда чисел може бути оберненою, тобто вершиною вниз. Наприклад, на одному дереві може бути велика кількість комах шкідників, а отже дана піраміда буде направлена вершиною вниз. Подібна ситуація можлива також у водних екосистемах, де чисельність консументів і навіть редуцентів може бути більшою, ніж продуцентів.

Цей тип піраміди не дає повного уявлення про обсяги потоків речовини та енергії (рис. 25), але може бути зручним, оскільки підрахунок числа організмів часто є простим завданням, і його можна виконувати протягом багатьох років з метою спостереження за змінами в певній екосистемі.

Разом з тим, деякі організми, що мають малі розміри або ще не є дорослими особинами, підрахувати складно. Одиниця виміру у даній піраміді – це кількість організмів.

2. *Піраміда біомас* – аналогічна попередній, але зображує не число, а загальну біомасу організмів на кожному трофічному рівні.

Біомаса кожного трофічного рівня обчислюється шляхом множення кількості особин на даному трофічному рівні на середню масу однієї особини на певній території. Така піраміда, як правило, також звужується догори, хоча у водних екосистемах може звужуватись і донизу. Адже у водному середовищі продуцентами є крихітний фітопланктон, який зазвичай швидко росте і розмножується, забезпечуючи достатньо корму для видів, що його споживають.

Цей тип екологічної піраміди дозволяє одержувати більш оперативну інформацію про кількість енергії, що міститься на кожному трофічному рівні, але також має певні обмеження.

Наприклад, важливою є пора року, коли збираються дані, оскільки різні види мають різний сезон розмноження. Крім того, оскільки зазвичай складно або і неможливо виміряти масу кожного окремого організму, аналізуються лише організми, що потрапили у вибірку, що може призвести до неточностей. Одиниці вимірювання зазвичай г/м² або кг/м².

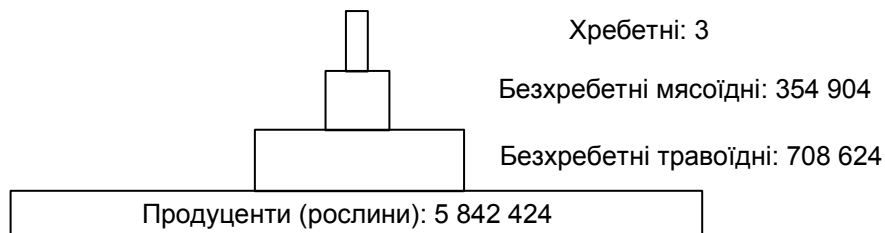


Рис. 25. Піраміда чисел для злакових луків

3. *Піраміда енергії* або продуктивності ілюструє кількість енергії (наприклад, у калоріях чи джоулях¹⁴⁵), що проходить через трофічні рівні за певний проміжок часу. Під швидкістю відновлення біомас в даному випадку слід розуміти питому кількість енергії на одиницю площі чи об'єму екосистеми.

Піраміда енергії показує як загальну кількість енергії, зосередженої на кожному трофічному рівні, так і втрати енергії між трофічними рівнями, тому є більш точною,

¹⁴⁵ Калорія є позасистемною, а джоуль системною одиницею, 1 кал = 4,1868 Дж.

ніж попередні дві піраміди. Дана піраміда може звужуватись лише вгору, у відповідності із законом Ліндемана або правилом 10 %: лише близько 10 % енергії на трофічному рівні буде використано на створення біомаси, тобто спрямовано на створення тканин, таких як стебла, листя, м'язи тощо на наступному трофічному рівні. Решта енергії буде використана для дихання, полювання та інших видів діяльності, або розсіється у середовищі у вигляді тепла. Дана піраміда використовується найчастіше, оскільки вона дозволяє оцінити потік енергії в екосистемі з часом.

7.9. Продукція екосистем

Продукція екосистеми може бути представлена у вигляді енергії – це кількість енергії, що перетворилась в органічну речовину протягом певного періоду часу на одному трофічному рівні.

Для процесу фотосинтезу рослини використовують порівняно небагато видимого сонячного світла. Так, рогози – багаторічні трав'янисті болотяні або прибережні рослини (інша назва – комиш або очерет) для потреб фотосинтезу засвоюють лише 2,2 % енергії, що потрапляє на їх поверхню, тоді як ≈ 3 % світла відбивається від поверхні, а решта – 94,8 % енергії Сонця витрачається на випаровування, включаючи транспірацію води з поверхні рослини та розсіювання тепла у середовище.

Біологічна продуктивність екосистеми – це біомаса, що продукується або створюється популяцією, чи угрупованням на одиниці площі (чи в одиниці об'єму) за одиницю часу. Тому, одним із способів вимірювання продуктивності є кількісне визначення маси живих організмів – наприклад, маса організмів в одиниці об'єму, наприклад м^3 , або на одиниці площі, наприклад м^2 , якщо йдеться про сушу.

Оскільки тварини зазвичай пересуваються, найефективніше це робити з рослинами. В океані це означає підрахунок клітин водоростей.

Іншим способом оцінки океанічної продуктивності є супутникові вимірювання: супутники можуть вимірювати колір океану – чим зеленіша поверхня води океану, тим більше водоростей, отже, вища продуктивність.

Первинна продукція – це фітомаса, яка створюється рослинами за рахунок асиміляції енергії сонячного світла. Первинна продукція лежить в основі (або є основою) всієї трофічної структури угруповання.

Саме тому всі наступні потоки енергії через популяції організмів, а також кругообіг поживних речовин залежать від первинної продукції, або швидкості асиміляції енергії сонячного світла.

Крім того, термін “*продуктивність*” також може означати загальну кількість біомаси даної популяції на даний момент часу, частину продукції, яка вилучається людиною з природної екосистеми без порушення її функцій, а також щільність популяції, що є результатом відтворення організмів.

Розрізняють такі показники продуктивності екосистеми:

- *валова первинна продуктивність (ВПП)*: це енергія (або органічна речовина), яку продуценти накопичили за певний проміжок часу на одиниці площі. Іншими словами – це швидкість накопичення енергії. Сюди входить також енергія, що витрачається на дихання під час вимірювання;

- *чиста первинна продуктивність (ЧПП)*, або інша назва чиста асиміляція: це енергія (або органічна речовина), яку продуценти переробили та засвоїли за певний відрізок часу на одиниці площі, за винятком енергії, що витрачається на дихання. Тому така чиста продукція йде безпосередньо на ріст, розвиток та розмноження;

- *вторинна продуктивність (ВП)*: це відповідно швидкість накопичення енергії на рівні консументів. Як відомо, на кожному наступному трофічному рівні до консументів передається всього 10 % енергії від попередньої величини. Разом з тим, хижаки можуть засвоювати їжу більш ефективно – до 15-18 %;

- *чиста продуктивність угруповання (ЧПУ)*: це швидкість накопичення органічної речовини, що не використана гетеротрофами за одиницю часу. Це може бути, наприклад, урожай сільськогосподарських культур.

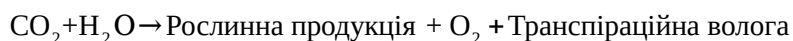
Що ж являє собою продукція автотрофів, або первинна продукція?

Це глюкоза, один з простих цукрів, що утворюється в результаті фотосинтезу ($C_6H_{12}O_6$). В подальшому дана речовина використовується як джерело енергії та в якості матеріалу для побудови інших, більш складних органічних сполук. Зокрема, цукри перетворюються в жири, масла або целюлозу, яка є основним будівельним матеріалом.

Це також азот, фосфор, сірка і магній, які, у сполуках з вуглецем, киснем та воднем, утворюють цілий ряд білків, нуклеїнових кислот та пігментів. Все це є тим будівельним матеріалом, без якого рослини не можуть існувати.

Тому рослини не можуть функціонувати без будь-якого з необхідних елементів, оскільки, наприклад, відсутність магнію, який входить до складу хлорофілу, унеможливує фотосинтез.

Тож у рівняння продукції, крім компонентів, які безпосередньо беруть участь у фотосинтезі, а це CO_2 , H_2O та світло, мають також входити ряд згаданих вище мінеральних речовин. Отже в загальному вигляді створення продукції протікає за такою схемою:



Не можуть рослини функціонувати і без води, тому що тканини містять воду, яка є середовищем, в якому розчинені речовини.

Оскільки механізм продуктивності наземних та водних екосистем складається по різному, відповідно існують і різні методи її оцінки.

Первинну продукцію наземних екосистем вимірюють за річним *приростом* біомаси, тобто в кінці вегетаційного періоду рослини зрізують, висушують і зважують. Відомо, що один грам рослинного матеріалу (наприклад, стебла та листя), який є переважно вуглеводним, дає близько 4,25 ккал енергії при спалюванні (або диханні). Недоліками цього методу є те, що частину наземної фітомаси з'їдають рослиноїдні тварини.

Приріст кореневої системи виміряти важко або взагалі неможливо, особливо на луках та в лісі. Тому для оцінки загальної біомаси вирубують ряд дерев, розділяють їх на гілки, стовбури, іноді корені, спалюють і визначають масу попелу.

Первинну продукцію водних екосистем визначають за газообміном. Для цього використовують метод запаяних бутлів, оскільки в природних умовах значна частина кисню, що виробляється при фотосинтезі, або споживається тваринами і бактеріями, або просто розсіюється в атмосфері.

Суть методу полягає у тому, що проби води відбирають разом з *фітопланктоном*, поміщають як в світлі (прозорі) бутлі, куди проникає світло, так і в темні (непрозорі), куди світло не проникає. Такі закупорені бутлі підвішують на певній однаковій глибині водойми.

В світлому бутлі кисень як вироблятиметься, так і споживатиметься.

В темному бутлі кисень тільки споживатиметься для дихання організмів.

Розрахунки такі: збільшення вмісту кисню в світлому бутлі (за рахунок фотосинтезу) "мінус" кисень, що витратився на дихання організмів в темному бутлі дорівнює загальній продуктивності. Фотосинтез "мінус" дихання дорівнює чистій продукції.

Даний метод не враховує дихання рослин, тварин та мікроорганізмів (а тільки фітопланктону). Тому в даному випадку можна говорити лише про загальну продукцію.

Експериментально доведено, що первинна продуктивність екосистем залежить від таких чинників як видове біорізноманіття, наявність обмежувальних ресурсів, таких як азот ґрунту, води, рівня CO_2 та ін. Впливають на продуктивність екосистем такі чинники як поширеність хвороб, пожеж та посух.

7.10. Вимірювання первинної продукції

Розглянемо детальніше методи вимірювання первинної продукції. Первинна продукція, що створена завдяки фотосинтезу, зазвичай вимірюється шляхом кількісної оцінки або продукування кисню, або асиміляції CO_2 .

Як зазначено у підрозділі 7.2., кількість асимільованого CO₂ може бути виміряна з використанням радіоактивного ізотопу ¹⁴C. Метод базується на припущенні, що біологічне поглинання ¹⁴C-міченого вуглецю пропорційне біологічному поглинанню стабільного вуглецю ¹²C.

Для того, щоб визначити поглинання, слід знати природний вміст (концентрацію) вуглецю у середовищі, знати додану кількість ¹⁴C, та кількість ¹⁴C, асимільованого у біологічній тканині наприкінці експерименту.

До одержаних даних також може бути застосований 5 % коефіцієнт метаболічної дискримінації, оскільки організми переважно поглинають легші ізотопи, тобто ¹²C. Поглинання вуглецю можна визначити за таким рівнянням:

$$C \text{ поглинений} = \frac{\text{концентрація вуглецю у середовищі} \times C \times 1,05}{\text{додана кількість } C}$$

В екології частіше вимірюють чисту продукцію, оскільки, по-перше, методи її вимірювання простіші, а по-друге, саме первинна продукція є мірою ресурсів.

Виражається чиста продукція в грамах асимільованого вуглецю, оскільки вміст енергії залежить, насамперед, від вмісту вуглецю та азоту у даній органічній сполучі.

Вміст вуглецю за вагою в рослинних тканинах приблизно дорівнює його вмісту в глюкозі, тобто становить близько 40 % (якщо виходити з атомної маси, то H = 1; C = 12; O₂ = 16, тому вміст вуглецю у C₆H₁₂O₆ = 72 (C₆ · 12): 180 · 100 = 40,0 %).

В рослині цукор перетворюється в жири або масла (жироподібні речовини або *ліпоїди*), що є складовою частиною тіла рослин. Зокрема, всі мембрани клітини складаються з жироподібних речовин, або ліпоїдів, а масла – це ті ж самі жири, але знаходяться в більш рідкому стані і виступають в якості запасного енергетичного матеріалу. Атоми кисню відокремлюються від молекули глюкози, а отже, питомих вміст вуглецю при цьому зростатиме. Саме тому вміст енергії в 1 г жирів чи масел більш ніж в 2 рази перевищує вміст енергії в цукрах. З цієї ж причини жири здебільшого і використовуються рослинами та тваринами для запасання енергії.

Для визначення вмісту енергії пробу речовини спалюють в спеціальному приладі – *калориметричній бомбі*. Принцип роботи: відома кількість (маси чи об'єму) води, що нагрівається при даному спалюванні, і є мірою енергії. Тобто, в даному випадку про величину енергії судять за зміною температури води.

Так, відомо, що на 1 г асимільованого в процесі фотосинтезу вуглецю затрачується 9,3 ккал енергії. Але внаслідок біохімічних перебудов, що мають місце при утворенні більшості складних органічних сполук, кількість енергії, що виділяється в результаті спалювання є різною.

Тому в екології прийнято вважати, що:

при окисненні (спалюванні) 1 г вуглецю цукрів, крохмалю, целюлози виділяється – 4,2 ккал, 1 г вуглецю білків – 5,7 ккал, а 1 г вуглецю жирів – 9,5 ккал.

Тому, наприклад, калорійність 1 кг становитиме щодо озимої пшениці (зерно) – 4 550; озимої пшениці (солома) – 4 307; картоплі (бульбоплоди) – 4 299; картопля (бадилля) – 4 300 ккал.

Зручним показником швидкості утворення первинної продукції є *ефективність фотосинтезу* (або ККД).

Ефективність фотосинтезу – це відсоток видимого світла, яке надходить на поверхню рослини і перетворюється у чисту первинну продукцію протягом періоду активного фотосинтезу. При достатній кількості води і поживних речовин ефективність фотосинтезу не перевищує 1-2 %.

7.11. Продуктивність наземних та водних екосистем

Найбільш продуктивною наземною екосистемою є *тропіки* (уявні паралельні кола на поверхні Землі, у межах 10-30° на північ та південь, між якими, власне, і знаходиться територія з жарким літом). Продуктивність тропіків, крім території материкових пустель, внаслідок багатства світла, тепла та рясних дощів досягає до 7 000 г/м² (табл. 8).

Помірні та арктичні області менш продуктивні через низькі температури та довгі ночі – до 4 000 г/м².

Посушливі області обмежені кількістю опадів, що і обумовлює величину їх продуктивності.

Продуктивність *оброблюваних* земель дещо нижча продуктивності природних (наземних) екосистем із-за переорювання їх і відсутності рослинності на початку та в кінці періоду вегетації. Природні ж екосистеми в цей час створюють продукцію. Крім того, один вид рослин на полях не в змозі достатньо повно і ефективно використати наявні ресурси середовища, в порівнянні з сумішшю видів з різними екологічними вимогами.

Шляхом зрошення та удобрення можна підвищити продуктивність в 2 або і 3 рази. При цьому вона може досягти 500 – 700 г/м² (5 – 7 т/га) для пшениці, кукурудзи, вівса, сіна, картоплі при наявності 14-20 % сухої речовини. Цукрових буряків у розрахунку на 20-25 % сухої речовини - до 1 000 г/м² в рік (або 10 т/га).

Для порівняння: продуктивність лісу в помірній зоні в середньому становить 1 250 г/м² в рік (600–2500), а продуктивність оброблюваних земель коливається від 100 до 4 000 г/м² в рік, при середньому значенні 650 г/м².

В океані більшість основних продуцентів – це мікроскопічні одноклітинні водорості або фітопланктон. Ці клітини вимірюються мільйонними частками метра або мікрометрами (мікронами) і зазвичай мають розміри 5–50 мкм.

Ці мікроскопічні організми, по суті, відповідають за життя в океані. Відкритий океан, по суті, являє собою пустелю, де достатньо води, але недостатньо поживних речовин, адже зазвичай азоту і фосфору досить мало в морському середовищі. Тому продуктивність океану знаходиться на рівні 10 і менше % продуктивності лісів помірної зони, близько 125 г/м² в рік.

В зоні *апвелінгу*, де поживні речовини з глибини моря виносяться на поверхню, та континентального шельфу (це прибережна частина Світового океану до глибини 100-200 м, де має місце активний обмін речовини між донними відкладеннями та поверхневими водами) продукція вища і досягає 360–500 г/м² в рік.

Таблиця 8

Усереднена чиста первинна продуктивність основних екосистем (Т. Patzek, 2007)¹⁴⁶

Екосистема	Чиста первинна продуктивність, г	
	вуглецю (С), м ² /рік ^а	м ² /рік ^б
Болота та заболочені землі	1130	2500
Зарості водоростей та корали	900	2000
Тропічний ліс	830	1800
Естуарії	810	1800
Ліси помірної зони	560	1250

¹⁴⁶ Tad W. Patzek. 2007. How Can We Outlive Our Way of Life? Available from: https://www.researchgate.net/publication/228804531_How_Can_We_Outlive_Our_Way_of_Life.

Бореальні ліси	360	800
Савани	320	700
Оброблювані землі	290	650
Землі, зайняті окремими деревами і чагарниками	270	600
Пасовища	230	500
Озера та річки	230	500
Континентальний шельф	160	360
Тундра та альпійський луг	65	140
Відкритий океан	57	125
Чагарникова рослинність пустель	32	70
Кам'янисті поверхні, лід та пісок	15	–

Примітка:

^a www.vendian.org/envelope/TemporaryURL/draft-npp.html

^b Ricklefs, 1990. Зверніть увагу на те, що стовпець 2 – це стовпець 1 × 2,2, що відповідає середній молекулярній масі сухої біомаси 26 г / моль на 1 атом вуглецю. Типовий молекулярний склад сухої деревної біомаси становить 23 г/моль.

Продукція мілководних естуаріїв (широке лійкоподібне гирло річки, що впадає в море чи океан), коралових рифів (скелі під або над водою на мілководді) і прибережних заростей водоростей приблизно така ж, як і в наземних угрупованнях і досягає 2 000 г/м² в рік.

Якщо оцінювати продуктивність океану за вуглецем, в середньому вона становить близько 50 грамів вуглецю на квадратний метр на рік.

Продуктивність відкритого океану (далеко від узбережжя) порівнюється з продуктивністю пустелі, тобто більша частина океану, або близько 90%, по суті є пустелею. І оскільки океан становить понад 70% земної поверхні, не дивно, що суша набагато продуктивніша за океан. Середня продуктивність суші становить 160 грамів вуглецю на квадратний метр на рік.

Через значну глибину, поживні речовини в океані швидко потрапляють нижче досяжності водоростей, практично без повернення їх назад. Продуктивність океану вздовж узбережжя, де поживні речовини повертаються з глибини назад у 5–6 разів вища продуктивності відкритого океану і є вищою середньої продуктивності на суші.

Рівень продуктивності прісних водойм є приблизно таким же, як і океану. Різниця в продуктивності тут обумовлена, насамперед, наявністю та доступністю поживних речовин.

Як уже згадувалось вище, через поверхню води проникає до 95 % світла, яке може бути використано рослинами, тому в межах евфотичної зони світло, очевидно, не є лімітуючим фактором. Навіть коли світло не проникає на значну глибину внаслідок каламутності води, водорості концентруються біля поверхні. Коли ж світло проникає глибоко, вони, навпаки, розсіяні по всій освітленій товщі води. Загальна ж продуктивність при цьому є приблизно однаковою в обох випадках.

Температура, очевидно, також не впливає на продуктивність морських середовищ. Навіть якщо низькі температури можуть пригнічувати інтенсивність фотосинтезу водоростей, щільність останніх в холодних водах досягає такого рівня, що арктичні моря є такими ж продуктивними, як і тропічні – до 1 500 г/м² в рік.

8. ОРГАНІЗАЦІЯ ЕКОСИСТЕМИ НА РІВНІ УГРУПОВАНЬ

8.1. Біоценози, їх класифікація та властивості. 8.2. Показники функціонування (біоценозів) угруповань. 8.3. Видове різноманіття та просторова структура угруповання. 8.4. Поняття про крайовий ефект. Екотон. 8.5. Екологічні суцесії та клімакс.

8.1. Біоценози, їх класифікація та властивості

Біоценоз (біо- та гр. “koinos” – «спільний», «загальний»), що відповідає поняттю сукупність, тому біоценоз являє собою сукупність популяцій різних видів рослин, тварин та мікроорганізмів, що населяють будь-яку ділянку земної поверхні.

Вперше термін було запропоновано німецьким зоологом професором К. Мебіусом (Karl Möbius) в 1877 році. За визначенням К. Мебіуса біоценоз є продуктом природного добору, що поєднує у собі організми, що взаємодіють і живуть разом у середовищі існування (біотоп). У біоценозі (угрупованні) різні організми взаємодіють з біотичними та абіотичними факторами.

Біоценоз є складовою частиною біогеоценозу: жива частина екосистеми, якій притаманні деякі властивості, що не властиві її складовим компонентам – популяціям. В певному розумінні це є угруповання організмів. Разом з тим, поняття біоценозу є більш складним, ніж поняття угруповання, адже угруповання можуть складатись із представників однієї екологічної групи організмів, наприклад, фітоценоз, зооценоз чи мікробіоценоз.

Кожний біоценоз характеризується чітко визначеним видовим складом або видовою структурою.

Під видовою структурою звичайно розуміють співвідношення між видами в біоценозі або їх різноманітність. Показником видової структури може бути чисельність особин популяції та їх біомаса.

За цими показниками біоценози можуть бути відповідно як *багаті* видами, так і *бідні*. Скрізь, де умови біотопу наближаються до оптимальних, виникають надзвичайно багаті видами біоценози: долини рік, тропічний ліс та інші.

В біоценозі контакти, що існують між організмами, настільки глибокі та нерозривні, що дозволяють порівняти біоценоз до рибацької сітки, в якій рух будь-якої окремої клітини обов'язково відбивається на інших.

Зокрема це означає, що зміна популяції якогось окремого виду (наприклад, чисельності особин) обов'язково викличе відповідні зміни в чисельності особин інших популяцій, внаслідок чого баланс між ними порушується. На практиці такі зміни призведуть до коливання всієї екосистеми, яка буде коливатись доти, поки знову не набуде рівноважного стану або гомеостазу.

В просторі біоценоз, як і екосистема, не має чітко виділених контурів, і його можна розглядати досить широко: від біоти, або сукупності живих організмів стовбура окремого дерева, пенька, озера, ставу, болота, ділянки лісу і так далі – до біоти безкрайнього лісу або океану. Тобто, чітких просторових меж тут не існує. Єдина умова функціонування біоценозу, а отже, і екосистеми – це надходження сонячної енергії з зовні.

Але це стосується переважно основних чи крупних біоценозів, або як їх ще називають “*major communities*”. Малі ж угруповання (біоценози) або “*minor communities*” на відміну від великих або основних залежать не тільки від надходження сонячної енергії з зовні, а також перебувають під впливом сусідніх угруповань.

Біоценози класифікують таким чином:

в залежності від характеру земної поверхні, за відношенням до якої в межах основних біоценозів розрізняють:

- біоценози суходолу, або наземні біоценози;
- прісноводні біоценози;
- морські біоценози.

В межах основних перелічених біоценозів за відношенням до людської діяльності

також виділяють:

- природні біоценози;
- антропогенні, в тому числі агробіоценози.

Біоценоз представлений такими групами організмів:

- *продуценти* (виробники): автотрофні організми, що створюють органічну речовину з неорганічних речовин в результаті фотосинтезу чи хемосинтезу;
- *консументи* (споживачі): гетеротрофні організми, що споживають готову органічну речовину харчуючись за рахунок автотрофних організмів:
 - 1 *консументи* 1-го порядку – рослиноїдні (тварини, комахи); паразитичні (хвороботворні) бактерії, гриби та інші безхлорофільні (рослини паразити);
 - 2 *консументи* 2-го порядку – м'ясоїдні; дрібні хижаки; паразити рослиноїдних організмів;
 - 3 *консументи* 3-го і 4-го порядків – крупні хижаки, всеїдні, (надпаразити – хвороботворні організми, тощо), всього не більше 5 ланок.
- *редуценти* (відновники, деструктори): бактерії, гриби та актиноміцети, що розкладають органічну речовину до неорганічних речовин, гетеротрофні мікроорганізми.

Біоценозам притаманні такі особливості або властивості, які не притаманні її складовим частинам – популяціям, наприклад, трофічні ланцюги або харчові мережі, або видове різноманіття.

Як зазначено вище, біоценози, крім видового складу також характеризується просторовою структурою (розташування організмів в просторі); трофічною структурою (сукупність трофічних ланцюгів) та іншими показниками.

8.2. Показники функціонування (біоценозів) угруповань

Угруповання (що є синонімом терміну біоценоз і вживається переважно в англійській літературі) – це система спільно існуючих на певній ділянці земної поверхні і в межах певного простору автотрофів та гетеротрофів.

Відмінною особливістю угруповання є те, що це може бути, наприклад, угруповання рослин або продуцентів-автотрофів, та угруповання тварин або консументів-гетеротрофів. Угруповання є закритою системою і через це є відносно незалежним від навколишнього середовища (наприклад коливання температури у вулику взимку значно ослаблені).

Показниками функціонування угруповань є *чисельність, продуктивність, біомаса* та інші параметри.

Дані показники визначаються переважно не всіма, а обмеженим числом видів угруповання, із сотень або навіть тисяч. Такі види, або так звані “*регулювальні організми*”, часто представлені різними таксономічними групами і здебільшого пов'язані між собою відношеннями *синергізму* - результат поєднання (взаємодії) декількох факторів, при якому сумарний ефект їх дії в основному є вищим, ніж дія кожного окремого фактора.

Такі окремі види або групи видів або “*регулювальні організми*”, що визначають регуляцію обміну і впливають на середовище існування інших організмів, називають екологічним *домінуванням*.

Домінант – це вид, що переважає в угрупованні. Але не всі домінуючі види однаково впливають на угруповання. Серед домінуючих розрізняють види – *едифікатори*, які не тільки домінують в угрупованні, а без яких існування більшості видів такого угруповання стане неможливим.

Едифікаторами є види, які в найбільшій мірі створюють середовище для всього угруповання (біоценозу): ялина в ялиновому лісі, сосна в сосновому, ковила в степу і так далі.

Важливу роль в екологічному регулюванні відіграє *конкуренція*. Рівень конкуренції особливо зростає у випадку обмеженості ресурсів.

Міжвидова конкуренція – це змагання двох або більше популяцій видів за обмежені

ресурси. *Внутрішньовидова конкуренція* – це боротьба або змагання між особинами в популяції, коли ресурси обмежені.

Смертність, ріст і здатність до розмноження пов'язані з кількістю організмів у певній екологічній ніші. Коли щільність стає занадто високою, смертність збільшується, ріст зменшується, а здатність до розмноження гальмується.

Так, згідно *принципу конкурентного виключення* Г.Ф. Гаузе (1934), “якщо два види співіснують в одній екосистемі, то один з них буде виключений із угруповання через сильну конкуренцію».

Цей принцип означає, що види з подібними вимогами не можуть існувати в одному середовищі існування. Якщо один вид використовуватиме спільний ресурс ефективніше іншого, це призведе до знищення останнього.

Ступінь екологічного домінування в угрупованні одного або декількох видів визначається *показником домінування*. Показником екологічного домінування може бути, наприклад, переважання якогось виду над іншими видами-конкурентами за чисельністю, або біомасою в даній екосистемі.

Це можуть бути особини певного виду рослин або тварин, які переважають в даному угрупованні, або які контролюють значну частину енергетичного потоку в межах біоценозу.

Види що домінують є у більшості угруповань. Наприклад, мангрові зарості відомі під цією назвою через переважання мангрових заростей.

Зрозуміло, що вилучення такого домінанта з середовища призведе до істотних змін як в середовищі, так і в угрупованні.

Отже, *показник домінування* визначає значення кожного виду для угруповання в цілому. Даний показник є обернено пропорційний іншому показнику – *індексу видового різноманіття*, або *показнику видової різноманітності*.

Індекс різноманітності – це математичний показник видового різноманіття в даному угрупованні: співвідношення між кількістю видів і будь-якими “показниками значущості”, такими як біомаса, чисельність, продуктивність і так далі.

Тому *видове багатство* та *різноманіття* – це поєднання кількості наявних в угрупованні видів, та чисельності особин цих видів, у тому числі і рідкісних.

Окрім видового різноманіття використовують також поняття *багатство* видів (англ. “richness”) – загальна кількість видів в угрупованні.

Є ряд індексів видового різноманіття, основними з яких є індекси *домінування* та індекси *статистичної інформації*.

Так, для характеристики видового різноманіття в угрупованні зазвичай використовують *індекс різноманітності* Шеннона (Shannon diversity index, H):

$$H = - \sum_{i=1}^n \left(\frac{n_i}{N} \right) \log_2 \left(\frac{n_i}{N} \right)$$

де H – індекс Шеннона; N – загальна чисельність видів в біоценозі; n_i – кількість особин даного виду.

Індекс Шеннона є *інформаційним статистичним* індексом, оскільки він передбачає, що у вибірці представлені всі види, при цьому число особин одного конкретного виду (n_i), ділиться на загальне число виявлених особин (N). Даний індекс дозволяє розрахувати частку конкретного виду відносно загальної кількості видів.

Величина індексу Шеннона зазвичай коливається у межах від 1,5 до 3,5 і рідко перевищує 4:

при $H > 2$ різноманіття високе, домінування відсутнє;

при $H < 2$ різноманіття низьке, 1 чи 2 види можуть домінувати;

при $H = 0$ всі особини належать до одного виду ($N = n$).

Індекс видового різноманіття Сімпсона (Simpson diversity index, D):

$$D=1 - \sum \left(\frac{n_i}{N} \right)^2$$

де D – індекс Сімпсона; N – загальна чисельність видів в біоценозі; n_i – кількість особин даного виду.

Індекс Сімпсона, який іноді також називають “мірою концентрації” є індексом домінування, оскільки точніше, ніж інші індекси, зображає присутність звичайних або домінуючих видів в угрупованні.

Даний індекс описує ймовірність того, що будь-які дві особини, що випадково відібрані з угруповання, належать до різних видів. У даному випадку декілька рідкісних видів, які представлені лише окремими особинами не впливатимуть на різноманітність. Чим вище значення D, тим нижчим є різноманіття.

8.3. Видове різноманіття та просторова структура угруповання

Видове різноманіття – це загальна кількість видів трофічної групи, угруповання або екосистеми в цілому. Видове різноманіття визначається як кількість видів і чисельність особин кожного виду, що мешкає в певному місці. Як зазначалось вище, кількість видів, що мешкають у певному угрупованні – це видове багатство або багатство видів. Наприклад, підрахувавши кількість видів у лісі, встановлено, що тут є 25 видів птахів, 58 видів рослин і 12 видів ссавців – це видове багатство лісу.

Різні види зустрічаються в угрупованні в різних кількостях. Тому існує інший показник видового різноманіття, це *рясність* виду – кількість особин кожного виду даного угруповання на одиниці площі.

Наприклад, у деревному ярусі соснових лісів домінує сосна з домішками дуба, берези, іноді бука. Рясність виду можна визначити шляхом підрахунку числа особин, або методом їх зважування. Інший метод, це визначення загального *проективного* покриття – горизонтальна проекція надземних органів на ґрунт.

Як зазначалось вище, всього на Землі налічується приблизно 1,8 млн різних видів, з яких майже один мільйон – це комахи. Хоча вважається, що на Землі може існувати від 5 до 30 мільйонів видів.

Чому видове різноманіття є важливим? Кожен вид виконує свою унікальну роль в екосистемі. Наприклад, бджоли є основними запилювачами рослин. Не складно уявити, що без бджіл не було б фруктів та овочів, якими харчуються як люди, так і тварини. Різні види забезпечують нас не тільки їжею, але також сприяють збільшенню продуктивності екосистем. Видове різноманіття сприяє охороні прісноводних ресурсів, очищенню повітря, формуванню та захисту ґрунтів, стабільності клімату, поглинанню забруднення, запобіганню спалахам хвороб, лікарським ресурсам тощо.

Як згадувалося раніше із загального числа видів будь-якого трофічного рівня або угруповання в цілому лише *небагато* видів мають значну чисельність, біомасу, а отже і продуктивність та інші “показники значимості”.

Більша ж частина видів належать до так званих “рідких” або *багаточисельних* видів¹⁴⁷, тобто тих, що мають низькі “показники значимості”.

Тому, якщо в угрупованні (біоценозі) за потік енергії в кожній трофічній групі “відповідальні” окремі “звичайні” або “домінуючі” види, видову різноманітність визначають переважно “рідкі” або *багаточисельні* види.

Саме тому співвідношення між числом видів та “показниками значущості” (чисельність, біомаса та інші) і є показником *видової різноманітності*.

За умов присутності в екосистемі лімітувальних фізико-хімічних факторів цей показник не є високим. І навпаки він зростає в екосистемах, що контролюються (або

¹⁴⁷ Багаточисельні види – це ті, яких в угрупованні є порівняно багато, але число особин у межах виду, чи показники їх продуктивності, напр. біомаса, є низькими.

обмежуються) біологічними факторами. До певної межі даний показник корелює з стійкістю екосистеми.

Такі “рідкісні” або численні види є досить важливими для біоценозу, оскільки саме вони зумовлюють стійкість біоценозу та надійність його функціонування як цілого.

Чим більший “резерв” подібних видів, тим вища ймовірність того, що серед них знайдуться такі, які можуть при потребі виконати роль домінанта.

У відповідності з *фітоценотичними принципами П. Жаккара та біоценотичними принципами А. Тинемана* чим різноманітніші умови біотопу, тим більше число видів відповідного біоценозу, але чисельність особин кожного виду – мала, і навпаки, в однорідних умовах, наприклад ґрунтові води, в небагатьох нішах є обмежена кількість видів, але чисельність їх досить значна.

Наприклад, тропічний ліс – це багатство екологічних ніш в різних ярусах рослинного покриву і ґрунту, багато видів дерев і кущів, рівний без коливань клімат. Саме тому тут мешкає багато видів тварин і рослин. В таких багатих видах угрупованнях не буде спостерігатись спалахів масового розмноження окремих видів, тобто такі біоценози є відносно стійкими.

І навпаки, в збіднених угрупованнях з малим числом видів біоценотичні зв'язки послаблюються і в результаті окремі з видів, найбільш конкурентні, одержують можливість розмножуватись без перешкод. Звичайно, це впливатиме на стійкість екосистеми.

Просторова структура угруповання або внутрішня організація – це поділ угруповання на вертикальні та горизонтальні підрозділи, тобто це є по суті розподіл організмів в просторі. Саме така просторова структура (або внутрішня організація угруповання) і зумовлює як функціонування, так і стабільність всієї екосистеми.

Просторова структура угруповання звичайно визначається просторовою структурою фітоценозу або рослинного компоненту. В цьому випадку він виконує роль основи або певного каркасу угруповання. У природі існує значне різноманіття просторових закономірностей та їх екологічних наслідків. Як просторові, так і часові зміни в розподілі та великій кількості життєво важливих ресурсів, а також у геологічних та екологічних процесах призводять до просторової неоднорідності ландшафтів, яку часто називають *нерівністю* середовищ існування.

У багатьох наземних системах така нерівність передбачає просторові зміни топографії, гірських порід, ґрунтів, поживних речовин або води, що впливає на розподіл видів рослин, що у свою чергу, принаймні частково, визначає розподіл тварин.

Так, у межах одного біотопу кожен вид займає різні ділянки території, які забезпечують умови, необхідні для існування популяції. Такі території мешкання (або місця проживання) називають *стаціями* (місцем проживання).

Наприклад, біотопом популяцій лісових видів рослин і тварин є ліс, який природно поділяється на ділянки – *стації*, зайняті різними деревними породами (сосна, береза), для кожної з яких характерні певні умови росту (ґрунти, вологість та ін.).

Різні види комах, що харчуються деревними рослинами (листям, корою, деревиною), найкраще розвиваються на якій-небудь одній деревній породі.

Тому у межах біотопу лісу виділяють *стації*, пов'язані з існуванням популяцій окремих видів комах, що входять до складу лісового біоценозу.

Отже, біотоп є сукупністю великої кількості стацій.

Стація в більш вузькому розумінні – це ділянка, що використовується тваринами з певною метою (гніздова, кормова стації тощо), або в певний час дня чи року (денна, нічна, сезонна стації).

В межах видового ареалу стації розташовуються мозаїчно, залежно від особливостей рельєфу, умов зволоження, тощо, у зв'язку з чим ареал виду ніколи не буває заселений повністю.

Інший приклад просторового розподілу – це, наприклад, рогази, які ростуть лише по краях прісноводних водно-болотних угідь; у морських і прісноводних системах нерівність у розподілі видів може бути результатом зміни типу субстрату, глибини води або періоду затоплення.

Природні порушення, включаючи пожежі, повені, спалахи хвороб, тощо також створюють нерівномірність, змінюючи структуру популяцій, угруповань та екосистем та спричиняючи зміни в доступності ресурсів або фізичному середовищі.

Втрата середовища існування та його фрагментація¹⁴⁸ є найсерйознішими загрозами для біологічного різноманіття Землі.

Просторова структура угруповання або внутрішня організація характеризується рядом показників, зокрема це такі:

- *характер стратифікації*, або розподіл угруповання по вертикалі (вертикальна ярусність екосистеми): яруси дерев, кущів, напів-кущів, трав, мохів, лишайників і так далі. Така ярусність в угрупованні дає можливість насамперед найбільш повно і раціонально використовувати сонячне світло. Життя тварин, в свою чергу, також тісно пов'язане з певними ярусами рослинності. Так, наприклад, окремі з комах живуть лише на поверхні землі, інші – в лісовій підстилці і так далі.

- *характер зональності* (горизонтальний розподіл угруповання). Зональність угруповань викликана здебільшого широтним розподілом сонячного світла, що надходить на земну поверхню;

- *характер активності*, або періодичність функціонування, що у свою чергу обумовлюється характером зональності;

- *структура* (характер) *харчових зв'язків в угрупованні*;

- *характер розмноження* (зв'язок потомків з батьками, клони у рослин, колонії у бактерій та інше.);

- *характер групових відносин* (сім'я, стадо, зграя, прайд у левів, які включають в себе одного самця, 2-3 левиць і декілька особин молодняка та інше);

- *характер спільності*, або види взаємодії в угрупованні (конкуренція, антибіози, симбіоз та інше);

- *характер стохастичних зв'язків* (наявність випадкових аперіодичних явищ).

8.4. Поняття про крайовий ефект. Екотон

Крайовий ефект – це тенденція до збільшення різноманітності або чисельності видів на межі між біоценозами чи в перехідних зонах.

Поняття крайового ефекту академік В. І. Вернадський сформулював ще в 1926 р. Він писав про «згущення життя» на межі моря, зазначаючи, що основна водна маса містить «розсіяне життя», а ці «згущення життя є ділянками потужної хімічної активності»¹⁴⁹.

Явище крайового ефекту обумовлюється поєднанням більш різноманітних екологічних умов в певних місцях. Перехідними зонами в даному випадку є зони переходу між місцями існування різних типів рослинності, а отже, і тваринних угруповань. Такі перехідні зони називають *екотонами*. Перехідними зонами є, наприклад, зона між лісом і луками або між м'яким і твердим ґрунтом морських біоценозів.

Прикладом екотону між морською та наземною екосистемами є мангрові ліси. Іншими прикладом є луки (між лісом і пустелями), лиман (між прісною та солоною водою), а також береги річок і боліт (між сухим та вологим ґрунтом).

Для рослинних угруповань *сингенетичних* сукцесій¹⁵⁰ на початкових етапах формування рослинного покриву явище крайового ефекту не є характерним. У цьому випадку поняття *екотону* може бути застосоване лише на пізніших етапах сукцесії, коли рослинні угруповання набувають відповідного флористичного складу стабільної ценотичної структури¹⁵¹.

¹⁴⁸ Процес розподілу єдиної екосистеми на окремих ділянках, як правило, в результаті господарської діяльності людини.

¹⁴⁹ Александров Б. Г. Doi: <https://doi.org/10.15407/visn2017.12.04>

¹⁵⁰ Зумовлюються заселенням рослин та їх розмноженням і не супроводжуються істотними змінами екологічної ситуації.

¹⁵¹ А. Малиновський, В. Білонога. 2003. Рослинність екотонів природних та антропогенно змінених територій. Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. Вип.

У водних екосистемах, у порівнянні з наземними, зони проявів крайового ефекту менш постійні у часі та просторі. Так, наприклад, у перехідних зонах між річними та водосховищними водами¹⁵², “новий” зоопланктон формується на межі розподілу двох типових водних мас із характерним для них зоопланктоном. Такий “новий” зоопланктон характеризується вищими показниками видового різноманіття, що відповідає поняттю крайового ефекту.

Термін “екотон” вживається у двох випадках, а саме, коли мають на увазі:

- ділянку земної поверхні, розміщену на стику чітко відмінних умов існування організмів: водне та наземне або повітряне середовище;
- зону переходу між місцями існування різних типів – наприклад, узлісся, болотистий простір між ставом та наземними формаціями, перехід від лісу до луків, зона між твердим та м’яким дном в морських екосистемах і так далі.

Екотон може мати значне лінійне поширення. Число видів в екотоні часто буває вищим, ніж в сусідньому угрупованні, що і пояснює явище крайового ефекту. Як правило, сюди входять види кожного з угруповань, що перекриваються.

У наземних екосистемах, крайовий ефект особливо помітний у птахів. Наприклад, щільність птахів часто вища в перехідній зоні – зоні поширення екотону між лісом і луками. Часто саме у цій перехідній зоні складаються кращі умови для гніздування та добування їжі. Хоча це не є універсальним явищем і відповідно спостерігається не завжди. В окремих випадках екотон може бути представлений видами, характерними тільки для певного простору.

8.5. Екологічні сукцесії та клімакс

Сукцесії (лат. “*succesio*” – «наступність», «успадкування», «послідовність») – послідовна зміна біоценозів на одній і тій же території в результаті впливу природних факторів або людини. Власне *сукцесії* – це певний порядок або послідовність створення угруповання екосистемою, процес еволюціонування структури біологічного угруповання з часом.

Розрізняють два типи сукцесій: *первинні* та *вторинні*.

Первинні сукцесії – беруть початок з поверхні, де був відсутній ґрунтовий покрив, а є лише порода. Це, наприклад, такі місця, в яких ґрунт не здатний підтримувати життєдіяльність організмів внаслідок таких факторів, як потоки лави, новоутворені піщані діони або гірські породи, що залишилися від відступаючих льодовиків. На різних етапах розвитку екосистеми спостерігаються різні типи екологічних сукцесій, які залежать від того, наскільки ця екосистема розвинена.

Послідовність біоценозів може бути приблизно такою: гірська порода > лишайники > мохи > трави > кущі дерева > ліс > клімаксий ліс.

Прикладом первинної сукцесії може бути схил яру, який щойно обрушився. Тут спостерігатиметься приблизно така зміна рослинності:

- спочатку оголену материнську породу заселять окремі рослини – так звані “піонери”: рослини, які не є вимогливими до ґрунтової родючості і можуть рости фактично на скельних породах. Це *літофіти* та *петрофіти* (гр. “λίθος – «камінь», “πέτρος – «камінь», «скеля» і “φυton” – «рослина»). Вони сприяють як механічному, так і хімічному руйнуванню гірської породи, зокрема через виділення органічних кислот, в результаті чого утворюється первинний ґрунт. Це також деякі види синьо-зелених водоростей та переважно лишайники, а потім мохи. При цьому матиме місце така послідовність заселення: бактерії > водорості, накипні лишайники > листові лишайники > мохи, які вже здатні забезпечувати появу шару гумусу та формування першого мілкозему¹⁵³;

- після появи мілкозему та шару гумусу цю ділянку вже можуть заселяти вищі рослини, такі як подорожник, вівсяниця (костриця), багато видів папороті та інші.

33. С. 73–79

¹⁵² Зона змішування різних за фізико-хімічними параметрами водних мас.

¹⁵³ Найдрибніша та найцінніша частина ґрунту, що переноситься вітром.

Біомаса їх на даному етапі становить близько 40 г/м²;

- приблизно через 10 років на схилі з'явиться ценоз багаторічних насаджень: молочаї, деревій, польова берізка та інші. Біомаса їх уже досягне 175 г/м²;

- через 25-30 років на зміну йому приходять ценоз з перевагою трав'янистої рослинності, зокрема кореневищних злаків, які вже забезпечують суцільний трав'янистий покрив або дернину. Біомаса їх досягає 250 г/м²;

- через 30-40 років схил буде представлений різнотравним стійким ценозом з біомасою 520 г/м². З часом трав'яниста рослинність доповниться кущовими формами та деревами. Така зміна рослинності в свою чергу закономірно призведе до зміни тваринного світу.

Прикладом зміни тваринного світу може бути зрубане або зламане дерево в лісі. Так, в перші 3 роки на ньому оселятимуться в основному личинки різних комах, що живляться деревиною: личинки вусачів, златок та інші. Пізніше з'являються мурахи, а через 3-4 роки синьо-зелені водорості, які в свою чергу є поживою, в тому числі і для грибів. І нарешті 9-10-річний пенек повністю обростає мохом, під яким можна зустріти безліч комах та їх личинок.

Вторинні сукцесії – відновлення первинної рослинності в місцях, де вона була знищена: місця пожеж, зокрема лісових, місця вирубок лісу, розорювання земель та інше. Для вторинних сукцесій, у порівнянні з первинними, характерні менш масштабні порушення середовищ, які не вилучають з навколишнього середовища все живе та поживні речовини.

Крім первинних та вторинних також виділяють *циклічні* сукцесії. Такий різновид сукцесій відбувається в межах усталених угруповань і є лише зміною структури екосистеми на циклічній основі. Так, деякі рослини¹⁵⁴ ростуть (цвітуть, плодоносять) лише у певний період року, а решта часу проводять у стані спокою. Інші організми, такі як, наприклад, цикади¹⁵⁵, протягом ряду років перебувають у стані спокою і з'являючись, різко змінюють екосистему.

Інша назва первинних та вторинних сукцесій – *сингенетичні* та *ендоекогенетичні* сукцесії відповідно.

Сингенетичні сукцесії (первинне заселення рослин та їх поширення) можуть відбуватись на субстратах, позбавлених рослинного покриву: кар'єри, насипи, піски, тощо.

Для розвитку *ендоекогенетичних* сукцесій потрібна наявність уже сформованого фітоценозу, тому вони спостерігаються слідом за *сингенетичними* сукцесіями, коли піонерне угруповання створило певне середовище.

Згадані два типи сукцесій хоча і різняться за природою, вони здебільшого протікають паралельно, хоча *ендоекогенетичні* сукцесії у більшості випадків неможливі без проникнення в ценоз видів рослин відмінних за стратегією. Обидва типи сукцесій характеризуються ускладненням будови рослинного покриву, виразною ярусністю, стабільністю і продуктивністю, що зумовлено сформованими екологічними умовами та антропогенним впливом.

Тривалість існування цих типів сукцесій різна: *сингенетичним* сукцесіям властивий порівняно короткий період – у межах десятиліть, тоді як *ендоекогенетичні* зміни звичайно тривають набагато довше.

Первинні та вторинні сукцесії створюють постійно мінливе поєднання видів у межах угруповання. Разом з тим, послідовна зміна видів під час сукцесії не є випадковим явищем. На кожному етапі з'являються види, які можуть використовувати особливі умови середовища. Спочатку лише невелика кількість видів з навколишніх середовищ існування здатні існувати в порушеному середовищі. У міру того, як нові види рослин закріплюються, вони змінюють середовище існування, змінюючи при

¹⁵⁴ Наприклад, *ефемери* – трав'янисті однорічні рослини, що мають короткий вегетаційний період; завершують повний цикл розвитку за дуже короткий і як правило, вологий період року (напр. зірочник середній, *Stellaria media*).

¹⁵⁵ Комахи з 13- та 17-річними життєвими циклами, для яких характерна унікальна комбінація довгих життєвих циклів, періодичності і масових появ.

цьому, наприклад, мінеральний склад ґрунту. Такі зміни дозволяють іншим видам, які краще пристосовані до такого зміненого середовища існування, замінити ті види, які існували тут раніше. У свою чергу такі “нові” види з часом будуть витіснені іншими, більш “новими” видами і так далі.

Взаємодія між рослинними та тваринними організмами і навколишнім середовищем впливатиме на характер і швидкість сукцесійних змін.

У відповідності з наведеним вище серед наземних сукцесій можна виділити такі серії рослинності:

- піонерні угруповання: переважно бактерії, водорості та головним чином лишайники (симбіоз гриба та водоростей, що ростуть дуже повільно і живуть до декількох тисяч років);

- угруповання серії мохи – ліс;

- клімаксні угруповання – клімаксний ліс.

У деяких середовищах сукцесія досягає стану рівноваги, який називається *клімаксним* угрупованням, або *клімакс*.

Клімаксне угруповання виникає тоді, коли мережа біотичних взаємодій стає настільки “досконалою”, що поява інших “нових” видів стає неможливою. У клімаксних угрупованнях всі ресурси ефективно використовуються, а загальна маса рослинності збільшується.

Отже, клімаксне угруповання, яке, навпаки розвивається дуже повільно, є кінцевим результатом сукцесії.

Тому клімаксне угруповання можна визначити як таке, що стійко існує тривалий час і прийшло в рівновагу з навколишнім середовищем. Багато лісів, які не порушувались протягом багатьох років, є прикладами клімаксу.

Прикладом клімаксного угруповання, крім лісу, може також бути природна злакова рослинність степу.

Важливо підкреслити, що клімаксне угруповання – це не просто стійке, а стійке *самопоновлювальне* угруповання, для якого характерна максимальна величина біомаси на одиницю площі.

Разом з тим дослідні дані свідчать про те, що найвищої продуктивності клімаксне угруповання досягає на пізніх стадіях сукцесій, а при переході до клімаксного угруповання спостерігається тенденція до її зниження.

Саме тому молодий ліс вважається продуктивнішим, ніж старий. В такому старому клімаксному лісі біомаса все більше зосереджує в собі поживні речовини, у зв'язку з чим їх стає менше у воді та ґрунті.

Закономірно зростає також при цьому і кількість детриту. Тому в складі первинних консументів буде зростати чисельність детритоїдних організмів і відповідно зменшуватись чисельність травоядних. Детрит стає головним джерелом поживних речовин.

Чи буде таке угруповання клімаксним тривалий час, в першу чергу залежить від стабільності умов середовища. Так, наприклад, припинення зрошення може викликати нові сукцесії.

9. ОРГАНІЗАЦІЯ ЕКОСИСТЕМИ НА РІВНІ ПОПУЛЯЦІЙ

9.1. Поняття про популяції. 9.2. Характерні ознаки популяційних угруповань. Щільність і чисельність популяцій. 9.3. Динамічні характеристики популяцій: народжуваність, смертність, вікова структура, виживання, типи кривих виживання. 9.4. Характер розселення особин. Швидкість та типи росту популяцій (характер збільшення чисельності). 9.5. Умови, що обмежують поширення особин та популяцій. 9.6. Ємність середовища існування. 9.7. Регуляція чисельності популяцій. 9.8. Характер розподілу особин в популяціях. 9.9. Типи взаємодії між видами в угрупованнях: міжвидова конкуренція, хижацтво, паразитизм, антибіоз, коменсалізм, проткооперація та мутуалізм.

9.1. Поняття про популяції

Популяція (лат. “*populatio*” – «народ», «населення») – це сукупність особин одного виду організмів (рослин, тварин і мікроорганізмів), в межах якої ці організми можуть обмінюватись генетичною інформацією, займати протягом тривалого проміжку часу (багатьох поколінь) певний простір і мати ряд характерних ознак: щільність, народжуваність, смертність, біотичний потенціал та інші показники. В екології – особина, або індивід – окремий організм, найменша біологічна одиниця даного виду.

Біотичний потенціал, або те ж, що і *потенційна плодючість* виду – це теоретично можлива максимальна швидкість збільшення числа особин при відсутності обмежувальних факторів.

Генетична інформація – це інформація, яку живі організми здатні отримувати, опрацьовувати та будувати на її основі свою поведінку. Зокрема, це та інформація, яку живі організми одержують з середовища органами зору (зорова), слуху (слухова) та інше. Сюди ж відносять і обмін генами між особинами при схрещуванні.

Популяції можуть утворювати географічні *раси* або *підвиди*. Окремі популяції входять до складу певних біоценозів, тому кожний біоценоз відповідно буде складатись з такої кількості популяцій, скільки видів буде входити до його складу.

Популяції певних видів можуть бути ядром *консорції*. *Консорція* (англ. “*consortium*” – «співучасть», «спільність») – група видів тварин чи рослин сильніше або слабше зв'язані з одним з індивідом або з цілою популяцією якогось виду рослин чи тварин. Останній і є ядром консорції. Здебільшого це має місце, наприклад, при паразитизмі та симбіозі.

Як оцінити популяцію?

Популяція зазвичай містить багато особин, тому для її дослідження часто обмежуються кількома зразками – вибірками, взятими з неї. Добре підібрана вибірка містить більшу частину інформації про конкретний параметр популяції, наприклад, вік особин. Водночас співвідношення між вибіркою та популяцією повинно бути таким, що дозволити зробити правильні висновки щодо популяції на основі оцінки даної вибірки.

Першою важливою ознакою вибірки є те, що кожна особина в популяції, з якої вона відібрана, повинна мати однаковий шанс потрапити у вибірку і ці шанси повинні бути однаковими для всіх особин.

Тобто потрапляння однієї особини не вплине на шанс інших особин потрапити у вибірку. Для цього вибір повинен бути *випадковим*, тобто ґрунтуватись, наприклад, на використанні таблиці випадкових чисел.

Вибраний таким чином зразок (вибірка) називається випадковою вибіркою. Іноді замість випадкового відбору особин з популяції використовують *систематичний*, тобто особини відбираються з фіксованим інтервалом у списку, наприклад, кожну десятку. Початкову точку відліку при цьому також вибираємо випадково.

Неупереджений відбір особин популяції повинен забезпечувати те, що середнє значення вимірювань певного параметру у межах вибірки буде близьким до середнього значення у межах популяції. Зі збільшенням обсягу вибірки даний показник стає більш точним.

Інформація, отримана зі вибірки, дозволяє оцінити всю популяцію особин. Показники популяції зазвичай позначають великими літерами, наприклад, *N*, тоді як

показники вибірки – малими буквами – μ .

Такі статистичні дані, як *середнє значення* та *стандартне відхилення*, взяті з популяцій, називаються *параметрами* популяції. Середнє значення та стандартне відхилення популяції позначаються грецькими літерами μ (мю) та σ (сигма) відповідно.

Стандартне або середнє квадратичне відхилення – це ступінь відхилення усіх значень ознаки від свого середнього показника. Коли стандартне відхилення ділиться на квадратний корінь із числа спостережень у вибірці, результат називається *стандартною похибкою* середнього значення.

9.2. Характерні ознаки популяційних угруповань. Щільність та чисельність популяцій

Екологічні популяції можна охарактеризувати за цілим рядом параметрів. Одним з таких параметрів (ознакою), є походження популяції. Зокрема, за походженням популяції бувають:

- *природні* – угруповання, що виникло історично і може існувати невизначено довго: мінімальна самовідтворююча група особин даного виду, що мешкає в певному просторі протягом еволюційно тривалого відрізка часу, утворює самостійну генетичну систему і формує власну екологічну нішу. Для такої популяції характерним є *панміксія*¹⁵⁶ і різні форми ізоляції від інших подібних груп протягом ряду генерацій. Генофонд такої популяції формується під впливом природних факторів;

- *антропогенні*, або створені людиною через *інтродукцію*: угруповання, які виникли в результаті переселення їх за межі ареалу їх поширення в природі. Це штучна (доместикована) популяція – сукупність тварин однієї породи, розведення якої відбувається в штучно створених умовах, а генофонд знаходиться під прямим контролем антропогенного відбору. Особливостями таких популяцій є високий рівень міжпопуляційної мінливості, чисельна перевага особин тієї статі, від якої отримують продукцію, відсутність панміксії. Початковою фазою *акліматизації* або пристосування¹⁵⁷ рослин чи тварин до нових умов існування є *інтродукція*¹⁵⁸ – що звичайно відбувається за короткий час в межах тривалості життя одного організму. Розрізняють також *акліматію* організмів – це також пристосування, але до штучно створених умов.

Залежно від етапу розвитку (за Т.О. Работновим, 1960) розрізняють такі основні типи популяцій:

- *інвазивний* (процвітаючий) – популяція ще не здатна до самопідтримання, залежить від занесення насіння зовні, складається переважно з передгенеративних особин. *Інвазійні* (інвазивні) види – алохтонні види, які здатні до розповсюдження (експансії) природним шляхом або за допомогою людини й становлять загрозу для флори й фауни екосистем через конкуренцію з автохтонними видами за екологічні ніші;

- *нормальний* (рівноважний) – відбувається самопідтримання, в основному переважають генеративні рослини;

- *регресивний* (старіючий) – втрата здатності самопідтримання, переважають постгенеративні особини.

Популяція, як згадано у визначенні, зв'язана з певним простором і не може існувати поза ним. У випадку рослин або малорухливих тварин – популяція займає обмежений простір в межах біотопів, окремого біотопу або навіть частини його. І навпаки, наприклад, птахи можуть мати досить широкий простір для помешкання.

Генетична спорідненість. Особини в популяції є спорідненими, тобто генетично близькими, що знову ж таки впливає з визначення. Саме така спорідненість і

¹⁵⁶ Гр. "μῖξιν" (mixis) – «все» та гр. "μῖξις" (mixis) – «змішування») – вільне схрещування або роздільностатевих особин, або особин з різним генотипом в популяції перехреснозаплідних організмів, що характерно для більшості видів рослин і тварин.

¹⁵⁷ Наприклад линька у ссавців – періодична зміна зовнішніх шкірних покривів і різних їх утворень в межах тривалості життя організму.

¹⁵⁸ Переселення та пристосування окремих видів до нових умов.

забезпечує специфічність генофонду в межах виду.

Мірою генетичної розбіжності між видами або між популяціями всередині виду є *генетична відстань*¹⁵⁹. Популяції з багатьма подібними алелями мають невеликі генетичні відстані. Це свідчить про те, що вони тісно пов'язані між собою і мають недавнього спільного предка.

Генетична відстань корисна для відновлення історії популяцій, а також використовується для розуміння походження біорізноманіття.

Наприклад, генетичні відстані між різними породами одомашнених тварин часто досліджують для того, щоб визначити, які породи слід захищати для збереження генетичного різноманіття.

В природі, внаслідок розселення молодняка має місце змішування генофондів різних популяцій і зменшення генетичної різноманітності видів. Основними причинами цього є зміна умов існування видів, фрагментація та скорочення природного ареалу.

Належність до певного біоценозу: певна популяція бере участь в загальному кругообігу речовин і потоків енергії в межах біоценозу.

Щільність популяції – це величина її до одиниці простору. Щільність популяції визначається двома показниками:

- *числом* особин на одиницю площі або об'єму: популяція 100 комах, що мешкають на площі 100 м², має щільність 1 комах на 1 м²; або 200 дерев на 1 га, або 5 млн водоростей на 1 м³ води;

- або *біомасою* популяції на одиницю площі чи об'єму: 200 кг риби на 1 га поверхні ставу і так далі. На відміну від числа особин, одиницями біомаси можуть бути не тільки маса особин, а найрізноманітніші показники: від маси сухої речовини до вмісту ДНК або РНК.

Висока щільність особин в межах популяції може спричинити посилену конкуренцію за ресурси, тоді як низька щільність може спричинити проблеми з пошуком партнерів та *інбридингом*¹⁶⁰.

Щільність популяції стосується всіх організмів на Землі, включаючи рослини, дерева, тварин, риб в океані та людей на планеті. Незалежно від того, у якому середовищі існує дана популяція організмів, ці організми складають щільність популяції для даної території.

Розрізняють *середню щільність* популяції: число особин або біомаса на одиницю всього простору даного біоценозу, а також *специфічну* або *екологічну* щільність – число особин або біомаса на одиницю простору, населеного даною популяцією.

Чисельність популяції або поголів'я особин – це кількість особин в популяції. Оцінка загальної чисельності природних популяцій часто досить ускладнена, але в ряді випадків можлива, особливо коли мова йде про крупні, добре відомі людині організми, які згуртовані на певній території.

В даному випадку можливо застосувати метод обліку їх, що називається “по головах”, тобто проводиться підрахунок особин популяції.

Іноді, коли популяція численна і підрахунок її попереднім методом ускладнений, використовують метод *мічення*: тварин виловлюють, мітять і випускають на волю. Через деякий час їх виловлюють знову і за часткою (або співвідношенням) мічених особин до всіх повторно виловлених проводять оцінку загальної чисельності організмів популяції.

Інший метод обліку організмів – це метод *вилучення*, при якому кількість організмів зібраних з певної площі, при послідовній вибірці, відкладається по осі ординат, а кількість зібраних наростаючим підсумком – по осі абсцис. Якщо ймовірність ловлення відносно постійна, то позначки відкладаються вздовж прямої лінії. Цю лінію можна провести до нульової точки (на осі абсцис), яка буде теоретично відповідати 100 % вилученню особин з даної площі, а отже це є число всіх особин.

Для характеристики динаміки чисельності популяції протягом певного періоду,

¹⁵⁹ Міра генетичної відмінності (дивергенції) між видами, підвидами, або популяціями одного виду.

¹⁶⁰ Від англ. “inbreeding”: від “in” «всередині» + “breeding” «розведення» – схрещування близькоспорідних організмів.

використовують також показник відносної чисельності популяції: число птахів, помічених за 1 годину, або % пробних площадок, зайнятих одним видом рослин.

9.3. Динамічні характеристики популяцій: народжуваність, смертність, вікова структура, виживання, типи кривих виживання

Динамічні характеристики популяцій – це величини, які зумовлюють *інтенсивність* або *напруженість* процесів в популяції.

Усі популяції змінюються з часом:

- якщо число народжених особин перевищує кількість тих що загинули, кількість населення зростає

- якщо смертність перевищує кількість народжених, населення зменшується

- лише коли народження дорівнює смертності, населення залишається незмінним.

Популяції також можуть змінювати чисельність, якщо організми переселяються в неї з інших територій (імміграція) або виселяються (еміграція).

Народжуваність – здатність популяції до збільшення, або частота появи нових особин.

Максимальна народжуваність – це теоретично можлива максимальна кількість появи нових особин в ідеальних умовах при відсутності лімітуючих факторів. Обмеження тут можуть бути лише фізіологічні.

Народжуваність *екологічна* або *реалізована* – це фактичне збільшення популяції в реальних (фактичних) умовах середовища. В залежності від умов середовища народжуваність може бути нульовою, а іноді навіть і від’ємною.

Величина народжуваності зазвичай виражається у вигляді швидкості: число новоутворених особин за одиницю часу, але може також виражатись кількістю новонароджених на 1 000 населення. Починаючи з 1992 року, в Україні народжуваність становить 11-12 новонароджених на 1 000 населення, хоча останніми роками цей показник знизився до 10,7. Загалом, рівень народжуваності з 1991 року знизився вдвічі: в 1991-му народилося 630,8 тисячі дітей, у 2019-му – 308,8 тисячі.

Смертність – характеризує загибель особин в популяції. В деякому розумінні це є антитеза народжуваності.

Смертність мінімальна чи теоретична, або *фізіологічна тривалість* життя – постійна величина, що характеризує загибель особин в ідеальних умовах, тобто при відсутності лімітуючих факторів.

Наприклад, фізіологічна тривалість життя, або біологічний “ресурс” людини становить 89 ± 5 років. Цей показник ще називають біотичним потенціалом. У природі повністю він ніколи не реалізується.

Смертність екологічна або *реалізована* – загибель особин в даних реальних умовах середовища. Не є постійною величиною на відміну від попередньої. Починаючи з 1992 року, смертність в Україні становить 14-15 чоловік на 1 000 населення.

Поєднавши все приведенне вище можна скласти просте рівняння, щоб показати приріст популяції:

$$\text{Зміна чисельності популяції} = (\text{народження} + \text{імміграція}) - (\text{загибель} + \text{еміграція})$$

Вираження змін чисельності популяції у відсотках.

Припустимо, розмір певної популяції становить 100 000 особин. За один рік з'явилося 1 000 нових особин та загинуло 500 особин. Отже, за рахунок народження популяція зросла на 1 %: $1\,000/100\,000 = 0,01$, або 1 %.

За рахунок смертності популяція скоротилась на 0,5 %: $500/100\,000 = 0,005$, або 0,5 %.

Також припустимо, що *імміграція* дорівнює *еміграції*. Різниця між народжуваністю та смертністю – “чистий” приріст популяції становить 0,5 %: $1\,000 - 500 / 100\,000 = 500/100\,000 = 0,005$, або 0,5 %.

Отже, дана популяція протягом року зросте на 0,5 %. Це означає, що через рік число особин зросте ще на 500 у порівнянні з попереднім роком і становитиме 100 500 особин.

Чистий коефіцієнт відтворення популяції (r) – це відсоток зростання популяції після обліку народжень та смертей. У наведеному вище прикладі коефіцієнт відтворення популяції становить 0,5 % на рік.

Чистий коефіцієнт відтворення (r) розраховується як:

$$r = \frac{(\text{народження} - \text{смерть})}{\text{чисельність популяції}} \times 100 \%$$

Припустимо, що через багато років, чистий коефіцієнт відтворення залишався незмінним, але розмір популяції за цей час зріс до 1 000 000 особин. Отже, за один рік популяція зростатиме на: $1\,000\,000 \times 0,05 (0,5 \%) = 50\,000$ особин.

Отже, при тому ж значенні чистого коефіцієнта відтворення але збільшеному розмірі популяції її щорічний приріст зросте до 50 000 особин.

Максимальна *тривалість* життя особин, яка в оптимальних умовах дорівнює фізіологічній тривалості. Фізіологічна тривалість життя деяких організмів така:

- верба, тополя – 60 років; яблуня – 100 років; каштан – років; вишня – 300 років; сосна – 400 років; дуб, липа, груша – 1 000 років; лишайники ростуть досить повільно 0,01-100 мм/рік понад 1 000 років.

- такі тварини як амеба – декілька годин; дощові черв'яки – 15–25 днів; заєць – 15 років; рак – 20 років; собака – 10–35 років; жаба – 36 років; кінь – 50–60 років; короп, сом – 100 років; черепаха – 100–150 років; щука до 150 років.

Вікова структура – співвідношення або питомий вміст різних вікових груп в популяції. Саме цей показник справляє визначальний вплив на такі динамічні показники, як народжуваність, так і смертність в популяції (рис. 26).

В графічній формі вікова структура зображена як вікова піраміда, яка показує наймолодшу вікову когорту внизу, а кожен додатковий шар відображає наступну найстарішу когорту. Зазвичай особини чоловічої статі позначаються зліва, а жіночої – праворуч (рис. 26).

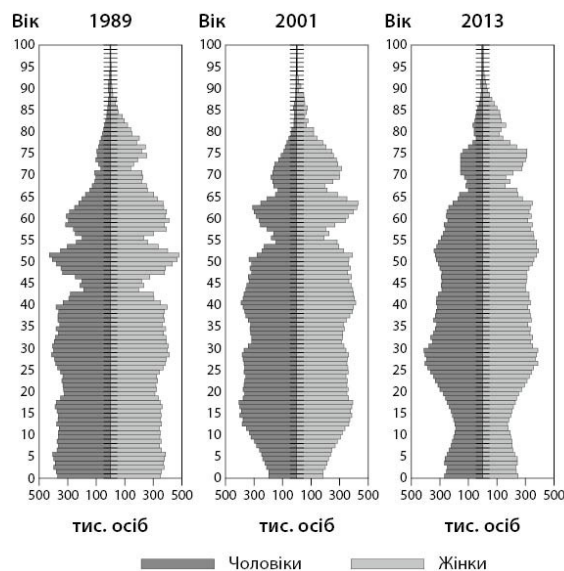


Рис. 26. Статеві-вікові піраміди населення України станом на початок 1989, 2001 і 2013 років (дані Держстату України та розрахунки за ними)¹⁶¹

¹⁶¹Ю. Площенко, Д. Станін, В. Халімончик. 2016. Особливості анестезії у пацієнтів літнього віку. Гострі та невідкладні стани у практиці лікаря. №6 (63). С. 5-13.

Перевага молодих поколінь особин в популяції зумовлює швидкий ріст даної популяції, або це буде *швидкоростуча* популяція.

Рівномірний розподіл особин молодих та старших поколінь в популяції обумовлює *стабільність* популяції.

Перевага поколінь старих особин в популяції обумовлює зменшення її чисельності.

Кожна природна популяція прагне до набуття певної “нормальної” або стабільної структури. Разом з тим з часом така структура може зазнавати певних змін, тобто вона не є раз і назавжди встановленою, а носить динамічний характер.

Виживання – середня для популяції ймовірність збереження особин кожного покоління за певний проміжок часу. Виживання популяції оцінюється як відношення кількості дорослих особин, що беруть участь у розмноженні, до числа особин, народжених в даному поколінні.

Вікові групи людини приведені у табл. 9.

Таблиця 9

Вікові групи людини

Вік людини	Вікові групи
1–10 днів	новонароджений
10 днів – 1 рік	грудний
1 – 3 років	дитинство ранне
4 – 7 років	дитинство перше
8 – 12 років	дитинство друге
12 – 16 років	підростковий вік
17 – 21 років	юнацький вік
22 – 60 років	зрілий вік
61 – 74 років	похилий вік
75 – 90 років	старший вік
понад 90 років	довгожитель

В основному цей показник визначається для різних як вікових, так і статевих груп за період часу, наприклад, за рік. В широкому розумінні слова це ступінь збереження популяції або виду в історичному аспекті.

Рівень смертності і народжуваності залежить від віку організмів. Тому поєднання показників смертності і народжуваності з показниками вікової структури популяції дозволяє визначити структуру тривалості життя. Таку інформацію можна отримати за допомогою *таблиць виживання* або демографічних таблиць (табл. 10).

Дані таблиці містять інформацію про характер розподілу смертності за віком і дозволяють будувати *криві виживання*, які показують залежність кількості особин, що дожили до певного віку, від тривалості цього інтервалу від самого моменту народження організмів.

Отже, показник виживання особин характеризується кривими виживання (рис. 27). Основними типами таких кривих є:

- смертність досить низька, але в кінці життя різко зростає і всі особини популяції гинуть протягом короткого проміжку часу. Такий тип властивий, наприклад, населенню розвинених країн;
- масова загибель особин спостерігається в початковий період, після чого рівень смертності тих особин, що залишились, є відносно низьким;

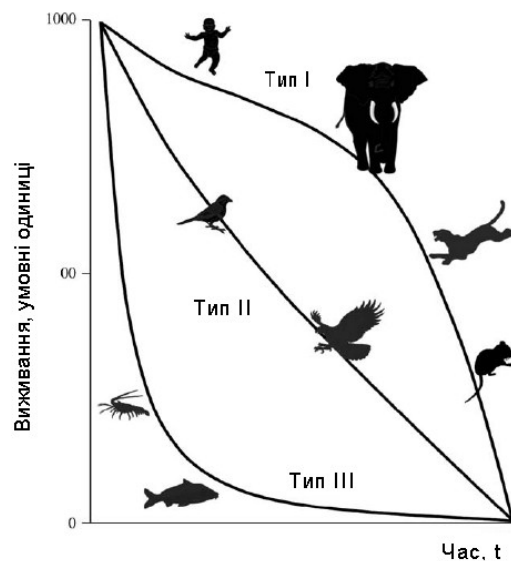
- постійний рівень смертності, який є відносно незалежним від віку протягом всього життя.

Таблиця 10

Таблиця виживання популяції диких гірських овець
Пн. Америки (E. Deevey)¹⁶²

Вік особин, роки	Число тих, що вижили у кожному віковому інтервалі з 1000 народжених	Число тих, що загинули у віковому інтервалі від 1000 народжених	Смертність з розрахунку на 1000 особин
0–0,5	1000	54	0,054*
0,5–1	946	145	0,1533
1–2	801	12	0,015
2–3	789	13	0,0165
3–4	776	12	0,0155
4–5	764	30	0,0393
5–6	734	46	0,0627
6–7	688	48	0,0698
7–8	640	69	0,1078
8–9	571	132	0,2312
9–10	439	187	0,426
10–11	252	156	0,619
11–12	96	90	0,9375
12–13	6	3	0,5
13–14	3	3	1

Примітка. * Народжується 1 000 овець, з яких 54 гинуть до досягнення ними 0,5-річного віку: коефіцієнт смертності / смертність = 54/1000 або 0,054.

Рис. 27. Типи кривих виживання (P. Fernandez, 2006)¹⁶³

¹⁶²<https://www.khanacademy.org/science/biology/ecology/population-ecology>

¹⁶³ P. Fernandez et al., 2006. Applying dynamics and comparing life tables for Pleistocene Equidae in anthropic (Bau de l'Aubesier, Combe-Grenal) and

9.4. Характер розселення особин. Швидкість та типи росту популяцій (характер збільшення чисельності)

В реальності дані криві являють собою поєднання всіх трьох названих типів.

Просторова і тимчасова неоднорідність ресурсів та умов навколишнього середовища відіграють важливу роль у регулюванні розселення організмів в ландшафті. Наприклад, деякі мігруючі птахи використовують густоту листя як індикатор майбутньої чисельності гусениць, що є здобиччю, важливою для успішного розмноження птахів.

Розселення – це розширення ареалу поширення видів (ареал – поверхня суші або моря, на якій поширений даний вид). В залежності від направленості потоків видів розрізняють такі розселення:

- *імміграція*: вселення в середовище особин, які не перебували там раніше;
- *еміграція*: масове виселення особин із займаної території або переміщення надлишку дорослих особин, насіння, спор та інше в пошуках нового місцеперебування;
- *міграція*: періодичне вселення та виселення особин з певної території.

В свою чергу розрізняють *регулярні* та *нерегулярні* міграції особин. Так, регулярна міграція особин буває *добовою*. Така міграція часто пов'язана із зміною освітлення, вологості, температури та інших чинників протягом доби і властива, наприклад, птахам, зокрема гракам, які в зимовий час ранком летять до місць харчування, а ввечері повертаються до місць ночівлі.

Добова міграція також властива багатьом тваринам у поверхневих водах океану: вночі вони перебувають поблизу водної поверхні, де харчуються рослинами та планктоном, а протягом дня мігрують у глибокі води, переносючи на глибину органічний вуглець, що споживається в поверхневих водах.

Сезонна міграція пов'язана з живленням, розмноженням, линькою, сплячкою, зимівлею і так далі. Це, наприклад, перельоти птахів, нерестова міграція (осетрові) риб та інше.

Нерегулярна міграція може бути спирчинена якоюсь непередбачуваною причиною: пожежа, засуха, масове розмноження особин та інше.

Розселення слабо впливає на популяцію, особливо на значних територіях. Разом з тим розселення масового характеру, які відбуваються досить швидко, можуть досить сильно вплинути на чисельність популяції.

Характер розселення особин, що залежить від перешкод та природженої здатності пересуватись, позначають терміном *рухливість*.

Рухливі організми здатні значною мірою контролювати умови свого місцеперебування: можуть уникати несприятливих місцепомешкань і знаходити нові, більш придатні для цього території.

Нерухливі організми (вищі рослини) такої можливості не мають. Так після розселення на певній території вони або живуть там, де поселилися, або можуть навіть загинути. Єдине, що вони можуть, це розростатись, “переростаючи” в такий спосіб з місця на місце, вишукувати нові ресурси або вибратись за межі несприятливої ділянки.

Розселення є засобом захвату нових територій, встановлення збалансованої різноманітності, сприяє потоку генів, а внаслідок цього і видоутворенню.

Швидкість росту популяції – це узагальнений результат народжуваності, смертності та розселення особин. Тому швидкість росту популяції – це кількість організмів, на яку збільшується дана популяція за одиницю часу.

Оцінюється швидкість росту популяції шляхом ділення величини приросту популяції ΔN за проміжок часу Δt :

$$\frac{\Delta N}{\Delta t}$$

Іноді визначають *специфічну* швидкість росту – кількість організмів, на яку збільшується популяція в розрахунку на одну особину даної популяції.

У випадку відсутності лімітуючих факторів швидкість росту популяції обумовлюється віковою структурою популяції.

В екології виділяють два основні типи росту популяції (характер збільшення чисельності), які описуються:

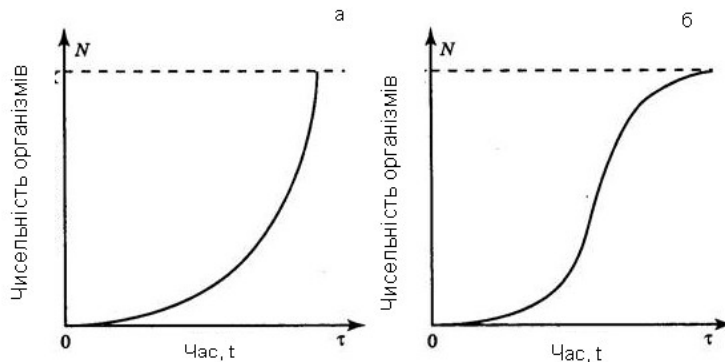
1. J - подібною кривою, це експоненціальне зростання числа організмів;
2. S - подібною (логістичною) кривою; (рис. 28).

Тип росту популяції, що описується J - подібною кривою, має місце, коли експоненціальний ріст продовжується аж до раптового падіння росту чисельності популяції через вичерпання ресурсів даного середовища.

Такий тип росту не залежить від чисельності особин в популяції або від щільності. Інша назва її *“бум і крах”*. Крах може мати місце внаслідок будь-яких причин, в тому числі і від вичерпання ресурсів, яке у випадку S - подібної кривої завчасно справляє регулювальний вплив на ріст популяції.

Найкращий приклад експоненціального зростання спостерігається у бактерій. Бактерії розмножуються, як правило, безстатевим шляхом – поділом материнської клітини на дві дочірні, що відбувається дуже швидко.

Для багатьох видів бактерій даний поділ займає близько однієї години. Якщо 1 000 бактерій помістити у велику колбу з необмеженим запасом поживних речовин, через годину відбудеться один цикл поділу, тобто кожен організм ділиться один раз, в результаті чого утвориться 2 000 організмів. Ще через годину кожна з 2 000 клітин подвоїться, продукуючи 4 000; через третю годину в колбі буде 8 000 бактерій; і так далі.



**Рис. 28. Криві типів росту популяції:
а – J - подібна крива, б – S - подібна крива**

Важливо відмітити, що при такому експоненціальному зростанні числа організмів, темпи приросту популяції (число організмів, на яке збільшується дана популяція при кожному репродуктивному діленні), прискорюються; тобто популяція збільшується все більшою і більшою швидкістю.

Так, через 1 день і 24-х таких циклів чисельність популяції зростає з 1 000 до понад 16 млрд. Але в реальних умовах такого зростання не буде, оскільки ресурси обмежені (1), а частина бактерій загинуть під час експерименту (2).

Отже, при оцінці швидкості росту популяції рівень смертності (D – кількість організмів, які гинуть протягом певного інтервалу часу) віднімається від народжуваності (B – кількість організмів, які народилися протягом цього інтервалу):

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = B - D$$

Оскільки рівень народжуваності часто виражається на одну особину, B (народжуваність) можна записати як bN , де “ b ” – коефіцієнт народжуваності на одну особину, що множиться на кількість особин “ N ”.

Відповідно D (рівень смертності) можна записати як dN , де “ d ” – коефіцієнт смертності на одну особину, що множиться на кількість особин “ N ”.

Крім того, нас цікавить зростання розміру популяції у певний момент, тобто протягом нескінченно короткого інтервалу часу. Тому для отримання “миттєвого” темпу зростання, використовується диференціальне числення, при якому зміна розміру популяції (ΔN) та часу (Δt) замінюються на “миттєве” конкретне вимірювання розміру та часу:

$$\frac{dN}{dt} = BN - DN = (B - D)N$$

Слід зазначити, що “ d ” у першому виразі – це похідна, що характеризує швидкість зміни функції, тоді як “ d ” у другому виразі – рівень смертності.

Рівень народжуваності та смертності можна спростити, замінивши на термін “ r ” (коефіцієнт приросту) відношенням між народжуваністю та смертністю:

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

Значення “ r ” може бути *позитивним*, отже популяція зростає; *негативним* – скорочується; або дорівнювати нулю – розмір популяції не змінюється.

Оскільки, навіть за оптимальних умов, потенціал для розмноження у різних видів різний (бактерії розмножуються швидше ніж людина), удосконалення рівняння дає можливість вирахувати максимальну швидкість росту виду – біотичний потенціал (r_{\max}):

$$\frac{dN}{dt} = r_{\max} N$$

У реальному світі, з його обмеженими ресурсами, експоненціальне зростання не може тривати нескінченно довго. Адже експоненціальне зростання може відбуватися в середовищах, де мало особин і багато ресурсів, але коли кількість особин стає досить великою, ресурси виснажуються, сповільнюючи темпи зростання. Зрештою, темпи зростання популяції досягнувши деяких значень будуть вирівнюватись (сповільнюватись). Такий максимальний розмір популяції, який може підтримуватись певним середовищем, називається *ємністю* середовища, і позначається літерою K . Детальніше про ємність середовища йтиметься нижче у цьому розділі. Звичайно, ємність середовища для кожного виду організмів різна.

Тип росту, при якому швидкість росту знижується до нульових значень описується S - подібною (логістичною) кривою. Розміри такої популяції при цьому не зменшуватимуться і не зростатимуть.

Формула для розрахунку приросту популяції за S - подібною (логістичною) кривою також включає показник ємності середовища (K), як коригуючий фактор. Вираз “ $K - N$ ” вказує на те, на скільки особин може зрости популяція в даний час, а “ $K - N$ ”, розділений на “ K ” – це частка ємності середовища, що є “доступною” для подальшого зростання популяції:

$$\frac{dN}{dt} = r_{\max} \frac{dN}{dt} = r_{\max} N \frac{(K - N)}{K}$$

Якщо N дуже мале, вираз $(K-N) / K$ наближається до K / K або 1, отже права частина рівняння зменшується до $r_{\max} N$, що означає, що популяція зростає в геометричній прогресії і ємність середовища даний процес не обмежує (табл. 11).

Таблиця 11

Логістичний ріст гіпотетичної популяції¹⁶⁴

Розмір популяції (N)	Коефіцієнт приросту (r)	$(K-N) / K$	Приріст популяції одну особину, $r(K-N) / K$	Приріст на популяції, $r(K-N) / K^*$
25	1,0	0,983	0,983	+25
100	1,0	0,933	0,933	+93
250	1,0	0,833	0,833	+208
500	1,0	0,667	0,667	+333
750	1,0	0,500	0,500	+375
1 000	1,0	0,333	0,333	+333
1 500	1,0	0,000	0,000	0

Примітка: *Округлено до цілих чисел.

Якщо, навпаки, розмір N великий, $(K-N) / K$ наближається до нуля, отже приріст популяції або призупиняється, або дорівнюватиме нулю. Звідси випливає, що темпи приросту популяцій великих розмірів значною мірою залежать від ємності середовища. Якщо кількість особин у популяції перевищує ємність середовища, можливий негативний приріст, тобто скорочення розміру популяції, оскільки $(K-N) / K$ буде негативним.

На початку розмір окремих популяцій може перевищувати ємність середовища, але згодом приходять до рівноважного стану, тобто відносно стабільної щільності. Чисельність інших популяцій може сильно коливатись, ускладнюючи визначення K .

Існує три ділянки S-подібної кривої: спочатку зростання носить експоненціальний характер, (мало особин та достатньо ресурсів); ресурси починають обмежуватися, темпи зростання знижуються; приріст поступово зменшується або повністю припиняється відповідно до величини ємності середовища.

Дана модель росту передбачає однакові можливості особин доступу до ресурсів, а отже і рівні шанси на виживання. Для рослин такими важливими ресурсами є вода, сонячне світло, поживні речовини та простір для росту, тоді як для тварин – це їжа, вода, притулок, місце для гніздування тощо.

Такий тип росту характерний для ряду одноклітинних та багатоклітинних організмів: фітопланктону озер та ставків навесні, для комах, що інтродуковані в нове місцепомешкання з достатнім запасом корму та відсутністю хижаків.

Класичну S-подібну криву при вирощуванні в пробірці демонструють дріжджі. З часом приріст зменшується, оскільки популяція виснажує поживні речовини, необхідні для її зростання.

9.5. Умови, що обмежують поширення особин і популяцій

Серед факторів, що обмежують поширення особин та популяцій розрізняють *абіотичні* та *біотичні*.

Абіотичні фактори включають: температуру; воду; повітря; вміст солей; сонячну радіацію, ґрунтові умови.

¹⁶⁴ 2016, Pearson Education, Inc. <http://www.anderson.k12.ky.us>

Температура обмежує поширення організмів через її вплив на біологічні процеси: клітини можуть замерзати і пошкоджуватись при температурах нижче 0°C, тоді як більшість білків денатуруються вище 45 °C. Зона температурного комфорту для різних видів варіює, але для більшості організмів можна вважати температуру від 20 до 30 °C.

Сонячне світло є джерелом енергії для фотосинтетичних організмів, тому як таке, може обмежувати поширення організмів. У водних середовищах найбільш інтенсивно процес фотосинтезу відбувається поблизу поверхні, де є сонячне світло. Затінення від крон дерев спричиняє інтенсивну конкуренцію за світло в лісових екосистемах.

Важливим фактором, що обмежує поширення організмів є наявність *води* та *повітря* (кисню). Наземні організми постійно стикаються з загрозою висихання; їх поширення значною мірою обмежується здатністю добувати та зберігати воду. Кисень може бути обмежувальним фактором, зокрема у деяких водних екосистемах та ґрунтах, оскільки він повільно дифундує у воду.

Солоність (концентрація солі) впливає на водний баланс організмів через явище осмосу. Більшість водних організмів обмежені як прісноводним, так і морським середовищем проживання. Для існування у середовищах з високим вмістом солей пристосовані порівняно небагато видів.

Гірські породи та *ґрунт* також можуть обмежувати поширення організмів через їх вплив на величину рН, мінералогічний склад та фізичні властивості ґрунту, зокрема ті, які визначають його водно-фізичні властивості.

Крім приведених вище факторів, обмежують поширення особин та популяцій також такі стихійні явища як пожежі, затоплення, засуха, вулканічна діяльність, тощо.

Біотичні фактори – це такі як внутрішньовидова та міжвидова конкуренція, хижацтво, паразитизм, наявність шкідників, хвороб, тощо.

Для того, щоб генотип (сукупність матеріальних структур клітини, що виконують функцію спадковості) продовжував своє існування, недостатньо простого відтворення подібних собі істот. Для цього також необхідні певні умови для їх виживання, розвитку та подальшого розмноження.

Основними умовами (факторами), що обмежують поширення організмів є такі:

- наявність притаманної кожному виду організмів зони толерантності по відношенню до будь-якого фактора середовища. Так *закон толерантності В. Шелфорда* узагальнює, що лімітуючим фактором процвітання організму може бути як *min.*, так і *max.* фактора, а діапазон між ними – це величина толерантності або витривалості організму до даного фактора. Якщо фактори середовища знаходяться в межах такої зони толерантності даного виду, то умови такого середовища будуть сприятливими для поширення організмів;

- існування в межах зони толерантності більш або менш сприятливого для даного виду значення оптимуму фактора у відповідності із *законом обмежувальних факторів або толерантності Ф. Блекмана* – фактори середовища, що мають песимістичне значення, тобто вони є найбільш віддалені від оптимуму, особливо обмежують або ускладнюють існування виду. Даний закон є розширеним трактуванням *закону толерантності В. Шелфорда*. Чим більше умови середовища наближаються до значення оптимуму, тим сприятливішими вони є для поширення організмів. І навпаки;

- наявність можливостей певного виду змінювати як межу толерантності, так і положення оптимуму значення фактора на різних стадіях життєвого циклу. Адже на різних стадіях життєвого циклу вимоги організму до межі толерантності і положення оптимуму фактора можуть дуже варіювати. Чим повніше умови середовища задовольняють такі вимоги організму, тим більші можливості для поширення організмів.

Відповідно до *принципу (екологічної) відповідності*, для процвітання організм повинен приводити свої життєві процеси (потреби) у відповідність з особливостями (наявність ресурсів) середовища існування.

Окремі популяції одного і того ж виду (які живуть в різних кліматичних умовах) можуть істотно відрізнятися у своїх вимогах як до межі толерантності, так і до положення оптимуму фактора.

Якщо в результаті взаємодії факторів величина одного з них знаходиться поблизу межі толерантності, діапазон толерантності організмів відносно інших факторів, як правило, звужується.

Відповідно до *закону критичних величин фактора*: якщо хоча б один з екологічних факторів наближається або виходить за рамки критичних (порогових або екстремальних) величин, то, незважаючи на оптимальне поєднання інших факторів, організму загрожує летальний наслідок.

9.6. Ємність середовища існування

Як відмічалось раніше, для кожного набору умов середовища існування існує певна щільність популяції, при якій народжуваність та смертність в популяції зрівноважуються. Такий рівноважний стан популяції, при якій народжуваність та смертність в популяції зрівноважуються, відповідає *ємності середовища існування*.

Ємність середовища існування характеризується такими двома показниками:

- кількістю особин популяції, потреби яких можуть бути задоволені ресурсами даного місцеперебування без помітної шкоди для його існування;
- природною здатністю середовища зазнавати навантаження без істотного порушення виконуваних нею функцій життєзабезпечення. Так вченими-екологами було підраховано, що на 1 га лісу одночасно можуть перебувати не більше 12 чоловік.

Ємність середовища (екосистеми) залежить від багатьох *абіотичних* та *біотичних* факторів в екосистемі. Наприклад, наявність таких основних потреб організмів, як їжа, вода та простір, визначає скільки особин може підтримувати екосистема.

Такі процеси певною мірою саморегулюються, оскільки у випадку незадоволення таких потреб, чисельність особин популяції буде зменшуватися до тих пір, поки ресурси не відновлюються. У іншому випадку, при перевищенні здатності екосистеми витримувати навантаження особини загинуть.

Отже, ємність середовища, це така чисельність популяції, при якій її приріст досягає нуля.

Інші природні фактори, що впливають на ємність середовища або екосистеми, включають хвороби, взаємодію хижака і жертви, рівень споживання ресурсів та чисельність особин популяцій в екосистемі.

Разом з тим, існують і інші приховані, менш очевидні або ігноровані фактори, які мають значний вплив на популяції, такі як забруднення, знищення середовища існування та зміна клімату.

Коли популяція потрапляє в нову екосистему або розмір щільності популяції є значно нижчим її ємності, можливі два варіанти розвитку подій.

Популяція може спочатку швидко зростати, якщо ресурсів та простору достатньо, після чого її ріст сповільнюється у міру наближення до рівня ємності середовища. Дефіцит ресурсів і зниження народжуваності уповільнюють темпи росту популяції.

Інший можливий варіант – це ріст популяції в геометричній прогресії понад рівень ємності середовища без зниження темпів народжуваності. В результаті обмежувальні ресурси повністю вичерпуються, а високий рівень смертності призводить до різкого зменшення чисельності популяції.

9.7. Регуляція чисельності популяцій

Регуляція чисельності популяцій особин залежить від структури і відбувається звичайно такими шляхами:

- чисельність особин в *простих* за структурою екосистемах, що зазнають нерегулярних фізичних стресів, залежить від умов погоди, лімітуючих хімічних факторів, ступеня забруднення середовища та інших абіотичних факторів середовища;
- чисельність особин в екосистемах з *складною* структурою, або в тих що не зазнають нерегулярних фізичних впливів, здійснюється за рахунок біотичних факторів: конкуренція, паразитизм, антибіоз та інших.

Структура екосистеми – це природний, структурно-функціональний поділ екосистеми на підсистеми, які в екосистемі відіграють роль окремих “цеглин”. Такими підсистемами можуть бути *популяції* та *консорції*, як сукупність різних видів рослин, тварин та мікроорганізмів, що тісно пов’язані в своїй діяльності з організмом – ядром, матеріальною базою та основою функціонування певної консорції.

Ядром *консорції* частіше всього є центральний вид або популяція одного виду (або популяції декількох видів), найчастіше це автотроф або консорт-детермінант, який служить субстратом для живлення і поселення решти членів – консортів: фітофагів, паразитів, мікроорганізмів та інших.

Це можуть бути, наприклад, рослини та травоїдні тварини, паразити та їх господарі, квіткові рослини та тварини (комахи, які їх запилюють).

Так, форма та забарвлення квіток, час їх цвітіння та інші особливості, з одного боку, та особливості будови і поведінки тварин, з іншого, забезпечують ефективний пошук пилку та нектару, а отже, і запилення.

Іншою підсистемою є *синузії* – відособлена частина фітоценозу, особини одного виду або подібних видів, наприклад, ярусні синузії дерев, кущів, напівкущів; синузії мохів; синузії водоростей та інше.

Як уже згадувалось раніше, будь-який фактор регуляції чисельності особин в популяції, як лімітуючий так і сприятливий, може бути *незалежним* від щільності особин в популяції, якщо він визначає щільність.

Таким може бути, наприклад, дія кліматичних факторів, які часто (але не завжди) не залежать від щільності. Хоча, як відмічалось раніше, тварини (бджоли у вулику) можуть регулювати в певних межах температуру середовища, тобто дія фактора в даному випадку відносно залежатиме від чисельності особин. Але зрозуміло, що така залежність є відносною.

Поряд з тим розрізняють і *залежні* від щільності фактори, якщо вони визначаються щільністю. Це може бути, наприклад, дія біотичних факторів, які часто (але знову ж таки не завжди) залежать від щільності: конкуренція, патогенний вплив, паразити тощо.

Тому існує цілий ряд механізмів регулювання чисельності популяції, які залежать від її щільності: зростання популяції знижується при високій щільності через такі фактори, як конкуренція за ресурси, хижацтво, хвороби, токсичні відходи, територіальність та внутрішні фактори. Прикладом негативного зворотного зв’язку, що регулює приріст популяції є рівень *народжуваності* та *смертності*.

Конкуренція за ресурси відбувається в перенаселеній популяції; збільшення щільності популяції посилює конкуренцію за ресурси та призводить до зниження народжуваності.

Хижацтво може зростати із збільшенням чисельності популяції завдяки збільшенню особин хижаків при відносно високій щільності видів жертви. Із збільшенням щільності популяції може зростати швидкість розповсюдження хвороб.

Регулюванню чисельності популяції, що залежить від щільності може відбуватись внаслідок накопичення відходів, що продукуються популяцією. Чисельність популяції також може обмежуватись простором, якщо такий стає обмеженим. Регулювати чисельність популяції деяких видів можуть внутрішні (фізіологічні) фактори, такі як, наприклад, гормональні зміни.

9.8. Характер розподілу особин в популяціях

Розподіл особин в популяціях може бути *випадковим*, *рівномірним* та *груповим*.

Випадковий розподіл – це досить рідкісне явище, яке здебільшого має місце або в достатньо однорідному середовищі, або при випадковому розподілі ресурсів, або відсутності взаємодії між особинами в популяції.

В такому випадку організми прагнуть до об’єднання в групи (рис. 29).

Серед тварин які живуть групами, наприклад, зграї риб або стада слонів. Такий розподіл спостерігається, наприклад, у кульбаби та інших рослин, насіння яких поширюється вітром і проростає будь-де за сприятливих умов.

Скупчення рослин частіше спостерігається у тих, видів, насіння яких падає безпосередньо під рослиною, наприклад, таких як дуб.

Рівномірний розподіл зазвичай має місце у випадку наявності конкуренції, зокрема за простір, або такого явища як антагонізму.

Наприклад, рослина шавлії (*Salvia leucophylla*), виділяє токсини (негативна алелопатія) – хімічні речовини, які пригнічують ріст інших рослин навколо неї, що призводить до більш-менш рівномірної відстані між кожною рослиною. Серед тварини рівномірний розподіл спостерігається, наприклад, у пінгвінів, які “контролюють” певні території на період гніздування.

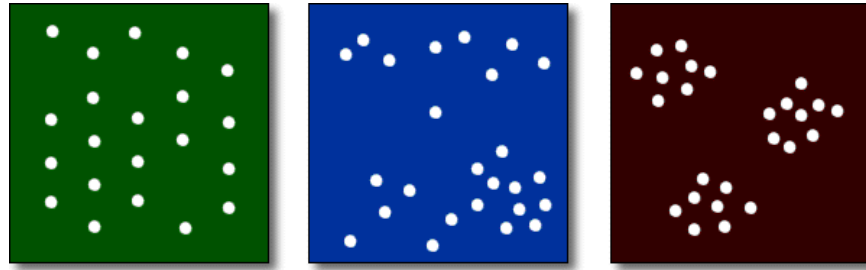


Рис. 29. Характер розподілу особин в популяції: рівномірний (зліва); випадковий (посередині); груповий (справа)

Груповий розподіл найбільш часто спостерігається в природі. Це клони у рослин, пари у тварин і так далі. Це різні скупчення або види скупчень організмів. Такі скупчення організмів в природі здебільшого виникають внаслідок:

- місцевих відмінностей умов середовища, наприклад, у випадку рослин це затінення, алелопатія, взаємодія коренів, у тварин, наприклад, леви навколо водопою;
- під впливом добових та сезонних змін, стану погоди;
- у зв'язку з процесом розмноження;
- в результаті соціального притягання (у тварин).

Скупчення організмів мають різну ступінь *агрегації* (або об'єднання), яка обумовлюється величиною впливу названих вище факторів.

Етологічна структура відображає різноманітну поведінку особин у популяціях:

- *поодинокий* спосіб життя – дорослі особини існують незалежно одна від одної, і лише на короткий період формують репродуктивні пари;
- *сімейний* спосіб життя властивий тваринам, у яких партнери, що беруть участь у розмноженні, утворюють пари на тривалий період: під час виведення, вигодовування та виховання потомства. Схильні до збереження сімейних пар на все життя, наприклад, птахи. При сімейному способі життя тварини, як правило, намагаються контролювати територію свого помешкання;
- *зграйний* спосіб життя полягає в об'єднанні тварин у групи чисельністю в кілька десятків або сотень особин, які як правило, існують цілорічно, хоча у перелітних птахів зграї формуються на період міграцій.

Переваги зграї полягають у добуванні їжі (вовки) або захисті від ворогів (копитні). Іноді в зграї всі тварини рівноправні (риби), але частіше – є лідер та складна ієрархія підпорядкування особин;

- *стадний* спосіб життя забезпечує здійснення таких функцій популяції, як пошук корму, розмноження, охорона та вирощування молоді. Для стада характерною є ієрархічна структура та наявність лідера;

- *колонії* являють собою групові поселення тварин різного віку та статі, які можуть бути як постійними, так і виникати на період розмноження. Колонії особливо характерні для ряду видів птахів, таких комах, як мурахи, бджоли та терміти;

- *прайдами* живуть леви: один самець, дві-три самиці та кілька особин молодняка.

Чи існують методи оцінки розподілу особин в популяціях?

Для того щоб визначити як розподілені особини в популяціях можна скористатись

досить простим методом, який ґрунтується на середньому значенні та дисперсії кількості особин у вибірці, відібраних з площі 1 м².

Наприклад, маємо всього 16 зразків (рамка 1м · 1м), у 4-х з яких нараховано 25 особин, та 12 зразків з відсутністю особин. Середнє значення вибірки становить 6,25 особин/ м²:

$$(25 + 25 + 25 + \dots + 0 + 0 + 0)/16$$

Дисперсія, яка обчислюється шляхом знаходження суми квадратів відхилень між середнім значенням вибірки та кожним із спостережень, поділеної на розмір вибірки мінус 1, становить 125:

$$([25 - 6,25]^2 + [25 - 6,25]^2 + [25 - 6,25]^2 + \dots + [0 - 6,25]^2 + [0 - 6,25]^2 + [0 - 6,25]^2) / (16 - 1)$$

Відношення дисперсії (125) до середнього значення (6,25) можна використати для оцінки розподілу особин в популяціях. У даному випадку коефіцієнт дорівнює 20, що значно більше 1, а отже розподіл особин в популяції *груповий*.

Якщо даний коефіцієнт менше одиниці – розподіл *рівномірний*, а якщо приблизно дорівнює одиниці – розподіл *випадковий*.

Інший підхід до оцінки розподілу особин в популяціях ґрунтується на вимірюванні відстані між ними: якщо особини об'єднані або скупчені, відстань між ними буде меншою у порівнянні з випадковим розподілом, тоді як при рівномірному розподілі відстань буде більшою, ніж при випадковому розподілі.

Посилюючи здатність організмів до конкуренції за їжу, територію та інші ресурси, агрегація в такий спосіб і сприяє виживанню даної групи в цілому. Зокрема помічено, що у групових тварин, наприклад, знижується рівень смертності в несприятливі періоди. Це має місце, зокрема, внаслідок того, що поверхня дотику групових організмів з середовищем у відношенні до маси тіла у них менше в порівнянні з окремо розселеними особинами. З іншої сторони, група тварин на відміну від одиноких здатна дещо змінювати мікроклімат середовища у сприятливому для себе напрямі.

9.9. Типи взаємодії між видами в угрупованнях: міжвидова конкуренція, хижацтво, паразитизм, антибіоз, коменсалізм, проткооперація та мутуалізм

Конкуренція – це тип взаємовідносин, при якому популяції або особини в боротьбі за їжу, середовище існування та інші ресурси впливають *негативно* одна на одну, тобто це *суперництво*, при якому партнери активно пригнічують один одного. Разом з тим конкуренцію можна розглядати також як засіб заволодіння ресурсами.

Конкуренція може бути у вигляді безпосередньої взаємодії між організмами, яка, як відомо, буває двох видів: *міжвидова* та *внутрішньовидова*.

Міжвидова конкуренція – це конкуренція між *видами* або природний добір. Така конкуренція спостерігається при взаємодії між особинами, коли існує потреба в ресурсі, якого не вистачає на всіх і який спричиняє зниження виживання, швидкості росту та розмноження особин популяцій.

Міжвидова конкуренція буде виникати завжди, коли два і більше число організмів отримують обмежений ресурс. Така конкуренція спрямована на збільшення екологічних відмінностей між конкуруючими видами, сприяє витісненню одних популяцій і появи відмінностей між розрізненими популяціями, а також утворенню нових підвидів, а потім і інших видів.

Внутрішньовидова конкуренція, або конкуренція *всередині* виду, має місце між особинами однієї популяції за збереження власного життя та потомства. Така конкуренція виникає внаслідок того, що особини одного виду мають подібні вимоги, які дають їм можливість виживати, рости, розвиватися і розмножуватися.

Така взаємодія завжди буде призводити до зниження інтенсивності споживання

ресурсу (наприклад, їжі), а отже і до зниження виживання, плодовитості і так далі. У такий спосіб внутрішньовидова конкуренція сприяє підвищенню інтенсивності добору.

Хижацтво (або орнанофагія) – форма взаємодії *різних видів*, яка є сприятливою для одного і несприятливою для іншого. Як хижак, так і жертва набувають при цьому таких способів та відношень у взаємодії, які забезпечують їх спільне існування. Для них характерна наявність різноманітних екологічних *адаптацій*: панцир, шипи, голки та інше.

Хижі, як рослини так і тварини, як правило, мають досить широкий спектр об'єктів живлення, що дає їм можливість вибору жертви. З біологічної точки зору ці організми ведуть такий спосіб життя та чисельні відношення, при яких забезпечується їх обопільне існування. Хижацтво відіграє важливу роль в регулюванні кількісного складу популяції.

Розрізняють 4 типи хижаків:

- *справжні*: вбивають свою жертву, в основному, відразу після нападу, з'їдаючи її цілком або частково (тигр, орел та інші);
- хижаки з *пасовищним* типом живлення: як правило, з'їдають тільки частину жертви: це крупні травоядні, велика рогата худоба, вівці і так далі;
- *паразити*: переважно з'їдають лише частину своєї жертви: іржа, головня, омела, тля та інші;
- *паразитоїди*: група комах (перетинчастокрилих, рідше двокрилих) – дорослі комахи відкладають яйця в тіло або на поверхню іншого організму. Розвиваючись, личинки комах спочатку наносять шкоду “господарю”, а в міру росту та розвитку майже повністю з'їдають його. В такий спосіб оса паразитує на тілі бджоли, окремі комахи здатні відкладати яйця в тіло тлі та інше.

Паразитизм – це форма взаємовідносин *різних організмів* різних видів, коли паразит використовує господаря в якості середовища існування та джерела харчування при частковій або повній регуляції відносин з боку господаря. Розрізняють *зовнішній* (екзопаразитизм): паразит живе на поверхні тіла господаря, наприклад, воші; та *внутрішній* (ендопаразитизм): паразит, живе всередині тіла господаря, наприклад, паразитичні черви. *Тимчасові* паразити – це комарі, мошки, гедзі та інші кровососи.

Стаціонарний, або *постійний*, паразитизм включає факультативний чи не обов'язковий, та облігатний, або обов'язковий.

Прикладами паразитизму можуть бути попелиця, яка висмоктує сік з флоєми листків дерева; гриби, облігатні паразити рослин, та іржа рослин – вони не викликають загибель клітин організму господаря, в які вони проникають, а лише співіснують з ними в такий спосіб.

Антибіоз – має місце тоді, коли один з партнерів по біоценозу виробляє речовини, що діють шкідливо на партнерів (конкурентів). В основі даного процесу лежить явище *алелопатії* – взаємодія між рослинами в біоценозі, шляхом виділення біологічно (фізіологічно) активних речовин. Зокрема це такі речовини (рис. 15):

- *коліни*: виділяються вищими рослинами і діють на вищі рослини;
- *фітонциди*, виділяються вищими рослинами і діють на мікроорганізми;
- *морозміни*: виділяються мікроорганізмами і діють на вищі рослини;
- *антибіотики*: виділяються мікроорганізмами і діють на мікроорганізми.

Відомо, що висока алелопатична здатність властива, наприклад, пирію, ясеню та іншим рослинам. Так пирій і деякі інші бур'яни можуть пригнічувати та витісняти інші культурні рослини; дуб, ясен або горіх та інші пригнічують трав'янисту рослинність під їх кроною, здатні легко вселятися в угруповання, пригнічуючи при цьому інші види, але викликаючи ґрунтовтому, не спроможні бути домінантами.

Багато фітонцидів виділяють часник, цибуля, хрін, черемха, сосна та інші рослини. Фітонциди, що виділяються рослинами лісів, парків, садів, мають важливе насамперед гігієнічне значення, так як вони сприяють очищенню повітря від багатьох, у тому числі хвороботворних мікроорганізмів.

Коменсалізм (лат. “*cum*” – «разом» і “*mensa*” – «стіл») – це співжиття особин різних видів, коли для одного з партнерів відношення вигідні, а для іншого нейтральні. Основою коменсальних відношень частіше всього є їжа.

Коменсал витягує (добуває) з партнера користь, не спричиняючи шкоди останньому. Регуляція відношень – зі сторони господаря. Прикладом коменсалізму може бути явище *мірмекофілії* (дав.гр. “μύρμηξ” – «мураха» і “φιλία” – «дружба», «любов»): комахи попелиці живуть в гніздах деяких мурах, які в свою чергу живляться солодкими виділеннями попелиці, так званою паддю або медвяною росою. Такі виділення є основою палевого меду. Такі мурахи “вирощують” у підземних коридорах певні види попелиці, виділеннями яких вони, як молочком, і живляться.

Інший приклад коменсалізму: у норах гризунів живе багато видів кліщів, які живляться різними органічними залишками – рештками зерен, випалою шерстю та інше.

Протокооперація – взаємодія, яка є корисною для обох популяцій і не є облігатною: наприклад, мурахи, які поширюють насіння квіткових рослин.

Мутуалізм – форма симбіозу, яка на відміну від проткооперації є облігатною і вигідною для обох партнерів. Прикладами симбіозу (мутуалізму) є співіснування азотфіксуючих бактерій на кореневій системі бобових рослин, або мікориза – співіснування гіф міцелію грибів та коренів дерев.

10. ЕКОЛОГІЯ ВИДІВ

10.1. Поняття про екологічну нішу. 10.2. Алопатричне та симпатричне видоутворення при природному доборі. 10.3. Штучний добір. 10.4. Біологічний годинник та циркадний ритм. 10.5. Основні типи поведінки. Мімікрія. 10.6. Поняття про фітоіндикацію.

10.1. Поняття про екологічну нішу

Екологічна ніша (фр. “*nicher*”, що означає «гніздитися») – це функціональне місце або фізичний простір виду в екосистемі, яке він займає, не конкуруючи з іншими за джерела енергії; такі умови життя, які відповідають вимогам виду до середовища. Кожному виду вигідно зайняти унікальну нішу в екосистемі, оскільки у такому випадку він уникатиме конкуренції за ресурси, або простір.

Вперше поняття екологічної ніші було сформульовано американським біологом та зоологом Д. Гріннеллом (*J. Grinnell*) в 1917 р., в роботі «*The niche relationships of the California Thrasher*¹⁶⁵». Пізніше (1927 р.) дане поняття було розвинене британським екологом та зоологом Ч. Елтоном (*C. Elton*), а ще пізніше (1958 р.) Е. Хатчинсоном (*G. Hutchinson*) було введено поняття *багатовимірної* ніші.

Наприклад, організми певного виду можуть виживати, рости, розмножуватися та підтримувати життєздатну популяцію лише в певному інтервалі температур. Такий інтервал температури і буде *екологічною нішею* виду в проекції на одне вимірювання “температури”.

При поєднанні, наприклад, температури та відносної вологості повітря ніша буде *двомірною*. Якщо сюди додати ще будь-яку умову, в такому випадку вона стане *тримірною*. В реальності екологічна ніша буде *n-мірною*, в межах якої можливе підтримання життєздатності даного виду.

Екологічну нішу можна зобразити графічно. Якщо на осях відкласти межі витривалості за екологічними факторами, то отримане *n-вимірне* графічне зображення ілюструватиме екологічну нішу виду в екосистемі (рис. 30).

Екологічна ніша може бути *просторовою* (місце або простір що займає даний вид – місце його проживання), *трофічною* (перелік видів, якими живиться даний вид та види що живляться даним видом) та *багатомірною* або *гіперпросторовою* (ділянка простору, вимірами якого є різні екологічні фактори). Відповідно *багатовимірна екологічна ніша* охоплює діапазони толерантності кожного фактора.

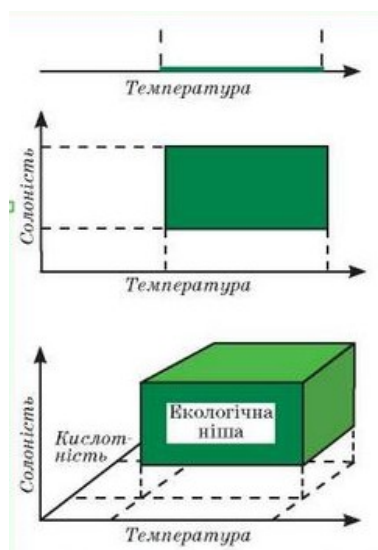


Рис. 30 Двомірна проекція екологічної ніші¹⁶⁶

¹⁶⁵ Під горобцеподібних птахів родини Пересмішникові (*Mimidae*).

¹⁶⁶ <http://uabooks.top/670-ekologchna-nsha.html>

Також розрізняють *фундаментальну* (потенційну) і *реалізовану* (реальну) екологічні ніші.

Реалізована екологічна ніша – це частина *фундаментальної* ніші, яка фактично зайнята видом в біотопі, тобто те місце, де вид насправді існує. Взаємне розташування фундаментальної (потенційної) і реалізованої (реальної) ніші зображено на рис. 31.

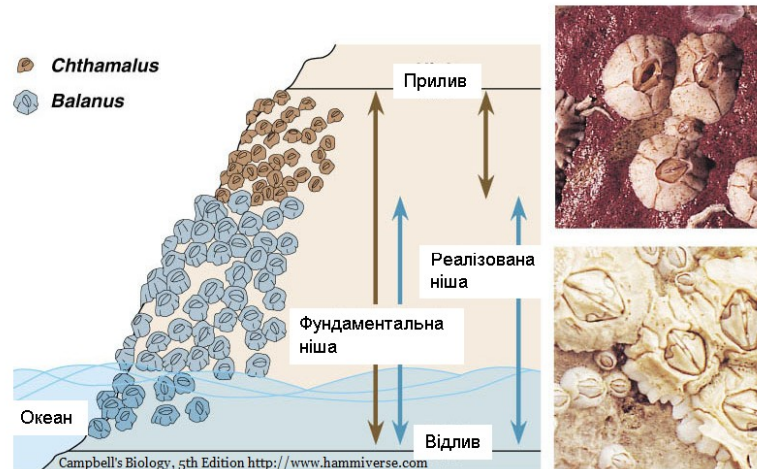


Рис. 31. Взаємне розташування фундаментальної (потенційної) і реалізованої (реальної) ніші ¹⁶⁷

Фундаментальна ніша – це вся сукупність необхідних для виду умов місцезростання при відсутності будь-якого негативного впливу з боку іншого виду. Фундаментальна ніша поєднує у собі усі ті умови навколишнього середовища, де вид може існувати. Дана ніша буде звужуватись, якщо сюди вселяться інші види. У такому випадку організм зможе вижити, якщо пристосується до нових умов існування своєї реалізованої ніші.

Зазвичай, розмір фундаментальної ніші або такий самий або більший, ніж реалізованої ніші. Одні й ті ж види, що мешкають у різних місцях, можуть мати різні реалізовані ніші залежно від наявності конкурентів та хижаків, які тут присутні.

Як фундаментальні так і реалізовані ніші можуть бути *широкими* або *вужькими*. Відповідно, організми, які мешкають у вужьких нішах відносять до *спеціалізованих* видів, оскільки вони процвітають лише в певних умовах навколишнього середовища або споживають певну їжу.

І навпаки, загальнодоступні види займають ширші ніші та використовують різноманітні ресурси і можуть жити в багатьох різних екологічних умовах. Ніша, яку займає організм, може різко змінюватися протягом життя особин.

Так, наприклад, два види молосків (ракоподібні) займають різні екологічні ніші: *Balanus* зосереджений у нижній припливній ділянці, а *Chthamalus* – у верхній області припливів (рис. 31).

Особини кожного виду, що вільно плавають, можуть оселитися де завгодно на скелястій береговій лінії і, ймовірно, виростуть до дорослих особин.

Чому *Balanus* і *Chthamalus* не займають однакові ніші?

У першому досліді *Chthamalus* перемістили з верхньої області, але жодна особина *Balanus* не зайняла вільну нішу: даний вид не зміг вижити в умовах висихання середовища через відливи. Отже, реалізована ніша *Balanus* залишилась такою ж, як і його фундаментальна ніша.

У другому досліді, навпаки, *Balanus* перемістили з нижньої області; у цьому випадку *Chthamalus* заселив вивільнену екологічну нішу. Отже, *Balanus* виявився більш успішним конкурентом у нижній зоні припливу.

Висновок: фундаментальна та реалізована ніша для *Chthamalus* виявились різними:

¹⁶⁷ Campbell's Biology, 5th Edition <http://www.hamiverse.com>

реалізована ніша даного виду є меншою фундаментальною через міжвидову конкуренцію.

В залежності від етапу органогенезу один вид може займати різні екологічні ніші. Прикладом цього є випадки, коли пуголовки жаб, які живляться переважно рослинною їжею, тобто є рослиноїдними тваринами, з часом у процесі метаморфозу зазнають змін і перетворюються в дорослу жабу, яка є хижаком, і як усі земноводні харчуються тільки здобиччю, що рухається.

Внаслідок міжвидової конкуренції організми, що ведуть подібний спосіб життя, як правило, не можуть жити в одних і тих же місцях. Саме тому кожна екологічна ніша представлена переважно одним видом.

Відповідно до *принципу конкурентного виключення* (принцип Гаузе), два види не можуть займати одну екологічну нішу в середовищі існування, якщо вони конкурують за однакові ресурси.

Коли види змагаються в ніші, природний відбір спочатку спрямований на зменшення залежності виду від спільних ресурсів. Якщо один вид є успішним, це зменшує конкуренцію. Якщо ні один, ні інший вид не буде розвиватися для зменшення конкуренції, тоді вид, який зможе ефективніше використовувати ресурс, виграє, а інші види з часом зникнуть.

Разом з тим, різноманітність ресурсів, які використовує організм, робить можливим співіснування подібних видів, якщо вони змінюють свої *реалізовані* ніші, щоб уникнути конкуренції.

Екологічна ніша описує, як вид взаємодіє зі своїм середовищем існування та живе в ньому.

Екологічні ніші мають специфічні характеристики (фактори), такі як наявність поживних речовин або їжі, температура, рельєф місцевості, сонячне світло (*абіотичні* фактори) та хижаки (*біотичні* фактори), які визначають, як і наскільки вид виживає та розмножується. Тобто, вид “створює” собі нішу в середовищі існування, маючи можливість адаптуватися та уникати конкуренції з іншими видами.

Наприклад, звичайний гнойовий жук або жук-гнойовик (*Geotrupes stercorarius*), що живе на пасовищах, луках і в рідколіссі, зазвичай зустрічається у великій кількості в місцях проживання крупних ссавців, адже він живиться послідом тварин, зокрема кінським, а також екскрементами косуль і оленів. Жук споживає гній як у личинковій, так і у дорослій формі. Гнойові жуки зберігають гнійні кульки в норах, а самки відкладають у них яйця. Це забезпечує вилупленим личинкам негайний доступ до їжі. Жук-гнойовик, у свою чергу, впливає на навколишнє середовище, сприяючи аерації ґрунту і вивільняючи корисні поживні речовини, виконуючи у такий спосіб унікальну роль у своєму середовищі.

Інший приклад, це ксерофітні рослини (сукуленти), такі як кактуси та алое, які розвинули ряд пристосувань для проживання в сухих екологічних нішах. Адаптації цих рослин допомагають заощаджувати воду, що зберігається в рослині, і запобігати її втраті. Ці рослини мають товсте м'ясисте листя, яке зберігає воду, та довге коріння, щоб добувати воду з глибоких шарів ґрунту.

Інші пристосування, які використовують ксерофітні рослини, включають здатність скидати листя під час посушливих періодів, воскоподібний наліт (кутикула) для запобігання випаровуванню, опушене листя, тощо.

10.2. Алопатричне та симпатричне видоутворення при природному доборі

Вид – це біологічна одиниця, сукупність близькоспоріднених організмів з певними морфологічними, фізіологічними та іншими особливостями.

Видоутворення – це мікроеволюційний процес виникнення та становлення нових видів шляхом гібридизації та в ході генетичних мутацій.

Видоутворення або формування нового виду та розвиток видової різноманітності відбувається тоді, коли потік генів в межах загального генофонду переривається будь-якими ізолювальними механізмами.

Отже, *алопатричне* видоутворення (гр. “allos” – «інший», “patris” – «батьківщина») спостерігається тоді, коли ізоляція згаданого загального генофонду зумовлюється *географічним розділенням* популяції, що походить від спільного предка. Тому, *алопатрія* – це перебування різних груп організмів популяції в різних географічних районах (рис. 32).

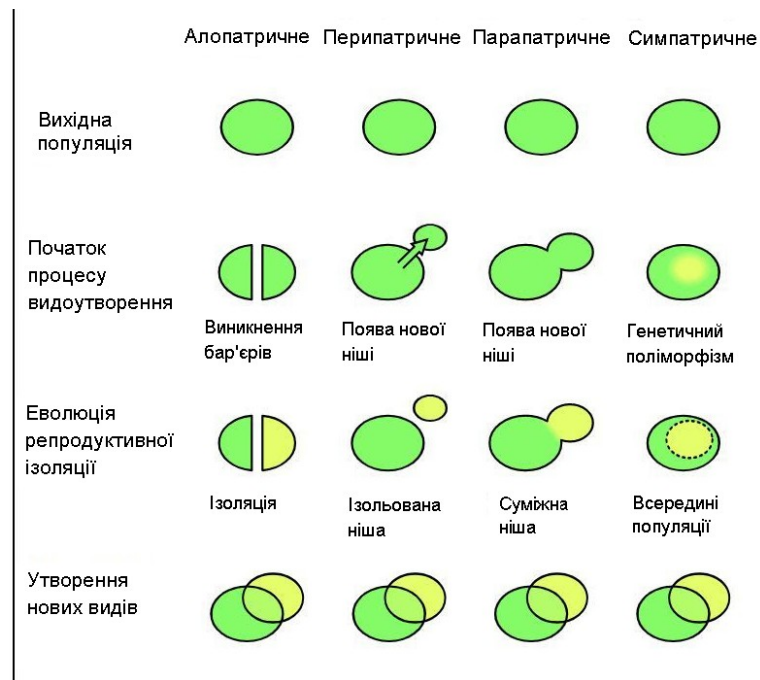


Рис. 32. Чотири механізми видоутворення¹⁶⁸

Сам вид визначається як популяція, яка може схрещуватися, тому під час видоутворення особини популяції утворюють дві або більше окремих популяцій, які більше не можуть розмножуватися між собою. Завдяки такій просторовій ізоляції в умовах природного добру популяція певного виду пристосовується до специфічних умов місцезнаходження.

Алопатричне видоутворення здійснюється у декілька етапів. Спочатку виникає певна географічна зміна, яка розділяє представників популяції на більш ніж одну групу. Такі зміни можуть включати утворення нового гірського масиву або нового водного шляху. Сприяє цьому також діяльність людини, а саме будівництво, сільське господарство та забруднення навколишнього середовища, що може вплинути на середовище проживання та спричинити міграцію окремих видів.

З часом у таких відокремлених популяціях виникають та накопичуються різні мутації генів. Такі варіації генів можуть призвести до появи різних характеристик між двома популяціями.

В результаті популяції стають настільки різними, що особини цих різних популяцій більше не можуть розмножуватися між собою, навіть якби вони знаходились в одному і тому ж середовищі в один і той же час. За таких умов і відбувається алопатричне видоутворення.

¹⁶⁸ <https://www.nationalgeographic.org/encyclopedia/speciation/>

Наприклад, у експерименті з плодовими мухами, популяція була примусово відокремлена на дві групи, особини яких годували по різному. Через багато поколінь мухи виглядали по-іншому і при спаровуванні віддавали перевагу мухам з власної групи. Якби такі дві популяції продовжували існувати роздільно протягом тривалого часу, вони могли б стати двома різними видами через алопатричне видоутворення.

Інший приклад алопатричного видоутворення пов'язаний з утворенням Гранд-Каньйону, що створив природний бар'єр між білками, що мешкали у цьому районі. Близько 10 000 років тому популяція білок була відокремлена одна від одної цією географічною зміною і більше не могла існувати на одній території. За цей час розділені популяції білок стали двома різними видами, особини одного з яких живуть на північному краю каньйону, а іншого – на південному. Представники цих двох видів мають схожі розміри, форму, раціон харчування та незначні кольорові відмінності, але вони вже не контактують між собою і стали настільки різними під час їх поділу, що тепер вони є окремими видами.

Симпатричне видоутворення – це видоутворення, яке виникає, коли дві групи одного виду живуть в одному географічному розташуванні, але еволюціонують по-різному, до тих пір, поки вони більше не можуть схрещуватися і вважаються різними видами.

Симпатричне видоутворення можна спостерігати у багатьох різних організмів, включаючи бактерії та цихлідівих риб, але відповісти на питання коли саме симпатричне видоутворення відбувається в природі складно, оскільки єдиної думки щодо цього не існує.

Унікальність симпатричного видоутворення полягає в тому, що дане видоутворення спостерігається тоді, коли дві субпопуляції одного виду займають один і той же ареал, який сильно перекривається. Незважаючи на те, що територія, на якій живуть організми, доволі однакова, вони все ж здатні розділитися на дві різні групи, які з часом стають настільки генетично різними, що більше не можуть розмножуватися між собою, а отже утворюється окремий (новий) вид.

Вважається, що для прояву симпатричного видоутворення необхідно щоб ареали виду суттєво перекривались; видоутворення повинне бути повним (два види не можуть схрещуватися); вид повинен поєднувати (включати) всіх нащадків а можливість алопатричного видоутворення повинна бути малоїмовірною, оскільки саме алопатричне видоутворення зустрічається набагато частіше, ніж симпатричне.

Симпатрія виникає під впливом природного добору і посилюється внаслідок *біологічної* або репродуктивної ізоляції, яка може проявлятися в декількох формах або напрямках:

- *етологічна*: зумовлена відмінностями в поведінці організмів;
- *екологічна*: організми надають перевагу для різних умов місцеперебування;
- *морфологічна*: зумовлена відмінностями в розмірах організмів, пропорціях їх тіла та інше.

Посилення біологічної ізоляції може досягнути значення виду, але за умови *повної ізоляції* від вихідної форми.

Приклади симпатричного видоутворення в природі спостерігаються рідко. Вважається, що симпатричне видоутворення частіше зустрічається у бактерій, зокрема у таких видів як *Bacillus* (грампозитивні паличкоподібні форми бактерій) та *Synechococcus*, (одноклітинні ціанобактерії).

Особини видів, які зазнають симпатричного видоутворення, мають незначні відмінності, оскільки з точки зору еволюції для появи значних відмінностей необхідний більш тривалий час. Крім того, одним із важливих факторів у випадках симпатричного видоутворення є здатність організмів *адаптуватись* до умов середовища. У такому випадку дана підгрупа може продовжувати займати іншу екологічну нішу і з часом перерости в новий вид.

Можливим прикладом симпатричного видоутворення є личинки яблуневої мухи, які з'являються з яєць, відкладених комахою всередині плодів яблука, спричиняючи його гниття. Після падіння яблука з дерева, личинки деякий час риються в ґрунті, після чого з'являються дорослі особини – мухи. Спочатку даний вид відкладає яйця в плоди глоду, а після завезення яблук в Північну Америку в 19 столітті, з'явився інший вид, який відкладає яйця лише в яблука, тоді як вихідний вид донині відкладає яйця лише у плодах глоду. Вважається, що згадані два типи личинок ще не є різними видами, але вони ймовірно проходять процес симпатричного видоутворення.

Крім згаданих існують також інші перехідні форми видоутворення. Так, при *перипатричному* видоутворенні невеликі групи особин відокремлюються від більшої групи і утворюють новий вид. При цьому унікальні характеристики менших груп передаються майбутнім поколінням групи, роблячи ці риси більш поширеними серед даної групи та відрізняючи їх від інших.

При *парапатричному* видоутворенні вид поширений всередині ареалу, що займає доволі велику за розмірами географічно відмінну територію. Тому навіть при спаровуванні особин з тими ж особинами, що живуть у даному географічному регіоні, різні середовища існування впливають на розвиток різних видів: види відокремлюються не фізичним бар'єром, а за рахунок відмінностей в одному і тому ж середовищі.

Парапатричне видоутворення іноді трапляється, коли частина середовища забруднена, наприклад, внаслідок видобування корисних копалин з великою кількістю відходів, зокрема металів, таких як свинець та цинк, які надходять у ґрунт у кількостях, що є токсичними для рослин.

10.3. Штучний добір

Штучний добір – це добір, який проводиться людиною з метою пристосування рослин та тварин до своїх потреб. Штучний добір є основою для виведення нових сортів рослин чи порід домашніх тварин.

Розрізняють дві форми штучного добору:

- *масовий* природний добір – проводиться вибракування особин, які за *фенотипом*¹⁶⁹ не відповідають породним або сортовим стандартам;
- *індивідуальний* – коли особини добираються з урахуванням спадкової стійкості ознак, які забезпечують удосконалення породних та сортових якостей.

Крім того в історичному аспекті розрізняють:

- *безсвідомий* або *несвідомий* добір, при якому не переслідується конкретна мета відібрати особини за якоюсь певною цінною ознакою. Такий добір існував уже на перших етапах одомашнення тварин та окультурення рослин;
- *свідомий* добір, при якому відбір проводиться за певними корисними ознаками і властивостями, які насамперед цікавлять людину. Такий добір з'явився на більш пізніх етапах розвитку суспільства.

Якщо послідовно застосовувати відбір протягом багатьох поколінь, можна створити організм, який майже не нагадує той, з якого він походить.

Штучний відбір у рослин чітко простежується у різноманітті хрестоцвітих овочевих культур, отриманих із капусти (*Brassica oleracea*). Протягом сотень років людиною було виведено близько 400 різних овочів, таких як ріпа, капуста, капуста *броколі* або спаржева капуста, цвітна та брюссельська капуста.

Штучний відбір може здійснюватись з метою захисту від хвороб, збільшення урожайності з гектара або отримання нового кольору у породі собак. З недавніми успіхами у розкритті генетичних послідовностей стало можливим створювати генетичні варіації всередині ембріона або навіть на рівні гамет¹⁷⁰.

Будь-яка жива істота, яка зазнала методів генної інженерії, які змінюють

¹⁶⁹ Властивості та ознаки організму, що формуються в процесі взаємодії генотипу з середовищем.

¹⁷⁰ Статеві клітини, яка зливається з іншою аналогічною гаметою і формує зародок – зиготу в процесі статевого розмноження.

послідовності ДНК, відома як генетично модифікований організм (ГМО).

10.4. Біологічний годинник та циркадний ритм

Біологічний годинник – це здатність організмів за рахунок деякого фізіологічного механізму вимірювати час, тобто орієнтуватися в часі.

Така закономірність ґрунтується на суворій періодичності фізико-хімічних процесів, що протікають в клітинах: частота ділення клітини, коливання температури тіла, інтенсивність обміну речовин і таке інше.

У свою чергу це пояснюється процесами еволюційної адаптації до циклічності ряду процесів середовища: зміна дня та ночі, зміна періодів року та інше. На основі цих змін і встановлюється періодичність названих фізіологічних процесів в організмах.

З такими ритмами пов'язані добова ритмічність активності тварин, положення листків та пелюсток у рослин. При порушенні природного добового ритму в середовищі, зокрема при розведенні тварин та рослин в штучних умовах, при перельотах людини в інші часові пояси, добові ритми різних біологічних функцій організму часто втрачають свою синхронність.

Біологічні годинники є природними пристроями хронометражу організмів, що регулюють цикл добових ритмів. Вони складаються з конкретних молекул (білків), які взаємодіють з клітинами у всьому тілі.

Майже в кожній тканині та органі містяться біологічні годинники. Подібні гени, які утворюють молекулярні компоненти біологічних годинників було виявлено у людей, плодів мушок, мишей, рослин, грибів та ряду інших організмів.

Головний годинник у мозку координує всі біологічні годинники в живій істоті, синхронізуючи їх. У хребетних тварин, включаючи людей, головний годинник – це група приблизно з 20 000 нервових клітин (нейронів), які утворюють структуру, що має назву *супрахіазматичне ядро*, або SCN гіпоталамуса. Гіпоталамус є основною гормональною структурою головного мозку, що контролює температуру тіла, активність травлення, цикли сну, циркадний ритм, настрої, настороженість, статевий потяг, спрагу, голод, рівень і вивільнення інших гормонів, імунну функцію.

SCN підтримує автономний сигнал, який працює на приблизному 24-годинному циклі. Навіть за межами тіла, нейрони SCN продовжуватимуть циркадний цикл.

Так, наприклад, сонячне світло впливає на наші циркадні ритми таким чином, що коли кількість світла в кінці дня зменшується, зорова система посилає сигнали до SCN, після чого SCN надсилає сигнали до *enifizu*¹⁷¹ про збільшення вироблення гормону мелатоніну. Таке збільшення гормонів сприяє зниженню активності та змушує вас почувати себе все більше сонливими.

Механізм біологічного годинника на сьогодні остаточно не розкрито. Разом з тим існує дві гіпотези щодо природи цього явища.

Гіпотеза ендогенного (внутрішнього) вимірювання часу: “годинник” – це деякий внутрішній пристрій або механізм, що забезпечує вимірювання часу без будь-яких сигналів із зовні.

Гіпотеза синхронізації “із зовні”: тобто внутрішній годинник контролюється (регулюється) зовнішніми сигналами, що надходять із середовища.

Однак, незважаючи на різні підходи щодо механізму біологічного годинника, екологічна або селективна перевага такого годинника є очевидною. Саме такий годинник дозволяє організму передбачити добові, сезонні та інші періоди коливання температури, освітленості та інших факторів.

Основним проявом механізму біологічного годинника є так званий *циркадний* ритм: (“circa” – «коло», “dies” – «доба»), здатність вимірювати час і повторювати фізіологічні функції приблизно з 24-годинним інтервалом, навіть в умовах темряви.

¹⁷¹ Нейроендокринний орган, складова частина фотонейроендокринної системи, активність якого залежить від освітлення навколишнього середовища.

Циркадні ритми реагують насамперед на світло і темряву і впливають на більшість живих істот, включаючи тварин, рослини та мікроорганізми. Одним із прикладів світлового циркадного ритму є нічний сон.

Існують інші ритми, пов'язані з періодичністю, це, зокрема, місяцеві ритми, що пов'язані з Місяцем та інші.

10.5. Основні типи поведінки. Мімікрія

Поведінка включає всі способи взаємодії організмів з іншими представниками свого виду, з організмами інших видів та з навколишнім середовищем.

Поведінку також можна визначити більш вузько як зміну активності організму у відповідь на подразник, зовнішню або внутрішню ознаку або поєднання сигналів.

Поведінка в широкому розумінні слова – це деякі дії організму, що допомагають пристосуватися і вижити в певних умовах середовища.

Поведінкова біологія поєднує у собі суміжні, але різні дисципліни *етології* та порівняльної *психології* і вивчає біологічні та еволюційні основи поведінки.

Етологія – це галузь біології що вивчає поведінку різноманітних організмів у їх природному середовищі.

Порівняльна *психологія* – це галузь психологічних досліджень, яка вивчає та порівнює психологічні особливості видів тварин в лабораторних умовах.

Поведінкова біологія ґрунтується на ряді суміжних областей біології, включаючи генетику, анатомію, фізіологію, еволюційну біологію і, звичайно, нейробіологію – науку, яка досліджує нервові ланцюги, що лежать в основі поведінки тварин.

Одним із засновників галузі етології є Н. Тінберген (N. Tinbergen) – нідерландський орнітолог, який вивчав поведінку птахів. Вчений запропонував чотири підходи до вивчення поведінки тварин: причинний зв'язок, розвиток, функціонування та філогенез¹⁷².

1. Причинний зв'язок (на прикладі, співу діамантника зебрового – зяблика, звичайного співочого птаха, що є найпоширенішим видом у Центральній Австралії та Індонезії): спів викликається такими ознаками як близькість потенційного партнера та відповідний гормональний стан.

2. Розвиток: молоді самці зябликів спочатку слухають пісні найближчих самців свого виду, особливо своїх батьків, після чого починають створювати власні пісні, які залишаються незмінними на все життя.

3. Функціонування: спів допомагає самцям залучати партнерів, збільшуючи шанси на їх розмноження та є частиною ритуалу залицяння.

4. Філогенез: майже всі види птахів можуть видавати голосові звуки, але лише окремі є співочими птахами, у тому числі діамантник зебровий.

Поведінка дозволяє організму увійти в якість складової частини в організовані групи і угруповання.

Певна поведінка існує також у рослин. Орієнтація рослини відносно поверхні Землі відома як *тропізм* – направлений ростовий рух (згин) органів і частин рослин, викликаний одностороннім впливом різних факторів середовища (світло, гравітація, магнітне поле Землі, хімічні речовини тощо.). Такий ростовий рух або згин є наслідком більш швидкого росту клітин на одній стороні стебла, кореня або листка. При цьому у опуклій частині згину відмічено зростання вмісту природних фітогормонів – ауксинів.

Розрізняють тропізм *позитивний*, коли рух направлений в сторону подразника, і тропізм *негативний*, коли рух направлений в протилежну від подразника сторону.

Прикладами тропізмів є: *геліотропізм* – орієнтація органів рослин відносно напрямку сили земного тяжіння; *фототропізм* – орієнтація органів під дією світла; *хемотропізм* – реакція організмів на дію хімічних речовин; *термотаксис* – на дію температури та інше.

¹⁷² <https://www.khanacademy.org/science/ap-biology/ecology-ap/>

Внаслідок явища тропізму рослини краще використовують у першу чергу сонячну радіацію, а також поживні речовини і воду та уникають несприятливого впливу чинників середовища.

Таксиси – це рухливі реакції у відповідь на односторонню стимулювальну дію подразника. Таксиси характерні організмам що вільно пересуваються: бактеріям, водоростям, тваринам, спорам, гаметам і так далі. Розрізняють як *позитивні*, так і *негативні* таксиси.

Наприклад, *реотаксис* – природжена властивість річкових тварин завжди рухатись проти течії (“rheo” – «течія», “taxis” – «напрямок руху»); *тигмотаксис* – властивість річкових тварин триматись біля поверхні води (“thigmo” – «дотик», «контакт»).

Рефлекси – реакція організму на подразнення рецепторів. Ця реакція здійснюється за участю центральної нервової системи.

Розрізняють рефлекси *безумовні*, тобто природжені, та *умовні* – виробляються або набуваються протягом життя особини.

Такі реакції можуть виникати в різних органах – м'язах, залозах, кровоносних судинах та інше у вигляді посилення або послаблення їх діяльності.

Функціональне значення рефлексів полягає в здатності організму швидко та цілеспрямовано реагувати на різні зміни в середовищі. Так рефlekсами регулюється виділення слини, шлункового та підшлункового соків при перетравленні їжі, змінюється інтенсивність кровообігу та дихання, регулюється тонус м'язів і забезпечується нормальний хід рухових актів.

Інстинкти – це сукупність природжених складових актів поведінки, що властиві організмам певного виду і виникають як реакція на зовнішні та внутрішні подразники. Це певна послідовність дій організму, наприклад, при побудові гнізда, збиранні їжі, догляді за потомством, спарюванні та інше.

Зокрема при спарюванні крім інстинкту комахи, наприклад, також користуються мовою запахів. Це спеціальні біологічно активні речовини – *феромони* (гр. “φέρω” – «нести» + “ορμόνη” – «спонукати, викликати»), що виділяються тваринами і є засобами сигналізації між особинами певної популяції (сім'ї).

Розрізняють статеві феромони, феромони страху тощо. Наприклад, чутливість комах до статевих феромонів досить висока: для збудження самця достатньо 10^{-18} г феромону в 1 см^3 розчинника, або 2 500 молекул в 1 см^3 . Для порівняння порогові концентрації пахучих речовин для сприйняття людиною становлять $4 \cdot 10^{-7}$ – $5 \cdot 10^{-9}$.

Навчання, або процес набуття певних навичок є двостороннім процесом: діяльність учня та діяльність вчителя. Діяльність вчених залежить від рівня їх інтелекту.

Інтелект, або здатність до мислення, особливо на вищих теоретичних рівнях.

Мімікрія (англ. “mimicry” – «уподобання») – це захисне пристосування, поверхнева схожість одних тварин чи рослин (або їх органів) до інших, які не пов'язані між собою таксономічно або подібність до предметів навколишнього середовища.

Такі захисні пристосування організмів виникли в процесі еволюції під контролем природного добору. Накопичення дрібних вдалих мутацій у видів сприяло їх виживанню та успішній боротьбі за існування. У тварин це захисне пристосування істівних незахищених видів, зокрема у комах.

Така схожість надає перевагу, наприклад, захист від хижацтва – одному або обом організмам, за допомогою яких організми обманюють живого “агента” природного відбору. Такий “агент” селекції (наприклад, хижак, симбіонт або хазяїн паразита, залежно від типу мімікрії) безпосередньо взаємодіє з подібними організмами і обманює їх подібність.

Такий тип природного відбору відрізняє *мімікрію* від інших типів схожої подібності, що виникає в результаті дії інших сил природного відбору (наприклад, температури, харчових звичок) на неспоріднені організми.

Серед таких захисних пристосувань у тварин, наприклад, розрізняють:

- *маскування* – поєднання *криптичного* (прихованого) забарвлення тіла та подібність форми тіла з певними об'єктами середовища.

Так, деякі комахи, а саме богомоли або їх личинки, нагадують квіти; рослиноїдні клопи – плоди рослин; метелики та гусінь – відповідно сухе або пожовкле листя, гілки або сучки, на яких вони сидять. Для таких тварин властива також відповідна поведінка: в момент небезпеки або в стані спокою вони, або сидять абсолютно нерухомо в позі, що імітує подібність тварини з імітувальним нею предметом, або навпаки, імітують рух даного предмету і так далі;

- *міметизм* – це уподібнення одних тварин іншим. Таке порівняння може бути у формі уподібнення незахищеної тварини тварині, яка якимось чином є захищеною від ворогів і, як правило, має досить яскраве забарвлення. Тож окремі метелики є схожими на жуків, що містять отруту, деякі неотруйні змії здатні копіювати яскраво забарвлених отруйних та інше.

З часу відкриття мімікрії у метеликів у середині 19 століття було встановлено, що дуже багато рослин і тварин є *міметичними*.

Як зазначалось вище у багатьох випадках *міметичні* організми належать до одного класу, порядку чи навіть сімейства, але відомі численні випадки, коли рослини імітують тварин і навпаки.

Найвідоміші приклади мімікрії стосуються подібності зовнішнього вигляду, хоча відомі випадки, коли схожість включає звук, запах, поведінку і навіть біохімію. Також має місце поєднання захисного забарвлення декількох видів, що підвищує їх здатність до збереження.

У рослин мімікрія стосується не всього організму, а частіше окремих органів, які служать як для приваблювання корисних тварин, так і відлякування шкідливих. Так, у багатьох видів комахоїдних рослин ловчі апарати мають яскраве забарвлення, що нагадує квітку, а їх краї виділяють духмяну рідину – “нектар”, чим і приваблюються комахи. Це є прикладом ароматичної мімікрії.

Відомі рослини, квіти яких мають трупний запах, запах сечі та екскрементів, чим і приваблюють окремих мух. Такі рослини як коріандр, мають запах клопів, болиголов – мишей, чим і відлякують травоїдних тварин. Відома мімікрія також і серед нижчих тварин та грибів.

10.6. Поняття про фітоіндикацію

При оцінці забруднювачів навколишнього середовища виникає проблема не лише визначення забруднювачів у ґрунті або воді на місці, а також впливу забруднювачів на живу речовину для прогнозування шкідливого біологічного ефекту. Рослини вважаються відповідними об'єктами для цієї мети.

Рослини, що виявляють специфічну поведінку при поглинанні хімічних елементів та сполук, як правило, класифікуються як ті, що виявляють *кумулятивні* властивості (накопичувачі або рослини-гіперакумулятори), *індикатори* або рослин-ексcludери, коренева система яких відіграє бар'єрну роль, обмежуючи надходження забруднювачів до надземних органів.

Найкращий показник – це рослина, яка демонструє лінійну кореляцію між рівнем забруднювальних речовин у навколишньому середовищі та вмістом певного елемента в організмі рослини або в його індикативному органі. Види фітоіндикаторів – це рослини, які слугують мірою екологічних умов, що існують у даній місцевості.

Кожний вид рослин зростає в окреслених екологічних умовах. Отже, рослини повинні носити на собі певний відбиток цих умов, ознаки, за якими можна оцінити і середовище зростання даного виду рослин.

Тому *фітоіндикацію* можна визначити як напрям в екології, який дозволяє оцінити екологічні режими середовища на основі певних ознак видів чи їх угруповань.

Фітоіндикація рослин як їх реакція на середовище використовується у практиці.

Так, є рослини-індикатори кислих ґрунтів (*ацидофіли*): мох сфагнум (*Sphagnum*), зелені мохи, багно болотне (*Ledum palustre* L.), хвощ польовий (*Equisetum arvense* L.), щучник дернистий (*Deschampsia cespitosa*), квасениця звичайна (*Oxalis acetosella* L.), верес звичайний (*Calluna vulgaris* (L.) Hill.), брусниця (*Vaccinium vitis-idaea* L.), чорниця звичайна (*Vaccinium myrtillus* L.) та інші.

Рослини-індикатори лужних ґрунтів (*базіфіли*) – це сон-трава (*Anemone patens*), анемона дібровна (*Echinops ritro*), головатень звичайний (*Echinops ritro*), волошка руська (*Centaurea ruthenica*), квасениця звичайна (*Oxalis acetosella* L.), берізка польова (*Convolvulus arvensis*) та інші.

Рослини-індикатори засолених ґрунтів (*галофіти*): солонець європейський (*Salicornia europaea* L.), сарсазан шишкуватий (*Halocnemum strobilaceum* (PALL.) M.ВІЕВ.), содник сланкий (*Suaeda prostrata*), галіміона бородавчаста (*Halimione verrucifera*) та інші.

Айстра степова (*Aster amellus*), головатень звичайний, (*Echinops ritro*), волошка руська (*Centaurea ruthenica*) відомі як *кальцієфіли*.

Є рослини, які реагують на метали – *металофіти*: астрагали (*Astragalus* – рід однорічних і багаторічних трав'янистих рослин родини бобових) – індикатори кобальту; полині (*Artemisia*) – вольфраму; пальчатка кров'яна (*Digitaria sanguinalis* (L.) Scop.) – селену; види вівсяниці (*Festuca*) – свинцю; багато видів злаків та мохів – міді та кобальту; деякі види фіалки (*Viola*) та талабанів (*Thlaspi*) є концентраторами цинку.

Є види рослин, здатних накопичувати радіонукліди у своїй біомасі, з іншого боку, існують види, які мають ефективні механізми, що блокують перенесення радіонуклідів із навколишнього середовища у свою фітомасу.

Кальцієфільні рослини, насамперед бобові, такі як люпин, люцерна, конюшина, вика, горох формуючи свої органи разом з кальцієм нагромаджують стронцій, у тому числі і радіоактивний ^{90}Sr .

Аналогічно *калієфільні* рослини, такі кукурудза та інші разом із калієм у великих кількостях нагромаджують його хімічні аналоги з першої групи періодичної системи, у тому числі і ^{137}Cs .

Встановлено, що на радіоактивне забруднення реагує пальчатка кров'яна (*Digitaria sanguinalis* (L.) Scop.).

11. ГОМЕОСТАТИЧНІ РЕАКЦІЇ ОРГАНІЗМІВ

11.1. Реакції організму та негативний зворотний зв'язок. Вимоги до системи із зворотним зв'язком. 11.2. Швидкість реакції. 11.3. Регулятори та конформісти. 11.4. Терморегуляція та витрати енергії. 11.5. Терморегуляція в умовах жаркого клімату. 11.6. Аклімація. Аклімаційні реакції. 11.7. Запасання їжі та зміни середовища. 11.8. Міграції та період спокою. 11.9. Гомеостаз та функціонування екосистеми.

11.1. Реакції організму та негативний зворотний зв'язок. Вимоги до системи із зворотним зв'язком

Негативний зворотний зв'язок – це такий тип регуляції в біологічних системах, при якому кінцевий наслідок процесу, у свою чергу, зменшує стимул того ж самого процесу.

Зворотний зв'язок, як правило, є регуляторним механізмом, який присутній у багатьох біологічних реакціях. Дозволяючи “вимикати” і “вмикаючи” певні механізми або “шляхи”, організм може контролювати різні аспекти свого внутрішнього середовища.

Тому живі істоти здатні не тільки пристосовуватися протягом тривалого часу до середовища, а також швидко реагувати на раптові зміни в оточенні. Хамелеон, наприклад, за декілька секунд здатний змінити колір шкіри на колір субстрату, на якому він сидить.

Інший приклад прояву негативного зворотного зв'язку стосується регулювання температури у ендотермних організмів, тобто тих, що регулюють температуру тіла (ссавці та птахи) за рахунок внутрішньої терморегуляції. Коли температура підвищується, ферменти та “шляхи” в організмі “вимикаються” і контролюють різні способи поведінки, такі як пітливість, задишка або пошук тіні. В результаті температура їх тіла починає знижуватися і при досягненні оптимальної температури, “шлях” “вимикається”.

Інші “шляхи” “вимикаються” при надто холодних температурах, і вони також “вимикаються”, коли тіло досягає оптимальної температури. “Шляхами” в даному випадку можуть бути, наприклад, тремтіння, пошук притулку або “спалювання” жирів. Всі ці дії нагрівають тіло і “вимикаються” кінцевим продуктом їх реакцій, тобто теплом.

Температура тіла, як відомо, впливає на життєдіяльність організму. Як правило, із підвищенням температури тіла також підвищується активність ферментів: при підвищенні температури на кожні 10 °C активність ферментів подвоюється, звичайно до певного значення. Адже при надто високих значеннях температури (≈ 50 °C для ссавців) білки та ферменти починають денатурувати і втрачають здатність функціонувати. При цьому активність ферментів відповідно знижуватиметься вдвічі на кожні 10 °C зміни температури до температури замерзання. Хоча існують і винятки: деякі види риб витримують замерзання води і повертаються до нормального існування після танення льоду.

Цикли зворотного зв'язку є важливими, оскільки вони дозволяють організмам підтримувати *гомеостаз* – механізм, який дозволяє організмам підтримувати внутрішнє середовище відносно постійним, тобто не надто гарячим, або надто холодним, не надто голодним або втомленим.

Рівень енергії, необхідний організму для підтримання гомеостазу, залежить від типу організму, а також середовища, в якому він мешкає.

Наприклад, холоднокровна риба підтримує температуру на рівні температури води навколо неї. Контролювати внутрішню температуру у даному випадку немає потреби. Водночас, теплокровний кит у тому ж середовищі повинен постійно підтримувати температуру тіла вищою, ніж температура води, і тому він буде витрачати більше енергії на регулювання температури.

Тому ектотермні організми для контролю внутрішньої температури тіла (плазуни, земноводні та риби) використовують температуру навколишнього середовища, тоді як ендотермні підтримують свою внутрішню температуру за рахунок гомеостазу¹⁷³.

¹⁷³ Регулюють температуру тіла за рахунок внутрішньої терморегуляції.

Саме тому ендотермні здатні підтримувати свій метаболізм на більш-менш постійному рівні, тоді як ектотермні – ні. Це означає, що рухи, реакції та внутрішні процеси останніх залежать від тепла, що надходить ззовні.

З іншої сторони ектотермним потрібно менше енергії у вигляді їжі, оскільки вони використовують енергію не “постійно”.

Наприклад, нормальна температура тіла людини становить приблизно 36,5-37,0 ° C. Коли температура тіла піднімається вище цього значення, в організмі “вмикається” два механізми або “шляхи”: потовиділення та розширення судин. В результаті поверхня тіла охолоджується як через випаровування вологи, так і через конвективне охолодження кровеносних судин (більша частина поверхні крові піддається впливу більш прохолодного зовнішнього середовища). В результаті нормальна температура тіла відновлюється.

Якщо дія цих механізмів охолодження продовжуватиметься, тіло стане холодним, що у свою чергу “вмикає” інші механізми або “шляхи”: з’являються озноб або тремтіння, що збільшує вироблення тепла м’язами, “гусяча шкіра” або “мурашки”, звуження судин, надниркові залози виділяють гормони для підвищення швидкості метаболізму, а отже, і вироблення тепла.

У інших ссавців такі “мурашки” дещо піднімають волосся або шерсть, дозволяючи утримувати більше тепла, тоді як у людини вони підтягують навколишню шкіру, дещо зменшуючи площу поверхні, з якої втрачається тепло.

В результаті нормальна температура тіла знову відновлюється.

Іншим прикладом негативних зворотних зв’язків є перебування деякий час на сонці, після чого шкіра набуде відтінку для захисту від шкідливої дії ультрафіолетового сонячного випромінювання.

Прикладом також можуть бути такі морфологічні зміни, як збільшення густоти шерсті перед настанням зими; збільшення числа еритроцитів на значних висотах та інше.

З наведених прикладів можна зробити такі висновки:

- . одні з наведених реакцій можуть відбуватися *миттєво*, а інші, пов’язані з зміною фізіологічних механізмів, вимагають деякого часу;
- . реакції, що зачіпають структуру та функції організму, як правило, є зворотними, інакше вони не змогли б адекватно реагувати на зміни середовища, які можуть бути направлені як в одну, так і в протилежну сторону.

В чому ж проявляється реакція організму на негативний зворотний зв’язок?

Як згадувалось вище раптова дія тепла викликає потовиділення, яке підвищує витрату тепла через шкіру шляхом випаровування, чим і забезпечується нормальна температура тіла.

Організми також можуть змінювати ситуацію для збереження внутрішньої узгодженості і підтримання їх функцій на оптимальному рівні. Прикладом може бути поведінка птахів, які відлітають у теплі краї від холодів.

Для підтримання внутрішньої узгодженості організму та його функцій на оптимальних рівнях більшість реакцій регулюється за прикладом термостата: при досягненні певної температури терморегулятор “вмикає” подачу тепла і температура знижується, а після деякого зниження терморегулятор знову “вмикається”.

В цьому і полягає принцип негативного зворотного зв’язку. Тобто, якщо під впливом зовнішніх умов система відхиляється від нормального стану, в дію вступають внутрішні механізми “шляхи”, які і повертають дану систему до нормального стану. Такі внутрішні механізми повинні відповідати певним вимогам.

По перше, така реакція повинна мати відповідну величину, тобто бути *достатньою*, для виправлення ситуації, але не *надмірною*.

По друге, така реакція повинна виникнути в *зумовлений* час.

По-третє, реакція повинна відбуватись з відповідною швидкістю, про що йтиметься нижче.

11.2. Швидкість реакції

Виявляти зміни навколишнього середовища (подразники) і швидко на них реагувати організмам (тваринам) дозволяє нервова система. Саме нервові клітини дозволяють різним частинам тіла швидко зв'язуватися між собою, передаючи сигнали – нервові імпульси. Одні частини тіла виявляють зміни навколишнього середовища – *рецептори*, інші відповідають на такі зміни – *ефектори*.

Характер реакції організму (або точніше її швидкість) значною мірою зумовлюється швидкістю змін у середовищі. Якщо середовище змінюється повільно, і якщо ці зміни можна передбачити (що здебільшого і буває в наших широтах), механізми швидкої реакції організмам взагалі не потрібні.

Найшвидшими вважаються реакції поведінки. Наприклад, людина може сховатись в затінку значно швидше, ніж її шкіра стане темнішою внаслідок дії ультрафіолетового випромінювання – це *швидка* реакція.

Раптова зміна температури – і як результат тремтіння або інтенсивне потовиділення – це теж відносно *швидка* реакція. Водночас відростання шерсті або линька у ссавців – це більш повільна реакція: більш пухкий хутряний покрив взимку забезпечує належне збереження тепла, а порівняно легкий влітку допомагає утримувати температуру тіла від підвищення до шкідливого рівня.

Постійні зміни середовища можуть викликати цілий ряд послідовних реакцій. Наприклад, коли людина (або тварина) піднімається вгору, її фізіологічні механізми реагують на розріджене повітря, що викликає збільшення частоти дихання, збільшення частоти серцевих скорочень та зниження активності.

Приблизно після однотижневого перебування в горах кількість еритроцитів (червоні кров'яні тільця крові, що містять *гемоглобін* – дихальний пігмент крові) зростає, киснева ємність крові збільшується, і людина повертається до нормальної життєдіяльності. Це може бути прикладом помірно швидкої реакції.

11.3. Регулятори та конформісти

Реакція організмів на середовище може відбуватись двома шляхами. Перший шлях полягає у тому, що організми змінюють свою фізіологію і структуру таким чином, щоб оптимальні умови для їх активності були якомога ближчими до умов зовнішнього оточення.

Як уже згадувалось вище, температура тіла жаб та інших земноводних дуже близька до температури середовища. При дуже високих чи навпаки, дуже низьких температурах життєдіяльність їх або обмежена, або взагалі призупинена. Це організми – *конформісти* (лат. “conformis” – «подібний», «відповідний», «схожий»). Для таких організмів гомеостаз менш характерний, температура їх тіла змінюється відповідно до температури навколишнього середовища, осмотична концентрація рідин у організмі змінюється залежно від концентрації їх у середовищі, вони споживають порівняно меншу кількість енергії, займають порівняно невелику кількість екологічних ніш, є менш активними.

Наприклад, температура тіла змії або ящірки та їх поведінкові реакції будуть змінюватися залежно від температури навколишнього середовища. Їх активність та температура тіла знижуватиметься при зниженні температура навколишнього середовища.

Способом підтримання оптимальної температури тіла для конформістів, є або використання сонячного тепла (тварини гріються на сонці), або поглинання теплової енергії безпосередньо з середовища навколо них.

Деякі пустельні ящірки зариваються під поверхню піску, щоб охолодитись або прогрітись залежно від часу доби. Павуки-краби здатні до регуляції осмотичного тиску, оскільки вони можуть втрачати або отримувати воду відповідно до умов середовища.

Інший шлях – коли організми підтримують свою внутрішню структуру і фізіологію на більш-менш постійному рівні. Це організми – *регулятори*.

Для таких організмів характерним є більш-менш постійне внутрішнє середовище або

гомеостаз, вони підтримують температуру тіла на сталому рівні, рідини в організмі мають фіксовану осмотичну концентрацію, такі організми використовують порівняно велику кількість енергії, вони можуть займати більш широкий спектр екологічних ніш та є більш активні.

Так, наприклад, людина підтримує температуру тіла на рівні приблизно 36,6 °С, хоча температура середовища коливається від - 50 до + 50 °С – одягаючись, або навпаки роздягаючись, змінюючи активність і таке інше.

При цьому біохімічні реакції в тілі людини протікають в досить широкому діапазоні температур навколишнього середовища (рис. 33).

Організми регулятори здатні протистояти змінам зовнішнього середовища, оскільки вони можуть контролювати своє внутрішнє середовище. Це дозволяє регуляторам розширити їх можливі екологічні ніші, які вони можуть заселити.

Однак таке регулювання вимагає витрат енергії, тому регулятори, як правило, мають високі показники метаболізму, а оптимальна температура організму забезпечує функціонування ферментів. Це також важливо для дифузії речовин, оскільки швидкість дифузії вища при більш високих температурах.

Центром моніторингу температури тіла є *гіпоталамус* – частина проміжного мозку, що виділяє гормони і регулює, у тому числі, такі функції організму як терморегуляцію, оскільки є чутливим до нервових імпульсів, що надходять від рецепторів шкіри. Саме з цієї частини мозку нервові імпульси надходять до *ефекторів* (виконавчий орган або орган-мішень впливу), які “вмикають” потові залози, судини та м’язи і температура тіла змінюється.

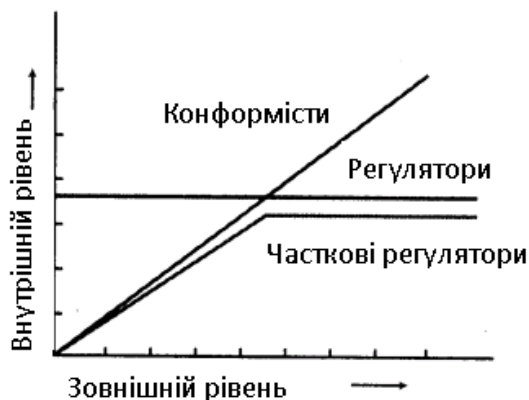


Рис. 33. Схематичне зображення реакції організмів (внутрішній рівень) на зміну зовнішніх умов (зовнішній рівень). Конформісти також можуть регулювати своє внутрішнє середовище, але лише при коливанні зовнішніх умов в помірних межах. При більш широких відхиленнях від середніх значень вони залишаються конформістами.

Ідеальних конформістів, так само як і ідеальних регуляторів у природі не існує. Тому цей поділ можна вважати дещо умовним.

Так, навіть теплокровні організми – регулятори деякою мірою є конформістами: в холодну погоду в людини мерзнуть руки, ноги, вуха, ніс, тобто ті частини тіла, які більше інших піддаються дії холоду.

11.4. Терморегуляція та витрати енергії

З фізичної точки зору поняття енергії, як величини, що характеризує взаємодію всіх видів матерії пов’язане із здатністю тіла або системи виконувати роботу.

У фізиці енергія у Міжнародній системі одиниць (СІ) вимірюється в джоулях: 1 Дж = 1 Н·м. Позасистемною одиницею вимірювання енергії є калорія, що дорівнює енергії, необхідній для нагрівання 1 г води на 1 °С.

Саме калорія традиційно використовується для опису тепла (теплової енергії) та енергетичної цінності їжі. Співвідношення між цими одиницями таке: 1 кал дорівнює 4187 Дж.

Терморегуляція – це здатність організму підтримувати температуру тіла в певних межах, навіть коли температура навколишнього середовища сильно відрізняється від температури тіла.

Отже, організм здатний регулювати свою активність або підтримувати її в достатній мірі. Але виникає питання: скільки коштує організму підтримання відмінностей між внутрішнім та зовнішнім середовищем?

Виявляється, що в ряді випадків регуляцію можна визнати доцільною, а в ряді випадків – ні.

Оскільки швидкість метаболізму, як відомо, залежить як від розміру тіла, так і від температури, можна оцінити величину ряду екологічних процесів на основі температури та розмірів організмів, які впливають на них.

На гомеостатичні реакції організми витрачає енергію. Зокрема у теплокровних (гомойотермних) величина цієї енергії є пропорційною площі поверхні тіла, через яку відбувається обмін із зовнішнім середовищем, а також величині градієнта між внутрішнім та зовнішнім середовищем (градієнт в біології – це поступові, просторово орієнтовані кількісні відміни показників властивостей організму або його частин).

Тому при терморегуляції та витратах енергії мають місце особливості, які пов'язані з тим, що великі організми здебільшого регулюють своє внутрішнє середовище за рахунок малої площі поверхні, що стикається з середовищем по відношенню до об'єму тіла.

В даному випадку доцільно пригадати *правило Бергмана*: чим більші тварини тим менше відношення поверхні тіла до об'єму, і тим менші втрати тепла через тепловіддачу, завдяки чому знижується небезпека переохолодження.

Лисиці, олені та інші тварини, що мешкають в областях з холодним кліматом часто є великими. З іншого боку, швидкість тепловіддачі при цьому буде різною. Так, якщо ссавці та птахи мають температуру тіла 35-45 °С, а температура середовища 20 °С, то буде спостерігатись вища швидкість тепловіддачі (різниця температур при цьому становить біля 20 °С (40 – 20)). При температурі середовища 30 °С – різниця температур становить 10 °С (40 – 30) і спостерігатиметься відповідно нижча швидкість тепловіддачі від тіла до середовища.

Тепло, що виділяється теплокровними організмами, поповнюється в результаті метаболічних процесів, інтенсивність яких є пропорційною величині різниці між температурою тіла та середовища. Хоча обмін речовин – це не єдине джерело тепла для терморегуляції. Як згадувалось раніше багато холоднокровних (пойкілотермних) видів (ящірка) використовують енергію Сонця, нагрітого каміння і таке інше.

При сильних холодах організм може регулювати температуру тіла лише протягом короткого проміжку часу, що обумовлюється фізіологічною здатністю виробляти тепло. Якщо температура середовища буде низькою протягом тривалого часу, то витрата енергії на терморегуляцію перевищує надходження її від їжі, тепловіддачі буде недостатньо і організм просто загине.

Організми, що мешкають в арктичних широтах, мають різні пристосування для економії енергії та підтримання температури тіла.

Наприклад, лапи птахів не ізольовані від середовища пір'ям, температура їх значно нижча інших частин тіла. Зокрема, це досягається за рахунок так званого *теплообмінника* – артерії з теплою кров'ю проходять паралельно венам з холодною, віддаючи тепло венозній крові, що повертається назад в організм.

Ссавці, які взимку впадають в сплячку знижують температуру тіла так, що вона лише трохи вище точки замерзання, тим самим зменшуючи тепловіддачу. Разом з тим вони все ж повинні запасати досить багато жиру, щоб пережити холодну пору року.

11.5. Терморегуляція в умовах жаркого клімату

Тепловий стрес, точніше *дистрес* (неспецифічна реакція організму на дію температури, на відміну від *стресу* є шкідливим для організму) – один з найважливіших факторів, що загрожує виживанню організму.

У теплокровних тварин температура тіла підтримується біля верхньої летальної границі, і в прохолодних умовах надлишок тепла розсіюється в середовище. Коли ж температура середовища є вищою температури тіла, тепло розсіюється з водою, що випаровується. Разом з тим, організми посушливих місць не можуть дозволити собі такі значні втрати вологи.

Організми в умовах жаркого клімату не в змозі пасивно розсіювати тепло, що утворюється в результаті процесів метаболізму. Натомість вони повинні охолоджуватись за рахунок *випаровування* – процесу, який є енергетично вартісним і сприяє надмірним втратам води.

Терморегуляція та водний баланс досить тісно пов'язані між собою. Тому мешканці посушливих місць мають ряд пристосувань (поведінка, морфологічні та фізіологічні особливості), які дозволяють ефективно та економно їх використовувати для розсіювання тепла.

Так, організми переважно з'являються на поверхні ґрунту тільки в нічний час, коли температура ґрунту знижується. Повернення організмів в прохолодні нори з поверхні має місце переважно в денні години, коли температура тіла підвищиться до небезпечного рівня (ховрахи та інші).

Регулювання температури тіла також пов'язано з мінімальною витратою води з виділеннями (птахи, які живляться комахами, з яких і добувають воду).

Наземні тварини часто втрачають воду за рахунок випаровування її у повітря зі шкіри, рота та носа. Оскільки випаровування відводить тепло, такий процес є механізмом охолодження. Наприклад, багато ссавців можуть активувати такі механізми, як потовиділення та задишка, щоб збільшити випаровування у відповідь на високу температуру тіла.

Під час потовиділення залози шкіри виділяють воду, потіють лише ссавці. Задихаючись, тварина дихає швидко і поверхнево з відкритим ротом, щоб посилити випаровування з поверхонь рота. І ссавці, і птахи задихаються або, принаймні, використовують схожі дихальні стратегії для охолодження.

Так, наприклад, у собак, на відміну від людей, немає потових залоз на тілі (крім подушечок лап) і вони не можуть охолоджуватися шляхом випаровування вологи з поверхні тіла. Основний спосіб їх охолодження – задишка. Собака відкриває рот і робить частішим дихання, роблячи його більш поверхневим, що сприяє кращому випаровуванню рідини при видиху з поверхні слизових оболонок рота і з повітря, що видихається. Така швидка вентиляція легень при високих температурах дозволяє їм досить добре відвести вуглекислий газ та економно витратити вологу.

Тому, випаровування тепла з поверхні ротової порожнини та дихальних шляхів при відсутності потових залоз є ефективним механізмом регулювання температури тіла у птахів.

Птахи розміщують гнізда в захищених від літнього сонця та різких коливань температури місцях, орієнтуючи їх з урахуванням напрямку суховіїв та інше.

11.6. Аклімація. Аклімаційні реакції

Аклімація – це пристосування організму до штучно створених умов (наприклад, в ході досліду або в умовах фітотронів). Існує також поняття *акліматизації* – пристосування організмів до нових умов, в які вони потрапляють природним шляхом, або переносяться навмисно чи випадково людиною. Хоча на практиці *аклімація* – те саме, що й *акліматизація* – морфологічна *модифікація* у відповідь на тривалі зміни середовища.

Модифікація – це зміна властивостей і ознак організму, що не передаються спадково.

Наприклад, в холодні зимові місяці пір'я птахів стає густим, а його теплоізоляційні властивості вищі, ніж влітку. Крім того при цьому може мати місце також зміна забарвлення пір'я, наприклад, перепел змінює колір з легко-коричневого на білий. Така перебудова теплоізоляції дозволяє зберігати тепло взимку і розсіювати його влітку, чим і забезпечувати підтримання постійної температури тіла з мінімальними витратами.

Такі аклімації (модифікації) властиві не всім видам, а лише тим, що ведуть активний спосіб життя взимку. Так, посилення теплоізоляційних властивостей у видів, які взимку впадають в сплячку, не спостерігається.

Отже, аклімаційна реакція – це зворотні зміни структури у відповідь на повільні та тривалі зміни в середовищі.

Названі сезонні зміни покриву тіла у ссавців та птахів – це класична аклімаційна реакція. Пойкілотермні (або холоднокровні) тварини, а також рослини аклімуються до сезонних змін середовища шляхом переключення ферментних та інших біохімічних систем під різні температурні оптимуми.

У такий спосіб холоднокровні організми “підганяють” свої діапазони толерантності до умов середовища.

Ступінь здатності організмів до акліматизації визначається їх фенотиповою пластичністю або здатністю організму змінювати певні риси.

Рослини виявляють надзвичайну здатність регулювати свою форму та функції у відповідь на зміни різних компонентів навколишнього середовища. Ці модифікації або аклімації включають все, від загального росту чи старіння цілих пагонів і коренів до регуляції або зниження регуляції окремих білків або цілих метаболічних шляхів.

Такі аклімації включають біохімічні та молекулярні, фізіологічні, анатомічні та морфологічні перебудови в кореневій системі, в судинно-транспортній системі, в пагонах та на рівні листків, що максимізує функціонування або виживання рослини за даних умов.

11.7. Запасання їжі. Зміни середовища

Гомеостатичні реакції допомагають рослинам та тваринам функціонувати в умовах середовища, що постійно змінюються.

Але разом з тим, коли середовище або умови його стають напруженими чи нестерпними для живих організмів, на перший план виходить проблема забезпечення організмів їжею та водою.

Навіть незначні коливання в забезпеченні цими речовинами можуть мати катастрофічні наслідки. Саме тому багато організмів пристосовані до запасання як води, так і їжі.

Запасання жиру тваринами спостерігається як перед настанням холодів, так і перед посушливим періодом; окремі ссавці зберігають активність взимку, щоб не накопичувати жир, вони поповнюють запаси їжі і закладають на зберігання. Медоносні бджоли зберігають нектар, білки запасують горіхи восени.

Для більшості тварин одним із методів запасання їжі є зберігання її у вигляді жиру всередині тіла, а саме в жировій тканині. Оскільки багатьом тваринам доволі складно знайти постійне харчування, зберігання достатньої кількості поживних речовин та енергії всередині організму є важливим. Для тварин, які впадають в сплячку довгою зимою, коли їжі немає, запасання жиру восени – єдиний спосіб вижити.

Отже, люди, як і тварини накопичують свої запаси енергії у вигляді жирів. Порівняно невелика кількість енергії зберігається у вигляді глікогену¹⁷⁴, який присутній у м'язових клітинах та печінці, але цього вистачає лише на кілька годин, тоді як речовиною для тривалого зберігання енергії є жир.

У зелених рослинах їжа надходить лише через фотосинтез, для продукування якої потрібні лише вода та вуглекислий газ. Зберігання запасів їжі для рослин не є проблемою, адже вода завжди доступна у більших або менших кількостях. Разом з тим, листяні рослини, що ростуть у помірних і жарких регіонах, в несприятливих умовах

¹⁷⁴ Також відомий як «тваринний крохмаль».

скидають листя і перебувають у стані спокою, подібно до тварин, яким потрібно зберігати їжу, щоб підтримувати свій життєвий цикл, поки вони безлисті. Якби рослина не мала запасу поживних речовин у своєму тілі після скидання листя, навесні вона не змогла б створити нове молоде листя.

Рослини, в якості енергетичної речовини переважно запасують крохмаль.

Жир – це найбільш “легка” молекула, що зберігає енергію у порівнянні з крохмалем та білками: один грам жиру зберігає більше енергії, ніж один грам крохмалю або білка. Тому для організмів, які рухаються, саме жир а не крохмаль буде “легшим” і давати більше енергії.

Оскільки рослини не рухаються, вони використовують молекули “важкого” крохмалю, які є більш “стабільні” ніж молекули “легшого” жиру.

Тому для багатьох рослин крохмаль – це кращий варіант, особливо для тих, які цвітуть лише через рік. У такому випадку накопиченої ними енергії вистачає щонайменше два роки.

Деякі рослини цвітуть лише один раз у віці 2-15 років, а окремі – тільки раз у віці від 30 до 80 років¹⁷⁵. Такі рослини щороку накопичують трохи крохмалю, а потім використовують його відразу під час цвітіння. Жир так довго не зберігатиметься, оскільки під впливом кисню він пліснявітиме.

Листоподібні рослини створюють запаси влітку та восени, окремі з них в коріннях, що дає можливість відтворювати ріст навіть після пожежі або об’їдання листя тваринами (*Padus avium* – черемха звичайна).

Рослини місць, що зазнають частих пожеж, відкладають запасні поживні речовини в стійких до вогню розетках коренів, які після пожежі здатні відновлювати пагони і так далі.

У насінні та пилкових зернах рослин присутня олія. У багатьох рослинах квіти дають пилкове зерно з краплею олії замість крохмального зерна, що полегшує перенесення його вітром або комахами до іншої квітки для запилення.

Насіння кунжуту та арахісу також містить олію, а отже є легким і поширюється на значні відстані, у тому числі тваринами.

Багате на олію також насіння авокадо, але замість механізму накопичення енергії, олія у даній рослині служить для приваблювання тварин та поширення насіння.

Розповсюдження насіння на нові ділянки є способом послаблення конкуренції між рослинами за сонячне світло, мінеральні речовини, воду та простір.

Зазвичай крохмаль присутній у всьому тілі рослини, але коли рослини запасують багато крохмалю, майже весь він завжди знаходиться в їхньому корінні: коренеплоди редьки, буряка, моркви тощо наповнені крохмалем.

Зберігають крохмаль у потовщених коренях, наприклад, багато видів кактусів, тоді як вологу вони зберігають в надземних соковитих пагонах.

Оскільки корені рослини розміщені на деякій глибині у ґрунті, вони певною мірою захищені від тварин. Адже ґрунт є більш стабільним середовищем: влітку він менше прогрівається, взимку менше охолоджується та завжди містить деяку кількість вологи, що сприяє зберіганню крохмалю.

Водночас корені рослин, багаті на поживні речовини, часто можуть бути з’їдені тваринами, оскільки не мають, наприклад колючок, або рідко є отруйними.

11.8. Міграції та період спокою

В умовах, коли середовище стає надто стресовим, а добування їжі настільки ускладненим, що рослини і тварини не в змозі підтримувати нормальну активність, одні організми залишають своє місцепомешкання, а інші впадають в стан спокою або сплячку.

Міграції – це переміщення тварин у групі з одного місця в інше і в зворотньому напрямі.

¹⁷⁵ Наприклад, талліпотова пальма, що росте у вологих лісах Індії і Шрі-Ланці.

Тварини мігрують з різних причин, переважно для пошуків більше їжі або кращого клімату. Звичайно тварини мають певний час протягом року, коли вони мігрують.

Міграції широко поширені в природі, особливо серед птахів та деяких комах. Так в пошуках більш сприятливих умов птахи можуть щорічно долати значні відстані до 40-50 тис. кілометрів. Під час міграції тварини для визначення напрямку використовують свої органи чуття. Існують докази того, що міграційні шляхи генетично передаються від покоління до покоління.

Разом з тим, наприклад, більшість комах зимують в стані спокою у вигляді яєць або лялечок.

Ссавці, за винятком летючих мишей, не здатні до міграції на значні віддалі, але окремі види все ж переселяються. Такі переселення пов'язані здебільшого з недостатчею корму. Цими ж причинами викликано, наприклад, переселення північних оленів з тундри в ліси, оскільки лишайники та мохи в тундрі покриті снігом, а в лісах вони є більш доступними.

Морські тварини в пошуках місць нересту: лосось з океану мігрує у верхів'я рік, де і нереститься, прісноводні річкові вугрі (в Україні трапляються на Волині в Шацьких озерах) на нерест прямують до центральної частини Атлантичного океану, у Саргасове море.

Спорадичні або нерегулярні міграції також можуть бути пов'язані з недостатчею їжі: масове переселення сарани, яке викликане пошуками їжі та інше.

Коли умови середовища змінюються так сильно, що продовження нормальних життєвих функцій організмів є неможливим або загрожує швидкою загибеллю від голоду чи висихання як рослини, так і тварини, які не здатні до міграції, змушені впадати в стан фізіологічного спокою або сплячки.

У багатьох дрібних безхребетних і холонокровних хребетних до припинення активності безпосередньо призводять низькі температури.

Окремі ссавці впадають у сплячку через відсутність їжі, хоча фізіологічно вони ще здатні переносити умови даного середовища.

Основна причина опадання листя у рослин – нестача води. Так, дерева широколистяних лісів помірного і навіть арктичного поясів скидають листя восени для того, щоб уникнути висихання. Адже волога ґрунту, що замерзає, не є доступною для рослин, і наявність листя взимку могла б призвести до висихання дерева так же швидко, ніби воно зрубане.

При впаданні організмів в сплячку мають місце ряд фізіологічних пристосувань. Наприклад, у ссавців накопичується особливий жир з низькою точкою плавлення, який не твердіє при низьких температурах; змінюється хімічний склад крові, що зводить до мінімуму можливість закупорювання капілярів при уповільненні кровотоку; знижується частота серцевих скорочень; знижується температура тіла: з 30 °С до 6 °С; знижується інтенсивність метаболізму до 1-5 % від нормального.

Ведмідь, наприклад, може прожити до ста днів, не споживаючи їжі, води, не виділяючи сечі і без будь-якої активності.

Як зазначалось вище змії, які не можуть контролювати температуру свого тіла, збираються разом в клубки, щоб впасти у сплячку, і зимують протягом холодних місяців у глибоких ямах або норах з підстилкою з листя, а також у дуплах пнів. За умов холодної осені вони впадають в анабіоз у вересні, а при теплій погоді в жовтні. Для збереження тіла в теплі, змії за літо намагаються накопичити побільше підшкірного жиру. Коли дні стають довшими, і теплішими змії починають прокидатися.

Аналогічним чином зимують їжаки, які можуть перебувати у стані зимового сну (сплячки) до восьми місяців.

У комах спостерігається діпауза, під час якої: вода або стає хімічно зв'язаною, або кількість її зменшується до мінімуму з метою уникнення замерзання. Крім того, інтенсивність метаболічних процесів знижується майже до нуля. Комахи, що стійкі до засухи, під час літньої діпаузи або просто висихають, або формують водонепроникний зовнішній покрив, що перешкоджає висиханню.

Хоча в стані спокою організми переносять умови, що виходять далеко за межі

виносливості даного організму, все ж вони здатні відчувати зміни в навколишньому середовищі і реагувати на такі зміни відповідними реакціями.

Наприклад, коли температура тіла ссавців, що перебувають у стані сплячки знижується і наближається до точки замерзання, головний мозок стимулює генерацію тепла в спеціальній жировій тканині – це так званий “бурий жир”, що утворюється в організмі безпосередньо перед впаданням в сплячку.

11.9. Гомеостаз та функціонування екосистеми

У сучасному трактуванні *гомеостаз* – це відносна постійність внутрішнього середовища біосистем різного організаційного рівня у процесі їхнього функціонування за наявності зовнішніх і внутрішніх збурень¹⁷⁶.

Залежно від ефективності гомеостатичних механізмів, зміни навколишнього середовища можуть або значно впливати на властивості системи або майже не змінювати її.

У добре інтегрованих системах, таких як організми, підтримка гомеостазу є доволі простою, але для таких слабо координованих систем, як екосистеми забезпечення гомеостазу є значно складнішим завданням.

У фізіології існують певні показники, які відображають оптимальні умови функціонування організму. Контроль таких показників часто координується органами, які контролюють властивість системи та реалізують відповідь негативного зворотного зв'язку для протидії змінам, про що йшлося раніше.

В екосистемах, такий централізований контроль за функціонуванням системи відсутній. Тому екосистема не може активно управляти своїми властивостями для оптимального функціонування.

За рахунок яких негативних зворотних зв'язків забезпечуються оптимальні умови функціонування екосистем?

В екологічних системах негативні зворотні зв'язки діють більш дифузно, ніж у фізіології. Часто вони виникають із взаємодії між видами та особинами, а також між видами та особинами та їх оточенням. Такі негативні зворотні зв'язки що стабілізують властивості системи, часто називають *гомеостатичними* механізмами.

Отже, гомеостаз або саморегуляція екосистем забезпечується живими організмами, а особливості забезпечення гомеостазу залежать від рівнів організації живої матерії.

Загальним гомеостатичним механізмом, що контролює багато властивостей екосистеми, є взаємодія між консументами та ресурсом.

Класичним прикладом того, як динаміка між консументами та ресурсами може призвести до негативного зворотного зв'язку, який стабілізує екосистему, є взаємодія між хижаками та жертвою.

Хижак, наприклад, лисиця та її жертва гризуни взаємодіють таким чином, що початкове збільшення популяції жертви призводить до збільшення доступності ресурсів для їх хижаків. Споживання жертви призводить до збільшення популяції хижаків.

Зі збільшенням чисельності хижаків попит на здобич також зростає, а відповідно число особин жертви, тобто ресурсу, зменшується.

Зі зменшенням ресурсної бази не вистачає жертви, щоб підтримати велику чисельність хижаків, рівень смертності в популяції хижаків збільшується, і з часом популяція хижаків зменшується.

Хоча це дуже спрощений приклад одного обмежувального ресурсу (жертва) та одного виду споживача (хижака), але подібні гомеостатичні механізми проявляються у більш складних ситуаціях.

Наприклад, в угрупованні пустельних гризунів, які харчуються насінням, виробленим різними видами рослин, збільшення споживання будь-якими видами чи особинами зменшує кількість насіння, доступного для інших видів чи особин, що

¹⁷⁶ Малиновський А.К. Адаптації біосистем: проблеми методології досліджень. Наукові записки державного природознавчого музею. Вип. 28, Львів, 2012, с. 25-40

призводить до загальної стабільності у споживанні ресурсів угруповання гризунів.

Якщо харчові ресурси (тварина чи рослина або азот, фосфор чи вода) обмежені, ці обмеження впливатимуть на динаміку угруповання в цілому: збільшення використання ресурсів якимось одним компонентом екосистеми повинно відповідати зменшенню використання цього ресурсу іншими, оскільки ресурси обмежені.

Тому виникає певний баланс або рівновага між збільшенням і зменшенням розмірів популяцій, що має назву видова компенсація, а характер ресурсів забезпечує негативний зворотний зв'язок, що протидіє збільшенню споживання угрупованням чи екосистемою в цілому.

Отже, обмеження ресурсів важливі як для стабілізації загального споживання, так і для стабілізації таких важливих властивостей системного рівня, як загальна кількість організмів, їх біомаса та обсяги продукування.

Гомеостаз екосистеми забезпечують сукупність гомеостатичних механізмів популяції, зокрема завдяки підтримці гетерозиготності, поліморфізму, регуляції темпів і спрямованості мутацій. Такі гомеостатичні механізми популяції на рівні цілісної екосистеми забезпечують фізіологічні пристосування організму при аклімації до температур, дозволяють підтримувати первинну продукцію та потоки енергії через угруповання на більш-менш постійному рівні.

Навіть стан спокою, який свідчить про нездатність організму пристосуватися до суворих умов середовища, забезпечує екосистемі можливість швидко відновлювати свої функції при настанні сприятливих умов. В цьому випадку живі організми лише ніби "вичікують" момент, коли вони знову зможуть повернути систему до стану повної активності.

Речовини, що запасуються рослинами та тваринами з свого боку також ніби "підсилюють" стабілізуювальну дію. Так навіть після пожеж в місцепомешканнях залишається вогнетривке насіння та корені, що пристосовані до збереження не лише себе, а екосистеми в цілому.

Тому, як зазначалось вище, гомеостаз екосистеми лише частково залежить від гомеостазу окремих особин, які населяють дане помешкання. Чому лише частково? Тому що живий організм ніколи не знаходиться в рівновазі з навколишнім середовищем, він завжди прагне до збереження насамперед постійності власного внутрішнього середовища. Саме тому про повну рівновагу організму з оточенням можливо говорити лише після смерті організму.

Зміну таких динамічних характеристик популяції як чисельність, співвідношення статей, вікова структура, народжуваність, смертність та тривалість життя особин можна оцінити лише на рівні популяцій.

Крім того, популяції здатні до еволюційних змін – модифікацій генетичного характеру. Зокрема має місце заміщення особин з несприятливими ознаками на особини з більш сприятливими до умов даного середовища. А це вже є еволюційний процес, який називається природним добром.

Організми, у яких покоління швидко замінюють один одного і швидкість поновлення популяції у них досить висока, здатні також досить швидко пристосовуватись до умов середовища, що змінюється. Зокрема мова йде про набуття стійкості до лікувальних препаратів або пестицидів у комах та мікроорганізмів.

ЛІТЕРАТУРА

- 1 Волошина Н. О. Загальна екологія та неоекологія : навчальний посібник / Н. О. Волошина; Нац. пед. ун-т ім. М.П. Драгоманова. – Київ : Вид-во НПУ ім. М. П. Драгоманова, 2015. – 340 с. – Режим доступу до ресурсу: <http://enpuir.npu.edu.ua/bitstream/123456789/13103/1/NEO.pdf>.
- 2 Соломенко Л. І. Загальна екологія / Л. І. Соломенко, В. М. Боголюбов, А. М. Волох // –Херсон : ОЛДІ-ПЛЮС. – 2018. – Режим доступу до ресурсу: http://dglib.nubip.edu.ua:8080/jspui/bitstream/123456789/5826/1/Solomenko_Bogolubov_Zagalna%20ecologij.pdf.
- 3 Екологія. Підручник для студентів вищих навчальних закладів / кол. авторів; за загальною ред. О. Є. Пахомова / – Харків: Фоліо. – 2014. – 666 с. – Режим доступу до ресурсу: <http://dspace.univer.kharkov.ua/handle/123456789/10102>
- 4 Худоба В. Екологія : навч.-метод. посіб. / В. Худоба, Ю. Чикайло. – Львів : ЛДУФК, 2016. – 92 с. – Режим доступу до ресурсу: <http://repository.ldufk.edu.ua/bitstream/34606048/5765/1/>
- 5 Долгілевич М. Й. Загальна екологія / М. Й. Долгілевич, М. М. Вінічук. – Житомир: ЖІТІ. – 2000. – 158 с.
- 6 Злобін Ю. А. Загальна екологія / Ю. А. Злобін, Н. В. Кочубей. – Суми: ВТД «Університетська книга». – 2003. – 416 с.
- 7 Кучерявий В. П. Загальна екологія / В. П. Кучерявий. – Львів: Світ. – 2001. – 500 с.
- 8 Одум Ю. Экология / Ю. Одум. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – С. 249-305.
- 9 Реймерс Н.Ф. Экология: теория, законы, правила, принципы и гипотезы /Н. Ф. Реймерс. – М.: Молодая гвардия. – 1994. – 367 с.
- 10 Руденко С. С. Загальна екологія: практичний курс / С. С. Руденко, С. С. Костишин, Т. В. Морозова. Частина 1. Чернівці.: Рута. – 2003. – 320 с.
- 11 Gotelli N. J. A Primer of Ecology. 4th Edition. University of Vermont. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts. – 2008. ISBN 978-0-87893-318-1. 292 pp.

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА.....	4
1. СУЧАСНИЙ СТАН БІОСФЕРИ ТА ОКРЕМИХ ПРИРОДНИХ РЕСУРСІВ.....	5
1.1. Коротка історія взаємовідносин людини з середовищем.....	5
1.2. Сучасний стан екологічних проблем біосфери.....	7
1.3. Екологічна ситуація в Україні.....	9
1.4. Енергетичні ресурси та обмеження щодо їх використання.....	10
1.5. Газоатмосферні ресурси та обмеження щодо їх використання.....	15
1.6. Коротка характеристика окремих природних ресурсів.....	16
1.7. Використання земельних ресурсів.....	17
1.8. Лісові та інші природні екосистеми.....	18
1.9. Екосистеми лук, пасовищ, пустель та тундри.....	19
1.10. Стан окремих водних екосистем.....	20
2. ПРЕДМЕТ ТА СТРУКТУРА СУЧАСНОЇ ЕКОЛОГІЇ.....	23
2.1. Екологія як наука.....	23
2.2. Предмет екології, її місце в системі біологічних наук.....	25
2.3. Структура та зміст сучасної екології, зв'язок з іншими дисциплінами.....	26
2.4. Основні методи екології. Системний підхід в екології.....	28
2.5. Короткі відомості з історії формування науки.....	30
3. ОСНОВИ ФАКТОРІАЛЬНОЇ ЕКОЛОГІЇ.....	35
3.1. Загальні відомості про екологічні фактори, їх класифікація.....	35
3.2. Середовище існування та умови існування організмів.....	36
3.3. Взаємодія факторів. Екологічна пластичність та валентність. Правило оптимуму. Лімітуючі фактори.....	37
3.4. Променева енергія (сонячна радіація) та світло як екологічний фактор.....	41
3.5. Температура як екологічний фактор.....	46
3.6. Сніговий покрив як екологічний фактор.....	51
3.7. Вода як екологічний фактор.....	52
3.8. Едафічний фактор в житті рослин та тварин.....	54
3.9. Орографічні фактори.....	60
3.10. Вітер, атмосферний тиск, магнітне поле Землі.....	60
3.11. Біогенний екологічний фактор, алелопатія.....	62
4. ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ, ПРАВИЛА ТА ПРИНЦИПИ.....	64
4.1. Окремі загальнонаукові закони.....	64
4.2. Закони екології.....	67
4.3. Правила екології.....	71
4.4. Принципи екології.....	75
5. ЗАГАЛЬНІ ВІДОМОСТІ ПРО БІОСФЕРУ.....	78
5.1. Організм та середовище.....	78
5.2. Взаємодія між організмом та середовищем.....	79
5.3. Загальна характеристика біосфери.....	80
5.4. Атмосфера та випромінювання.....	83
5.5. Склад біосфери. Підсфери та надсфери, їх характеристика.....	84
5.6. Основи функціонування біосфери.....	87
5.7. Особливості еволюції.....	88
6. СЕРЕДОВИЩЕ ТА ОРГАНІЗМ.....	91
6.1. Особливості водного середовища та організмів.....	91
6.2. Особливості наземного середовища та організмів.....	94
6.3. Світло у водному та наземному середовищі.....	96
6.4. Кисень у водному та наземному середовищі.....	97

6.5. Мінеральні речовини.....	100
6.6. Термічні властивості води.....	103
6.7. Проблема втрати води.....	105
7. ПОНЯТТЯ ПРО ЕКОСИСТЕМУ.....	108
7.1. Поняття про екосистему.....	108
7.2. Продукування в екосистемі.....	110
7.3. Консументи. Консументи-детритофаги.....	115
7.4. Редуценти в екосистемі.....	117
7.5. Особливості потоків енергії в екосистемі.....	119
7.6. Біогеохімічні цикли.....	121
7.7. Ланцюги живлення, харчові сітки та трофічні рівні в екосистемі.....	126
7.8. Екологічні піраміди.....	127
7.9. Продукція екосистем.....	129
7.10. Вимірювання первинної продукції.....	130
7.11. Продуктивність наземних та водних екосистем.....	132
8. ОРГАНІЗАЦІЯ ЕКОСИСТЕМИ НА РІВНІ УГРУПОВАНЬ.....	134
8.1. Біоценози, їх класифікація та властивості.....	134
8.2. Показники функціонування (біоценозів) угруповань.....	135
8.3. Видове різноманіття та просторова структура угруповання.....	137
8.4. Поняття про крайовий ефект. Екотон.....	139
8.5. Екологічні сукцесії та клімакс.....	140
9. ОРГАНІЗАЦІЯ ЕКОСИСТЕМИ НА РІВНІ ПОПУЛЯЦІЙ.....	143
9.1. Поняття про популяції.....	143
9.2. Характерні ознаки популяційних угруповань. Щільність та чисельність популяцій.....	144
9.3. Динамічні характеристики популяцій: народжуваність, смертність, вікова структура, виживання, типи кривих виживання.....	146
9.4. Характер розселення особин. Швидкість та типи росту популяцій (характер збільшення чисельності).....	150
9.5. Умови, що обмежують поширення особин і популяцій.....	153
9.6. Ємність середовища існування.....	155
9.7. Регуляція чисельності популяцій.....	155
9.8. Характер розподілу особин в популяціях.....	156
9.9. Типи взаємодії між видами в угрупованнях: міжвидова конкуренція, хижацтво, паразитизм, антибіоз, коменсалізм, проткооперація та мутуалізм.....	158
10. ЕКОЛОГІЯ ВИДІВ.....	161
10.1. Поняття про екологічну нішу.....	161
10.2. Алопатричне та симпатричне видоутворення при природному доборі.....	163
10.3. Штучний добір.....	166
10.4. Біологічний годинник та циркадний ритм.....	167
10.5. Основні типи поведінки. Мімікрія.....	168
10.6. Поняття про фітоіндикацію.....	170
11. ГОМЕОСТАТИЧНІ РЕАКЦІЇ ОРГАНІЗМІВ.....	172
11.1. Реакції організму та негативний зворотний зв'язок. Вимоги до системи із зворотним зв'язком.....	172
11.2. Швидкість реакції.....	174
11.3. Регулятори та конформісти.....	174
11.4. Терморегуляція та витрати енергії.....	175
11.5. Терморегуляція в умовах жаркого клімату.....	177
11.6. Аклімація. Аклімаційні реакції.....	177

11.7. Запасання їжі. Зміни середовища.....	178
11.8. Міграції та період спокою.....	179
11.9. Гомеостаз та функціонування екосистеми.....	181
ЛІТЕРАТУРА.....	183

Навчальне видання

Вінічук Михайло Маркович

«ЗАГАЛЬНА ЕКОЛОГІЯ»

НАВЧАЛЬНИЙ ПОСІБНИК

Комп'ютерна верстка _____
Формат 60x84/8
Гарнітура _____
Умовно-друковані аркуші 22,9
Тираж
Замовлення

Редакційно-видавничий сектор бібліотеки Державного університету
«Житомирська політехніка», 10005, Житомир, вул. Чуднівська, 103