

Міністерство освіти і науки України
Запорізький національний університет

О.М. Войтович

ЗАГАЛЬНА ЕКОЛОГІЯ

Конспект лекцій
для здобувачів ступеня вищої освіти бакалавра спеціальності
«Біологія» освітньо-професійної програми «Біологія»

Затверджено
вченою радою ЗНУ
Протокол № 12 від 18.06.18

Запоріжжя
2018

УДК: 504 (075.8)
В 656

Войтович О.М. Загальна екологія: конспект лекцій для здобувачів ступеня вищої освіти бакалавра спеціальності «Біологія» освітньо-професійної програми «Біологія» / О.М.Войтович . – Запоріжжя: ЗНУ, 2018. – 97с.

У конспекті лекцій надано в стислій формі лекційний матеріал дисципліни «Загальна екологія». Основну увагу акцентовано на питаннях факторіальної екології, екосистемному підході до вивчення довкілля, питаннях демекології і синекології та динамічного розвитку природних угруповань. Наданий теоретичний матеріал сприятиме формуванню уявлень про абіотичні фактори довкілля, життєві форми рослин та тварин, рівні організації живої природи, структуру та динаміку біотичних угруповань та взаємодію організмів між собою, закономірності трансформації речовин та енергії в екосистемах, актуальні проблеми сучасної екології. Для діагностики рівня засвоєння програмного матеріалу запропоновано питання для самоконтролю та поглибленого вивчення тем.

Для здобувачів ступеня вищої освіти бакалавра спеціальності «Біологія» освітньо-професійної програми «Біологія».

Рецензент

Н.І. Костюченко, к.б.н., доцент кафедри загальної та прикладної екології і зоології.

Відповідальний за випуск

В.О. Лях, д.б.н., проф., зав. кафедри садово-паркового господарства та генетики

ЗМІСТ

ВСТУП	4
Лекція 1. Вступ. Предмет екології.	5
Лекція 2. Екологічні фактори довкілля.	10
Лекція 3. Основні абіотичні фактори середовища: світло, температура, волога.	17
Лекція 4. Основні середовища мешкання.	32
Лекція 5. Концепція екосистеми.	51
Лекція 6. Енергетична характеристика екосистем.	57
Лекція 7. Екологія популяцій.	68
Лекція 8. Екологія біоценозів.	78
Лекція 9. Динамічний розвиток екосистеми. Сукцесії.	86
Лекція 10. Сучасні проблеми екології.	90
ВИКОРИСТАНА ЛІТЕРАТУРА	96

ВСТУП

Курс «Загальна екологія» належить до циклу професійної підготовки (нормативна частина) здобувачів ступеня вищої освіти бакалавра спеціальності «Біологія» освітньо-професійної програми «Біологія».

Метою його вивчення є надання студентам фундаментального сучасного матеріалістичного уявлення про екосистемний рівень організації живої матерії та сформувати систему знань щодо абіотичних та біотичних факторів довкілля, структури та динаміки біотичних угруповань, взаємодії організмів між собою та з середовищем мешкання, закономірності трансформації речовин та енергії в екосистемах та їх динамічний розвиток, актуальних проблем біоекології та соціальної екології.

У результаті вивчення курсу студент повинен

Знати:

- головні напрямки та методи екологічних досліджень;
- основні закони, які управляють процесами формування біологічних макросистем;
- середовища життя та пристосування до них організмів;
- екологічні характеристики популяцій;
- біологічні зв'язки організмів в біоценозах;
- основні закономірності функціонування та еволюції екосистем та біосфери;
- екологічні основи раціонального використання біологічних ресурсів.

Уміти:

- працювати з практичним екологічним матеріалом;
- поєднувати емпіричні та теоретичні підходи і методи;
- проводити фізико-хімічний і популяційний аналіз різних компонентів біоценозів;
- проводити екологічні дослідження з метою оцінки стану екосистем та їх продуктивності;
- прогнозувати динаміку розвитку екосистем та можливі сукцесійні зміни.

Курс «Загальна екологія» є фундаментальним у підготовці фахівців-біологів і має тісні зв'язки з такими курсами: «Генетика», «Фіто- та зооіндикація стану навколишнього середовища», «Ботаніка», «Зоологія», «Фізико-хімічні методи дослідження».

Запропонований автором конспект лекцій сприятиме засвоєнню теоретичних основ курсу і дозволить у подальшому сформувати необхідні вміння та навички. Питання для самоконтролю у вигляді тестів дозволять забезпечити більш ефективне опрацювання студентом навчального матеріалу. Наведені питання для поглибленого вивчення тем сприятимуть розширенню загального уявлення про екологічні питання та спонукатимуть до опрацювання додаткової літератури.

Наведені у виданні матеріали можуть бути використані під час виконання курсових і кваліфікаційних робіт, а також модифіковані залежно від спрямованості наукових досліджень студента.

Лекція 1. ВСТУП. ПРЕДМЕТ ЕКОЛОГІЇ

Мета: набути уявлення про фундаментальність загальної, біологічної та соціальної екології, її структуру та методи, що використовуються.

План:

1. Предмет екології.
2. Історія екології.
3. Структура екології.
4. Про методи екології.
5. Значення екології.

Ключові терміни та поняття: аутоекологія, демоекологія, синоекологія, екосистемологія, біосферологія, моделювання, моніторинг, емерджентні властивості.

1. Предмет екології.

Термін екологія утворено від грецького “ойкос”, що означає «дім» і “логос” - наука. Таким чином, вивчення нашого природного дому охоплює вивчення всіх організмів, що живуть в ньому, як окремих особин, так і як членів популяцій і біологічних угруповань в їх взаємодії з навколишнім середовищем, його фізичними, хімічними і біологічними властивостями.

За останній час межі екології розширилися. Вона стала настільки популярною, що під її рубрику підводять все що завгодно: будівництво очисних споруд, вторинну переробку сировини і вирощування сільськогосподарської продукції на одних лише органічних добривах. З'явився цей термін в 1870 році коли німецький біолог Е. Геккель дав перше загальне визначення екології: “Під екологією ми розуміємо суму знань, що відносяться до економіки природи, вивчення всієї сукупності взаємин тварини з оточуючим його середовищем; як органічним, так і неорганічним, і перш за все - його дружних або ворожих відносин з тими тваринами і рослинами, з якими він прямо або побічно вступає в контакт. Одним словом, екологія - це вивчення всіх складних взаємин, які Дарвін назвав умовами, що породжують боротьбу за існування.”

Очевидно, що людину, подібно до інших живих істот, не можна розглядати окремо від середовища, в якому він мешкає і з якою йому слід рахуватися, якщо він хоче вижити. Якщо ми хочемо досягти якоїсь згоди з природою, то нам, в більшості випадків доведеться приймати її умови. Ці умови відображають основні закони існування всього живого у взаємодії, що і є предметом вивчення екології.

Парадокс полягає в тому, що не дивлячись на всі досягнення цивілізації, яка, використовуючи запас гірських копалин (який накопичений природою і є кінцевим ресурсом, який швидко вичерпується), здавалося б тимчасово звільнила людину від підпорядкування законам природи, все ж таки вона продовжує залежати від навколишнього середовища. Причому не тільки від енергетичних і матеріальних ресурсів, але і від її життєво важливих процесів,

таких, як круговорот повітря і води. Просто з розширенням можливостей впливу на навколишнє середовище ускладнилася форма залежності від них людини.

2. *Історія екології.*

Спочатку екологія займалася в основному вивченням природної історії організмів, способом життя тварин і рослин: де і коли їх можна зустріти, чим вони харчуються, кому вони самі служать їжею, як реагують на зміни в навколишньому середовищі. Проте до кінця 19 століття цей вузький погляд на екологію поступився місцем ширшим уявленням про взаємини між всіма рослинами і тваринами. На зміну аутекології, що вивчає організм з його оточенням, прийшла сінекологія, що вивчає характерні особливості структури і функції сукупності тварин і рослин тобто угруповань, що формуються під впливом середовища. Вже в сорокових роках ХХ сторіччя екологи почали розуміти, що біологічне співтовариство і його оточення можна розглядати разом як єдине ціле. Фізичне середовище і біологічний світ в поєднанні один з одним утворюють крупнішу систему - екосистему, в межах якої необхідні для життя речовини здійснюють безперервний круговорот між ґрунтом, повітрям і водою, з одного боку, і між рослинами і тваринами, - з іншою. Розроблені концепції біотичного угруповання, харчових ланцюгів, круговороту речовин та інші допомогли створити теоретичну основу таких розділів екології як екосистемологія та біосферологія.

З розширенням кола проблем, якими займалася екологія, вона впродовж багатьох років вбирала в себе концепції і методи інших областей науки (фізики, математики, хімії, фізіології, генетики, еволюції, агрохімії, тваринництва). В результаті цього екологія пустила від свого стовбура безліч гілок (біологія популяцій, фізіологічна екологія, вивчення енергетики співтовариств і т.п.). З кінця 60-70 років ХХ сторіччя різко розвернулася загальна заклопотаність проблемами навколишнього середовища, що мало глибокий вплив на академічну екологію. Вона вийшла з рамок біології і оформилася в принципово нову інтегровану дисципліну, що зв'язує фізичні і біологічні явища і створює міст між природними і суспільними науками.

Отже розділами сучасної екології є:

1. Факторіальна екологія (вивчає окремі екологічні фактори та середовища мешкання).
2. Аутекологія.
3. Демекологія (екологія популяцій).
4. Сінекологія (екологія біоценозів).
5. Екосистемологія.
6. Біосферологія.
7. Соціальна екологія.

} біоекологія

3. *Структура екології.*

Якщо розташувати основні рівні організації життя в ієрархічному порядку то екологія вивчає головним чином системи від організму через популяцію і угруповання до екосистеми і біосфери.

Кожному рівню властиві свої особливі структурні і функціональні характеристики форми, функцій, розвитку, регуляції, адаптації, що дозволяє вивчати як єдині у своєму роді поєднання явищ, які спостерігаються на кожному рівні, так і виявляти закономірності і концепції, які, очевидно управляються основним набором законів природи і проявляються на всіх рівнях. Пошук цих законів і складає предмет вивчення загальної екології.

Важлива властивість і наслідок такої ієрархічної організації полягає у виникненні у більш крупних одиниць якісно нових **емерджентних** властивостей, що не зводяться до суми властивостей окремих компонентів. Наприклад, фантастична продуктивність і різноманітність коралових рифів - результат ефективного механізму круговороту елементів живлення, що дозволяє такій комбінованій системі як водорості і кишковопорожнинні мати високу продуктивність у водах з дуже низьким вмістом цих елементів.

Ще одна властивість такої ієрархії полягає в **посиленні гомеостазу на кожному рівні**. Наприклад, інтенсивність фотосинтезу лісового угруповання менш мінлива, ніж інтенсивність фотосинтезу у окремого листя або дерев усередині співтовариства. Це пояснюється тим, що якщо в одній частині інтенсивність фотосинтезу знижується, то в іншій можливе його компенсаторне збільшення.

Найбільша за розміром і найближча до ідеалу в сенсі саморегуляції біологічна система - це біосфера або екосфера, що включає всі живі організми Землі, що знаходяться у взаємодії з фізичним середовищем Землі як єдине ціле, щоб підтримувати цю систему в стані стійкої рівноваги, отримуючи потік енергії від Сонця.

4. Про методи екології

Серед величезного арсеналу методів екології частина з них ґрунтується на моделюванні.

Модель - це абстрактний опис того або іншого явища реального миру, що дозволяє робити прогнози щодо цього явища.

Будь-яке екологічне моделювання починається з побудови блок-схеми з чотирма основними компонентами:

Е - джерело енергії;

Р – властивості;

Ф - потоки, що зв'язують властивості між собою;

І - взаємодія.

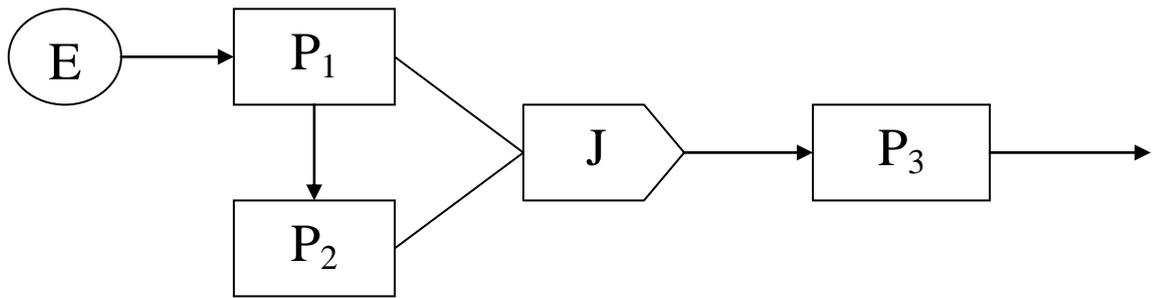


Рис. 1 Загальна схема моделі в екології (за Ю.Одумом).

Наприклад - модель утворення смогу: $E = h\nu$; P_1, P_2 - вуглеводні і оксиди азоту; J - в результаті їх взаємодії утворюється смог P_3 , що має синергетичний, такий, що підсилюється, ефект, більш небезпечний для здоров'я ніж вплив окремих газів.

Або модель луко-пасовищних екосистем: $E = h\nu$; P_1 - зелені рослини; P_2 - рослиноїдні тварини; P_3 - всеїдні тварини; J - грає роль перемикача (частка P_1 і P_2 в раціоні P_3 може залежати від сезону, рівня доступності або бути постійною).

5. Значення екології.

Один аспект екології - прагнення до пізнання ради самого пізнання. Інший - застосування зібраних знань і пояснень для вирішення проблем, пов'язаних з навколишнім середовищем.

Ці два аспекти розвиваються рука в руку, тому що основні принципи, що виявляються при вивченні природних угруповань, повинні відноситися так само до порушених угруповань. Наприклад, знання законів фізики і хімії може передбачити перетворення ірригованих (таких що зрошуються) рівнин на засолену пустелю.

Враховуючи те, що сукупність пристосувальних ознак будь-якого організму подібна до кульки глини (якщо защипнути глину так, що на кульці залишиться виступ, то при цьому неодмінно утворюється і вм'ятина, оскільки кількість глини залишається однаковою) можна припустити, що підвищення, наприклад, стійкості до шкідників може спричинити за собою зниження засухостійкості або конкурентоздатності.

Про необхідність глибокого розуміння функціонування екосистем раніше втручання в неї красномовно свідчить досвід по застосуванню пестицидів ДДД і ДДТ для боротьби з мошками на озерах. Вводили у водойму в кількості менше 0,02% 3 рази, за 6 років - в жирових тканинах птахів і риб його зміст склав 0,2%, а двокрилі придбали стійкість. І це ще не всі наслідки спостереженої біоконцентрації при передачі по харчових ланцюгах. Так, застосування ДДТ було заборонено з 1972 року, а у 2000 р. в США було проведено дослідження вмісту цієї речовини у грудному молоці жінок. Результати показали 4-кратне збільшення вмісту порівняно з нормою, допустимою для коров'ячого молока.

На завершення і для роздумів наступне. Ще у 1971 році американський біолог та еколог Баррі Коммонер (1917- 2012) сформулював основні екологічні закони, розуміння яких з часом лише набуває актуальності:

1. *Everything is connected to everything else* (Усе пов'язане з усім).
2. *Everything must go somewhere* (Усе мусить кудись діватися).
3. *Nature knows best* (Природа знає краще).
4. *There is no such thing as a free lunch* (За все треба платити).

?Питання для самоконтролю:

- 1) Який рівень організації живої матерії не є предметом вивчення екології?
 - a) клітинний;
 - b) організмівий;
 - c) популяційно-видовий;
 - d) екосистемний.
- 2) Емерджентними називають властивості:
 - a) набуті недавно;
 - b) комплексні;
 - c) такі, що виявляються на вищих рівнях організації;
 - d) такі, що призводять до підвищення стійкості.
- 3) Застосування моделювання в екологічних дослідженнях сприяє:
 - a) абстракції того чи іншого явища;
 - b) можливості використати математичні методи обробки інформації;
 - c) інтеграції отриманих раніше іншими методами знань;
 - d) прогнозуванню наслідків впливу на екосистеми.
- 4) Як називається розділ екології, предметом інтересу якого є група особин одного виду, що мешкає на певній території і вільно схрещується одне з одним ?
 - a) аутекологія;
 - b) демекологія;
 - c) синекологія;
 - d) екосистемологія.
- 5) Соціальний аспект екології базується на:
 - a) антропогенному впливі людини на довкілля;
 - b) можливістю функціонування біологічних систем на вищому рівні;
 - c) факті, що природні закони вже не впливають на людські угруповання і треба формувати нові.

Питання для поглибленого вивчення теми:

1. Розкрийте сутність ієрархічної організації живої природи як предмету екологічних досліджень.
2. Охарактеризуйте основні складові екологічного вивчення довкілля із застосування сучасних методів.
3. Наведіть приклади екологічних об'єктів різного рівня та запропонуйте можливі напрямки їх вивчення.

4. Поміркуйте, чому екологія на теперішній час є дуже інтегрованою дисципліною і яке місце в цьому займає біоекологія.
5. Поясніть, як Ви розумієте формулювання Коммонером основних законів екології.

Лекція 2. ЕКОЛОГІЧНІ ФАКТОРИ ДОВКІЛЛЯ

Мета: набути уявлення про екологічні фактори як окремі компоненти середовища мешкання, принципи їх класифікації та закономірності впливу на біологічні системи.

План:

1. Предмет факторіальної екології.
2. Класифікації екологічних факторів.
3. Основні закономірності впливу екологічних факторів на живі організми.

Ключові терміни та поняття: факторіальна екологія, екологічний фактор, середовище мешкання, класифікація екологічних факторів, закон толерантності Шелфорда, правило мінімуму Лібіха, екологічна валентність, екологічний спектр.

1. Предмет факторіальної екології.

Життя організмів будь-якої популяції в екосистемі проходить під впливом безлічі екологічних факторів, що відносяться до абіотичних і біотичних компонентів екосистеми.

Факторіальна екологія - розділ загальної екології, що вивчає закономірності впливу факторів навколишнього середовища на біологічні системи (метаболізм, харчування, швидкість розвитку, плодючість, тривалість життя, смертність та інші показники життєздатності популяцій) і відповідні реакції останніх.

Немає жодної рослини чи тварини, яка могла б витримувати всі умови, що існують на Землі. Кожен організм процвітає у відносно вузькому діапазоні температур, кількості опадів, ґрунтових факторів та інших умов середовища. Крім того, кожен вид відрізняється від інших своїми уподобаннями та чутливістю до окремих факторів середовища, комплекс яких і визначає його локальне поширення.

Екологічний фактор - це будь-який окремий елемент або умова середовища, що впливає на живі організми. Сукупність усіх екологічних факторів (абіотичних і біотичних) визначається середовищем мешкання (наземно-повітряне, водне, ґрунтове, живі організми).

2. Класифікації екологічних факторів.

Поділ екологічних факторів на абіотичні і біотичні став класичним.

Абіотичні фактори своєю чергою поділяють на: - непрямі (зовнішні по відношенню до екосистеми) - географічна широта, віддаленість від океану, рельєф, характеристика геологічних порід, рівня ґрунтових вод та інше; - прямі (внутрішні) - повітряний, водний, температурно-радіаційний режими, режим мінерального живлення та ін. Непрямі фактори впливають на екосистему опосередковано - через прямі фактори. Наприклад, при підйомі в гори змінюється гранулометричний склад ґрунтів (вплив через зволоження) і клімат (кількість опадів, температурний режим).

Сукупність біотичних факторів поділяють на:- комплекс власне біотичних факторів (безпосередня взаємодія компонентів біоценозу) - конкуренція, хижацтво, паразитизм та ін.; -комплекс біоценогенних факторів (породжених процесами життєдіяльності організмів, що переводять екотопи в біотопи) -топічні, форичні, фабричні та ін.

Крім того в сукупності екологічних факторів розрізняють провідні чинники (н-д, зволоження ґрунту в степових і пустельних екосистемах) і другорядні.

Розрізняють також природні і антропогенні фактори (н-д, гідробіоценози водосховища формуються як кліматичними факторами, так і режимом «наповнення-спуску» водосховища).

По каналах впливу розрізняють едафічні, кліматичні, біотичні фактори та ін. Однак не завжди, наприклад, температура є фактором абіотичним. Так, за температури повітря 24 °С температура поверхні сонячної сторони листка на 9 °С вище, тоді як затінений - на 4 °С нижче. Зміна температури в даному випадку - це вже біотичний фактор.

Існує багато оригінальних класифікацій екологічних факторів. Зокрема, класифікація Мончадського (принцип - реакція живих організмів):

1. Первинні періодичні фактори, яким притаманна правильна періодичність - денна, місячна, сезонна або річна (температура, освітлення, припливи і т.п.)

2. Вторинні періодичні фактори, зміна яких є результатом зміни первинних (рослинний корм).

3. Неперіодичні фактори, які в звичайних умовах не існують, а проявляються раптово, тому живі організми не можуть до них пристосуватися. (пожежа, гроза або паразитизм). Вплив таких факторів переважно відбивається на чисельності особин, а не впливає на ареал або цикл розвитку.

Класифікація Дажо:

1. Фактори кліматичні (температура, світло, відносна вологість, опади).

2. Фактори фізичні (некліматичні фактори водного середовища, едафічні фактори).

3. Харчові фактори.

4. Біотичні фактори (внутрішньовидова та міжвидова взаємодія).

Класифікація Гільманова (принцип - канал впливу на екосистему):

1 – Фактори екзогенні (сонячна радіація, інтенсивність атмосферних опадів, атмосферний тиск), які в свою чергу діляться на кліматичні, геологічні, гідрологічні, антропогенні.

2 – Фактори ендегенні - мікрометеорологічні (мікроклімат), ґрунтові, водні і біотичні (вплив рослин, тварин і мікроорганізмів).

Сукупність закономірно пов'язаних екологічних факторів середовища, контролюючих розподіл тих чи інших компонент екосистеми, називають *комплексним градієнтом*. Прикладами комплексних градієнтів може служити висота над рівнем моря (поєднання зміни температури, зволоження, рівня освітлення та ін.) або пасовищна дигресія (на вологих ґрунтах в степових районах підвищення інтенсивності випасу викликає ущільнення і засолення ґрунту за рахунок посилення капілярного підйому води, що несе солі до поверхні ґрунту) .

3. Основні закономірності впливу екологічних факторів на живі організми.

1. "**Закон толерантності**" Шелфорда (1913): Для кожного екологічного чинника діапазон між екологічним мінімумом і екологічним максимумом становить межі екологічної толерантності або екологічну валентність виду. Набір екологічних валентностей становить екологічний спектр виду.

Лімітуючим фактором може бути не тільки нестача, але і надлишок фактору, тобто екологічний максимум.



Рис. 1 Діапазон екологічної толерантності.

2. "**Закон мінімуму**" Лібиха (1840): витривалість організму визначається найслабшою ланкою в ланцюзі його екологічних потреб. Тобто в стаціонарних умовах, коли приплив і відтік енергії і речовин збалансовані,

лімітувати (обмежувати) життєдіяльність буде той фактор, доступна кількість якого найбільш близька до необхідного екологічного мінімуму чи максимуму. Н-д, при інтродукції рослин лімітуючим може стати не кількість вуглекислого газу у повітрі або води, а концентрація бору чи іншого мікроелементу у ґрунті.

На підставі 1-2 законів можна сформулювати принцип лімітуючих факторів: фактори середовища, що мають у конкретних умовах песимальні значення (найбільш віддалені від оптимуму), в максимальній мірі обмежують можливість існування виду в даних умовах, незважаючи на оптимальне співвідношення інших факторів середовища (в першу чергу це стосується фундаментальних екологічних факторів).

Можна сформулювати кілька положень, які доповнюють принцип Лібіха-Шелфорда:

- Організми можуть мати широкий діапазон толерантності стосовно одного фактору і вузький відносно іншого. Для визначення відносного ступеню толерантності використовують префікс стено- (вузький) або еври- (широкий). Наприклад, стеногідричний, стеногалінний, еврифагний, евриойкний та ін.

- Зазвичай найбільш широко поширені організми з широким діапазоном толерантності щодо одного фактору.

- Якщо умови за одним екологічним фактором не оптимальні для виду, то може звужитися і діапазон толерантності до інших екологічних факторів (н-д, зниження вмісту азоту знижує посухостійкість злаків).

- Закон критичних величин фактору. Якщо один з екологічних факторів виходить за межі критичних значень, то організмам загрожує смерть, незважаючи на оптимальне поєднання інших факторів. Такі фактори називають екстремальними.

- Оптимальні значення екологічних факторів для організмів у природі і в лабораторних умовах найчастіше виявляються різними, що пояснюється різницею фундаментальної та реалізованої екологічної ніші.

- Період розмноження є критичним і багато екологічних факторів в цей період стають лімітуючими при загальному звуженні діапазону толерантності. Тому географічне поширення часто визначається впливом факторів не на дорослих особин, а на яйця або личинок.

3. Правило неоднозначної дії факторів - кожен екологічний фактор неоднаково впливає на різні функції організму: оптимум для одних процесів може бути песимумом для інших. Н-д, червоногий моллюск *Littorina neritoides* в дорослому стані живе в супраліторальній зоні і кожен день під час відпливу тривалий час існує без води, а його личинка веде виключно морський, планктонний спосіб життя.

4. Гіпотеза компенсації (заміщення) екологічних факторів (Альохін та Рюбель, 1935): відсутність або нестача деяких екологічних факторів може бути компенсована іншим близьким (аналогічним) фактором. Н-д, моллюски *Mytilus galloprovincialis* при відсутності або дефіциті кальцію можуть будувати

свої раковини, частково замінюючи кальцій стронцієм (при достатньому вмісті в середовищі останнього).

5. Гіпотеза незамінності фундаментальних факторів (Вільямс, 1949): повна відсутність в середовищі фундаментальних екологічних факторів (фізіологічно необхідних: світла, води, вуглекислого газу, поживних речовин) не може бути компенсовано іншими факторами. Тобто компенсація факторів є відносною.

Організми не є «рабами» фізичних умов середовища: вони й самі пристосовуються і змінюють умови середовища так, щоб послабити лімітуючий вплив тих чи інших факторів (особливо ефективно на рівні угруповань). Н-д, листя дерев листопадних лісів широкі і тонкі, що створює велику поверхню для поглинання світла і випаровування води. У дерев, що ростуть в пустелі, листя дрібне, перисто-розчленоване, а іноді його зовсім немає. Екологічний сенс цього явища такий: чим менше лист, тим більше країв, так як втрата тепла в результаті конвекції відбувається швидше по краях, тим прохолодніше лист. Водночас зменшується площа випаровування, що економить вологу. Інший приклад: у середовищах, бідних елементами живлення, їх недолік часто компенсується ефективним кругообігом цих елементів (дощові тропічні ліси).

В цілому, вид, що живе на різних ділянках широкого градієнта температури або інших умов, тобто з широким географічним розподілом в різних частинах свого ареалу, має різні фізіологічні, а іноді і морфологічні особливості. Такі популяції, адаптовані до місцевих умов, називаються *екотипами*.

6. Сукупність екологічно важливих факторів (різних для різних середовищ існування) є такою, що не тільки лімітує, але й **регулює**.

Організми не тільки пристосовуються до екологічних факторів, але й використовують природну періодичність зміни цих факторів для розподілу своїх функцій у часі і програмування своїх життєвих циклів таким чином, щоб використати сприятливі умови.

Сигналом може служити *фотоперіод*, який змінюється впродовж року і на кожній широті має свою амплітуду коливання (на півночі 8-16.5 годин, ближче до екватора 10.5-18.5 годин). Фотоперіод включає послідовність фізіологічних процесів, що призводять до росту і цвітіння рослин, линяння і накопичення жиру у тварин, міграції і розмноження у птахів і ссавців, до настання діапаузи у комах. Фотоперіодизм - основа роботи біологічного годинника - регулятора функцій організму в часі. Його основний прояв - циркадний ритм (*cirea* - близько, *dies* - день) - здатність розподіляти в часі і періодично повторювати свої функції навіть у відсутності зовнішніх сигналів часу (освітленості). Тобто біологічний годинник пов'язує між собою ритми факторів середовища і фізіологічні ритми, дозволяючи організмам передбачити добову, сезонну, приливно-відливну та іншу періодичність.

У пустелі, в якості регулятора однорічні рослини можуть використовувати кількість опадів (н-д, для проростання насіння має отримати певну кількість опадів).

Розвиток у організмів гомеостатичних реакцій, тобто приведення своєї структури і функцій у відповідність до умов середовища може йти двома різними напрямками. Одні організми змінюють фізіологію і структуру з тим, щоб необхідні для їх активності оптимальні умови були якомога ближче до умов навколишнього їх зовнішнього середовища – **конформісти**. Інші підтримують своє внутрішнє середовище на більш-менш постійному оптимальному рівні - **регулятори**. Ідеальних конформістів і регуляторів практично не існує. Н-д, навіть у людей в холодну погоду мерзнуть руки, ноги, ніс і вуха, тобто до певної міри вони є конформістами. Багато живих організмів здатні регулювати своє внутрішнє середовище при коливаннях зовнішніх умов у помірних межах, але при різких відхиленнях від середніх значень стають конформістами.

Акліматизація - суттєва морфологічна або фізіологічна модифікація організму у відповідь на тривалу зміну умов середовища. Наприклад, сезонні зміни покривів тіла у ссавців і птахів або фізіологічна адаптація пойкилотермних тварин і рослин шляхом переключення біохімічних систем на інші температурні оптимуми, являє собою акліматизаційну реакцію, тобто оборотну зміну структури у відповідь на повільні і тривалі зміни в середовищі.

Якщо ж фізичні умови середовища стають настільки стресовими, а добування їжі настільки важким, що організми не можуть зберігати нормальну активність, то існує два шляхи уникнення загибелі: міграція в більш сприятливі умови або впадіння в стан спокою або сплячки.

?Питання для самоконтролю:

- 1) Як називають діапазон інтенсивності дії екологічного фактора, в якому може існувати певний вид організмів?
 - a) зона оптимума;
 - b) зона толерантності;
 - c) екологічна валентність;
 - d) середовище існування.
- 2) Як називають екологічний фактор, дія якого виходить за межі витривалості організмів?
 - a) абіотичний;
 - b) штучний;
 - c) лімітуючий;
 - d) оптимальний.
- 3) Екологічна толерантність – це:
 - a) діапазон між екологічним максимумом і екологічним мінімумом;
 - b) здатність організму не реагувати на зміни факторів середовища;

- c) здатність організмів витримувати певний час несприятливу дію середовища;
 - d) здатність організмів витримувати певний час несприятливий вплив біотичного оточення;
- 4) Розподіліть екологічні фактори за групами: 1 - екзогенні та 2 –ендогенні:
- a) кліматичні;
 - b) мікрометеорологічні;
 - c) біотичні;
 - d) антропогенні;
 - e) едафічні;
 - f) геологічні.
- 5) Види-конформісти:
- a) змінюють середовище мешкання “під себе”;
 - b) змінюють себе “під середовище”;
 - c) мають дуже широку “зону комфорту” стосовно багатьох абіотичних факторів середовища;
 - d) майже не мають зони оптимуму стосовно багатьох біотичних факторів.
- 6) Екологічна валентність виду:
- a) визначається діапазоном коливань певного екологічного фактора, в межах якого можливо існування виду;
 - b) сукупність усіх екологічних толерантностей виду;
 - c) залежить від ареалу розповсюдження виду;
 - d) визначає місце існування виду.
- 7) Назвіть види, що не здатні витримувати значних коливань тиску:
- a) еврибатні;
 - b) стенобіонтні;
 - c) стенобатні;
 - d) еврийкні;
 - e) стеногалинні;
 - f) евригалинні.
- 8) Назвіть види, що здатні витримувати значні коливання солоності води:
- a) еврибатні;
 - b) стенобіонтні;
 - c) стенобатні;
 - d) еврийкні;
 - e) стеногалінні;
 - f) евригалинні.

Питання для поглибленого вивчення теми:

1. Проаналізуйте, яким чином на одній території співіснують види, східні за екологічними вимогами до середовища.
2. Поміркуйте, чому живі істоти мешкають саме там, де вони мешкають.
3. Визначте основні лімітуючі фактори, що обмежують існування у відомих вам середовищах мешкання.

4. Чим відрізняється екологічна валентність виду від екологічного спектру виду? Підтвердьте прикладами.
5. Обґрунтуйте твердження, що живі істоти так само впливають на середовище мешкання, як і воно на них.

Лекція 3. ОСНОВНІ АБІОТИЧНІ ФАКТОРИ СЕРЕДОВИЩА: СВІТЛО, ТЕМПЕРАТУРА, ВОЛОГА

Мета: набути уявлення та отримати систему знань про основні абіотичні чинники як сигнальні та регулюючі фактори довкілля.

План:

1. Світло в житті організмів.
2. Температура в житті організмів.
3. Волога в житті організмів.
4. Адаптації організмів: активні, пасивні і такі, що дозволяють уникнути несприятливого впливу середовища.

Ключові терміни та поняття: спектральний склад світла, екологічні групи по відношенню до світла, температури та вологи, фотоперіодизм, сума ефективних температур, гомойотермність та пойкилотермність, гомойогідричність та пойкилогідричність, адаптація та уникання впливу.

1. Світло в житті організмів.

Світло є електромагнітними хвилями різної довжини (від 0,05 до 3000 нм). Екологічне значення освітленості визначається трьома характеристиками світлового потоку: тривалістю (фотоперіодом), інтенсивністю і якістю (довжиною хвилі).

Щохвилини Земля отримує 2 кал/см² сонячної енергії (1,39 x 10³дж/м² с). Ця величина називається *сонячною постійною*. Спектр світла складається з областей: <150 нм – іонізуюча радіація – < 0,1%; 150-380 нм – ультрафіолетова радіація (УФ) – 1-10%; 380-720 нм – видиме світло – до 50%; 720-1000 нм – інфрачервона радіація (ІЧ) – до 50%.

Але не вся промениста енергія сягає земної поверхні. До 19% розсіюється в атмосфері (парами і пилом, молекулами газів), близько 34% відбивається від атмосфери (від хмар) в космічний простір і лише 47% сонячної енергії сягає біосфери.

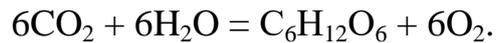
Іонізуюче випромінювання майже повністю затримується верхніми шарами атмосфери.

Ультрафіолетові промені (УФ) в помірних дозах стимулюють ріст і розмноження клітин, сприяють синтезу біологічно активних речовин, вітамінів,

антибіотиків і тим самим підвищують стійкість до хвороб. Короткі хвилі цього випромінювання (200-320 нм) мають канцерогенну дію, але велика частина їх поглинається озоновим шаром атмосфери. До поверхні Землі доходять в основному хвилі довші за 300 нм, викликаючи у тварин синтез антирахітичного гормону D. Багато звірів вранці виносять з нор своїх дитинчат на сонці, у птахів – «сонячне купання». Передозування УФ шкідливе, особливо для поділу клітин, тому УФ використовують для дезінфекції приміщень. Як захист від зайвих доз УФ в шкірі людини і інших ссавців утворюється пігмент меланін (загар).

Інфрачервоне випромінювання (ИК) сприймається організмами як тепло. Впливаючи на теплові центри нервової системи тварин, ці промені регулюють швидкість окислювальних процесів і рухові реакції відносно джерела тепла.

Найбільше значення для живих організмів і функціонування всієї біосфери має видима частина спектру, що складається з прямої (27%) і розсіяної (16%) радіації. Всі промені, що впливають на рослинні організми, особливо на фотосинтез, називаються *фізіологічно активною радіацією* (ФАР). На світлі відбувається утворення хлорофілу і вже за його участі здійснюється фотосинтез:



Зеленими рослинами на суші найактивніше поглинаються червоні (650-680 нм) і синьо-фіолетові (400-500 нм) промені. У водних глибинах спектр світла змінений, взагалі відсутні червоні промені, тому у водоростей утворюються додаткові фотосинтетичні пігменти (фікобіліни), що дозволяє їм жити в морі на великій глибині. Пурпурні і зелені бактерії, які мають бактеріохлорофіли, здатні поглинати світло в довгохвильовій частині (максимуми 800—1100 нм). Це дозволяє їм існувати навіть за наявності тільки невидимих інфрачервоних: променів.

На інтенсивність світла впливає кут падіння сонячних променів на земну поверхню, який змінюється залежно від широти, сезону, часу дня і експозиції схилу. Фотосинтез пов'язаний з інтенсивністю світла лінійною залежністю до оптимального рівня світлового насичення, за яким слідує зниження інтенсивності унаслідок фотоокислення ферментів.

Коефіцієнт використання поглиненої рослиною променистої енергії на фотосинтез не перевищує 10 % за низької освітленості і 1-2% – за високої.

Тривалість світлового дня (фотоперіод) відносно постійна на екваторі (близько 12 ч), у вищих широтах змінюється залежно від пори року.

Необхідність світла для рослин істотно впливає на структуру угруповань. Розповсюдження водних рослин обмежене поверхневими шарами води. У наземних екосистемах в процесі конкуренції за світло у рослин виробилися певні стратегії, наприклад, швидкий ріст у висоту, використання інших рослин як опори (у ліан), збільшення поверхні листя. У лісах це призводить до ярусної структури фітоценозу.

Екологічні групи рослин по відношенню до світла.

Рослини діляться на світлові (геліофіти), тіньові (сциофіти, геліофоби), тіньовитривалі (факультативні геліофіти).

Геліофіти – види відкритих місць (дуб монгольський, сосна могильна, береза біла, кущисті лишайники, вівсяниця овеча, конюшина повзуча, соняшник та ін.), в сухих місцях зазвичай утворюють розріджений і невисокий покрив. У геліофітів високі витрати на дихання. Характерні ознаки: листя щільне, шкірясте, іноді блискуче з товстою кутикулою, хвоя потовщена, укорочені пагони, опушення, на листях і пагонах сизий восковий наліт – все це захищає лист від перегріву і інтенсивного випаровування. Клітини епідермісу дрібні, паренхіма утворена двома і більше шарами. Співвідношення хлорофілів *a:b* складає 5:1. Для трав звичайні розеткові форми.

Особлива група геліофітів – C_4 -рослини і САМ-рослини (пустелі, савани). C_4 -рослини можуть рости навіть при закритих продихах і дуже високій температурі. Світлове насичення фотосинтезу не досягається навіть при найсильнішій освітленості. Виявлено 500 видів покритонасінних з C_4 -шляхом, який є адаптацією до сухого режиму з високими температурами і інсоляцією. Особливо багато C_4 -рослин серед родин тонконогові, осокові, портулакові, амарантові, лободові, гвоздикові, молочайні. У САМ-рослин (від *Crassulaceae Acid Metabolism*) – процес поглинання вуглекислоти відокремлений від синтезу вуглеводнів у часі: вночі CO_2 накопичується в органічних кислотах, а вдень включається в послідовність реакцій фотосинтезу при закритих продихах.

Сциофіти (тіньові) – не виносять сильного освітлення, ростуть під пологом лісу при сильному затінненні (лісове різнотрав'я, папороті, мохи, кислиця, хвощі, підріст хвойних). Характерні ознаки: ніжне тонке листя з тонкою кутикулою, зазвичай матові, неопушені, пагони витягнуті. Клітини мезофілу великі, паренхіма одношарова, стінки епідермісу тонкі, продихів на одиницю площі менше. Співвідношення хлорофілу *a:b* менше, ніж у світлолюбних – 3:2.

Факультативні геліофіти (тіньовитривалі) займають проміжне положення між двома групами. Легко витримують невелике затінювання. Ефективно використовують бічне розсіяне освітлення, для листя характерне мозаїчне розташування. Це більшість лісових рослин (клени, липи, ліани, багато трав, чагарники).

Фотосинтетичний апарат може перебудовуватися при зміні світлового режиму. Так, листя кукурудзи нижнього ярусу, потрапляючи в умови затінювання при сильному розростанні листя середнього і верхнього ярусів, стає тіньовим. У деревних і чагарникових порід тіньова або світлова структура листа часто визначається умовами освітлення попереднього року, коли закладаються бруньки: якщо закладка бруньок йде на світлі, то формується світлова структура, і навпаки.

Відношення до світлового режиму змінюється у рослин і в онтогенезі. Проростки і ювенільні рослини багатьох лугових видів і деревних порід більш тіньовитривалі, ніж дорослі особини.

Рухи рослин також пов'язані з реакцією на світло: фототропізм, фотонастії. Екологічне значення *фототропізму* – асимілюючі органи прагнуть зайняти положення, при якому рослина отримуватиме оптимальну кількість

світла. Фототропізм спричиняється відтоком ауксинів на затінену сторону. Зміна росту з різних сторін верхівкового пагону призводить до викривлення стебла. У лісі гілки ростуть у напрямку відкритого неба. *Фотонастії* – ріст певних клітин в листі або стеблах під впливом світла. При сильній освітленості сильніше ростуть клітини верхньої поверхні – епінастія, і бічні пагони (шавлія, хризантема, квасоля) або листя в розетках (подорожник, суниця, перстач) приймають горизонтальне положення, в темноті витягуються клітини нижньої поверхні – гіпонастія, і пагін приймає вертикальне положення.

Найбільш загальна адаптація рослин до максимального використання ФАР - просторова орієнтація листя. При вертикальному розташуванні листя, як, наприклад, у багатьох злаків, сонячне світло повніше поглинається вранці і ввечері — при нижчому стоянні сонця. При горизонтальній орієнтації листя повніше використовуються промені полуденного сонця. При дифузному розташуванні листя на різних площах сонячна радіація протягом дня використовується найповніше. Зазвичай при цьому листя нижнього ярусу на пагоні відхилене горизонтально, середнього - направлені криво вгору, а верхнього розташовуються майже вертикально.

Світло для тварин і для людини має в першу чергу інформаційне значення. Розрізняють види світлолюбні (**фотофіли**) і тіньюлюбні (**фотофоби**); еврифотні, що виносять широкий діапазон освітленості, і стенофотні, які витримують вузько обмежені умови освітленості.

Світло необхідне для орієнтації в просторі. Вже у простих організмів є в клітинах чутливі до світла органели. Бджоли своїм танцем показують шлях польоту до джерела їжі. Встановлено, що фігури танцю (вісімки) співпадають з певним напрямом по відношенню до Сонця. Доведена природжена навігаційна орієнтація птахів: при весняно-осінніх перельотах вони орієнтуються за зірками і Сонцем. У водному середовищі широко поширена біоломінесценція (риби, головоногі молюски) – здатність світитися для привабливання здобичі, особин протилежної статі, відлякування ворогів і т. ін. *Фототаксис* – переміщення у бік найбільшої (позитивний) або найменшої (негативний) освітленості. Так, нічні метелики летять на світло у пошуках партнера, а гримучі змії відчувають інфрачервоне випромінювання.

Світло і біоритми.

Життя на планеті з моменту виникнення існувало в умовах ритмічних змін середовища. Добова і сезонна зміна комплексу факторів вимагала пристосування до неї всього живого. У процесі еволюції виробилася чітка сумірність і узгодженість біологічних ритмів різних форм життя з періодами циклічних змін комплексу природних умов (і на клітинному, і на біосферному рівні).

Світло – головний і постійний первинно-періодичний чинник, що впливає на організми і екосистеми з моменту їх зародження. Зміни світлового режиму найбільш стійкі в своїй динаміці, автономні і не схильні до інших впливів. Виділяють біоритми добові (циркадіанні), сезонні, річні (циркануальні).

Циркадіанні (циркадні) ритми – прояв добового ритму, характерний для виду в природних умовах, в умовах незмінної освітленості. Причина - спадково закріплені цикли ендогенних процесів. Наприклад, мімоза на ніч листя складає, на день розпускає – навіть в повній темноті. У птахів і ссавців відомі добові цикли ендокринних залоз і ферментних систем. У арктичних тварин добовий ритм зберігається протягом всього полярного дня, а у інших видів може порушуватися – стерлядь вдень тримається в придонних шарах, вночі плаває скрізь, але якщо цілу добу ясно, то вона так і тримається дна, а якщо темно – вона весь цей час активна.

Сезонні ритми. Фізіологічні і біологічні процеси у рослин (процеси репродукції, запасання поживних речовин перед зимовим спокоєм, осіннє забарвлення листя, закладка бруньок та ін.) і більшості видів тварин (шлюбний період, розмноження, линька, сплячка, міграції) виявляються сезонно, з урахуванням зміни пори року. Конкретні погодні умови тільки модифікують протікання цих циклів. Природа цих циклів, як і добових, має еволюційний характер.

Циркануальні (циркани) ритми – це ендогенні біологічні цикли з близько річною періодичністю. Прояв складний, але чітко виражений вплив режиму освітлення. Зокрема, на проходженні онтогенетичних фаз у комах позначається різна тривалість дня. Так, у шовковичного черв'яка *Bombyx mori* з яєць, відкладених в короткі весняні дні, виводяться самки, яйця яких не впадають в діапаузу, а самки, виведені з яєць довгого літнього дня, відкладають діапаузуючі яйця, забезпечуючи таким чином появу весняного покоління.

Таким чином, для рослин світло необхідне в першу чергу, як ресурс для фотосинтезу і транспірації. Для тварин – для інформаційного забезпечення. І для тих і інших – як еволюційний чинник-синхронізатор біологічних ритмів.

2. Температура в житті організмів

Тепло - один з найбільш важливих факторів, що визначають існування, розвиток і розповсюдження організмів по Земній кулі. При цьому важлива не тільки кількість тепла, але і розподіл його протягом доби, вегетаційного сезону, року. З видаленням від екватора не тільки знижується надходження тепла, але і збільшується амплітуда сезонних і добових коливань.

Температурні межі, в яких може протікати життя, складає всього 300°, від -200°C до +100°C, але для більшості організмів і фізіологічних процесів цей діапазон ще вузький – від 39° в морі (-3,3 – +35,6°C) до 125° на суші (-70 – +55°C). Нормальне функціонування білків здійснюються при 0-+50°C.

Значення температури полягає в тому, що вона змінює швидкість протікання фізико-хімічних реакцій в клітинах, а це відбивається на рості, розвитку, розмноженні, поведінці і багато в чому визначає географічне розповсюдження рослин і тварин. Згідно правила Вант-Гоффа швидкість хімічних реакцій зростає в 2-3 рази кожного разу при підвищенні температури на 10°C, а після досягнення оптимальної – починає знижуватися. Верхня і нижня межі можливого існування називаються, відповідно, верхньою і нижньою летальною температурою.

За відношенням до температури всі організми діляться на **кріофіли (холодолюбні) і термофіли (теплолюбні)**.

Кріофіли не виносять високих температур і можуть зберігати активність клітин при $-8-10^{\circ}\text{C}$ (бактерії, гриби, молюски, членистоногі, черв'яки та ін.). Вони населяють холодні і помірні зони земних півкуль. Так, в умовах Крайньої Півночі дерева і чагарники не вимерзають при -70°C . («Рекордсмен» – модрина даурська.) За полярним кругом при такій же температурі виживають лишайники, деякі види водоростей, ногохвістки, в Антарктиді – пінгвіни. Насіння і спори багатьох рослин, нематоди, коловертки витримують заморожування до температури, близької до абсолютного нуля (271°C). Тварини великих глибин витримують температури біля 0°C .

Термофіли пристосувалися до умов високих температур, вони мешкають переважно в тропічних районах Землі. Серед них також переважають безхребетні (молюски, членистоногі, черв'яки та ін.). Так, в пустелі Палестини максимальна активність у коників спостерігається при 40 -градусній жарі. У гарячих джерелах Каліфорнії при температурі 52°C мешкає риба - плямистий ципринодон, а на Камчатці при $75-80^{\circ}\text{C}$ живуть синьо-зелені водорості. Верблюжа колючка, кактуси витримують нагрівання повітря до 70°C .

Оптимальними є такі умови, при яких всі фізіологічні процеси в організмі або екосистемах йдуть з максимальною ефективністю. Для більшості видів температурний оптимум знаходиться в межах $20-25^{\circ}\text{C}$, дещо зрушуючись в ту або іншу сторону: у сухих тропіках він вищий – $25-28^{\circ}\text{C}$, в помірних і холодних зонах нижче – $10-20^{\circ}\text{C}$. В ході еволюції, пристосовуючись не тільки до періодичних змін температури, але і до різних за теплозабезпеченням районів, рослини і тварини виробили в собі різну потребу до тепла в різні періоди життя. У кожного виду свій оптимальний діапазон температур, причому і для різних процесів (ріст, цвітіння, плодоношення та ін.) є теж «свої» значення оптимуму.

Температури, при яких відбуваються активні фізіологічні процеси, називаються **ефективними**. Сума ефективних температур (ЕТ) – величина, постійна для кожного виду. Її розраховують за формулою:

$$ET = \sum(t - t_1) \times n, \text{ де}$$

t – температура навколишнього середовища (фактична), t_1 – температура нижнього порогу розвитку, часто 10°C , n – тривалість розвитку в днях.

Виявлено, що кожна фаза розвитку рослин і пойкилотермних тварин настає при певному значенні цього показника, за умови, що інші чинники в оптимумі. Так, цвітіння мати-й-мачухи настає при сумі температур 77°C , суниці – при 500°C . Сума ефективних температур (ЕТ) для всього життєвого циклу дозволяє виявити потенційний географічний ареал будь-якого виду. Наприклад, для кедра корейського сума ЕТ складає 2200° , ялиці цільнолистої – біля 2600° , тому і ростуть обидва види тільки на півдні.

Адаптації рослин до теплового режиму.

Рослини не мають постійної температури тіла і до шкідливої дії несприятливих температур пристосовуються за допомогою анатомо-морфологічних і фізіологічних механізмів. Анатомо-морфологічні адаптації

рослин до холоду: мінімізація розмірів при збереженні великих розмірів репродуктивних органів (верба полярна, рододендрони камчатський, берізка арктична); формування вкорочених пагонів-брахібластів (модрини, верби); опушування пагонів і листя (береза шерстиста, простріли), наявність воскового нальоту; обплітання корінням теплих горбків на ґрунтах з мерзлотою; геофілізація – занурення в субстрат нижньої частини рослин.

Деякі з вказаних адаптацій властиві рослинам і по відношенню до максимальних температур – опущення у лоха вузьколистого, акації піщаної; потовщення покривної тканини і восковий наліт на листі (знижена інтенсивність транспірації); вертикальна орієнтація листя; наявність захисного пробкового шару (ізоляція камбію від перегріву).

Адаптації, властиві лише термофілам, - своєрідний морфологічний тип рослин з частково або повністю редукованим листовим апаратом (саксаул – *Haloxylon aphyllum*, різні молочаї *Euphorbia*, кактуси), дуже товстий шар кутикули (сукуленти, кактуси).

Фізіологічні (біохімічні) адаптації до низьких температур: зниження інтенсивності транспірації, що зменшує тепловіддачу; накопичення в клітинах сахарів і інших речовин, що збільшують концентрацію клітинного соку; накопичення в клітинах антоціанів; відкладення в клітинах запасних поживних речовин у вигляді високоорганічних сполук, які витісняють з вакуолей воду і роблять клітини стійкішими до замерзання, виділення речовин, що зачернюють поверхню навколо стовбурів (чозенія).

В цілому, рослини по відношенню до низьких температур характеризуються:

- **холодостійкістю** – здатністю довго переносити низькі позитивні температури – від +1 до +10°C;

- **морозостійкістю** – здатністю не гинути при температурі від -1 до -7°C (всі деревно-чагарникові види помірних зон). У одних і тих же рослин холодостійкість різних органів і в різний час роки неоднакова. Найбільш уразливі молоді тканини і генеративні органи;

- **льдостійкістю** – здатністю переносити короткочасне утворення льоду між клітинами, після відтаювання продовжують життєдіяльність.

Відношення до високих температур характеризується:

- **жаровитривалістю** – рослини сонячних сухих місць існування здатні переносити короткочасне (до півгодини) підвищення температури до +60°C без пошкодження тканин. Найбільш жаровитривалі лишайники;

- **жаростійкістю** – нижчі рослини, що живуть в термальних джерелах (синьо-зелені водорості, бактерії) з температурою до +90°C.

Жаростійкість рослин залежить від географічного положення, сезону року, положення в рельєфі.

Пойкілотермність і гомойотермність тварин.

У тварин реакції на різний тепловий режим життєзабезпечення не менш різноманітні і вони направлені на регулювання рівня теплопередачі. На відміну

від рослин для тварин характерні два типи теплообміну: пойкилотермність (*poikilos* – різноманітний) і гомойотермність (*homois* – однаковий).

До **пойкілотермних** (ектотермних, холоднокровних) відносяться всі безхребетні, риби, рептилії і амфібії. Вони позбавлені здатності підтримувати постійну температуру тіла. Для пойкилотермних організмів типова низька інтенсивність обміну речовин і майже повна відсутність механізмів теплорегуляції. У тропічних країнах вони зустрічаються частіше, ніж в інших.

Терморегуляція здійснюється за рахунок особливої структури і кольору покривів, специфіки поведінки – відшукують найбільш відповідні місця проживання (змії виповзають на скельні виходи, ящірки – на стовбури дерев з сонячного боку, жаби – на тепле каміння, листя), посиленням мускульної роботи (у польоті – на 15-20°C температури вище навколишнього середовища; за рахунок суспільного життя (мурашники, термітники, вулики); різним вмістом вологи в тілі і різною інтенсивністю випаровування вологи з поверхні тіла. Стійкість до низьких температур забезпечується накопиченням жирів, глікогену, деяких солей. Неприятливі умови пойкилотермні тварини переживають в неактивному стані – анабіозі.

Гомойотермні (ендотермні, теплокровні) – тварини з високим рівнем обмінних процесів – птахи і ссавці, що забезпечують підтримку постійної температури тіла навіть при значних коливаннях температури зовнішнього середовища. Тепло виділяється при біохімічних реакціях усередині організму. Чим нижче температура середовища, тим більше втрати тепла і тим інтенсивніше йдуть обмінні процеси, підвищується продукування тепла, що йде на підтримку постійної температури тіла. Аналогічна закономірність і при підвищенні температури. Але ця закономірність простежується лише до певної межі. Ресурси організму не безмежні. При тривалому перегріві або переохолодженні він гине.

У гомойотермних тварин розрізняють хімічну і фізичну терморегуляції. Хімічна виявляється в продукуванні тепла, фізична – в його розподілі по тілу і віддачі. У тваринах перед настанням холодів зростає в тканинах печінки вміст глікогену, в нирках – аскорбінової кислоти. Спостерігається накопичення жирів під шкірою і поблизу життєво важливих органів – серця, спинного мозку. Жири відкладаються в особливій бурій жировій тканині, і при клітинному диханні вся енергія йде не на синтез АТФ, а розсівається по тілу у вигляді тепла.

Підтримка температури за рахунок зростання теплопродукції вимагає великої витрати енергії, тому тварини при посиленні хімічної терморегуляції або мають потребу у великій кількості їжі, або витрачають багато жирових запасів, накопичених раніше. Наприклад, бурозубка має виключно високий рівень обміну. Чергуючи дуже короткі періоди сну і активності, вона активна в будь-який час доби, не впадає в сплячку взимку і в день з'їдає корму в 4 рази більше власної маси. Частота серцебиття у бурозубок до 1000 ударів в хвилину. Також і птахам, що залишаються на зиму, потрібно багато корму; їм страшні не стільки морози, скільки нестаток кормів.

На основі фізіологічних процесів здійснюється терморегуляція в межах тіла: у кінцівках вени і артерії підходять близько один до одного («чудова

мережа») і артерії віддають тепло венам, повертаючи його тілу. У результаті кінцівки залишаються холоднішими в порівнянні з тілом. У жарі підтримувати температуру тіла на постійному рівні дозволяє потовиділення, прискорене дихання (собаки, птахи).

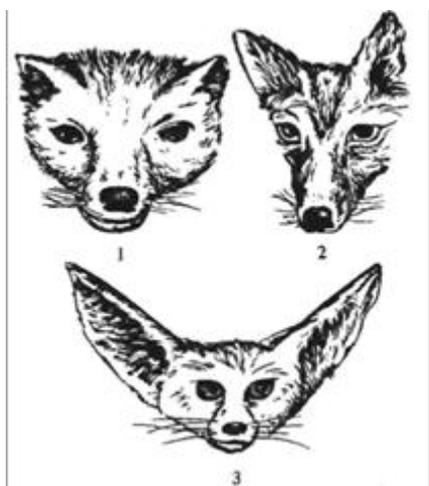


Рис. 2 Співвідношення розмірів вух у песця (1), лисиці (2) та фенека (3).

В екологічно близьких ссавців в холодних кліматичних зонах, згідно з правилом Бергмана, закономірно збільшуються розміри тіла і вага внутрішніх органів, що мають відношення до регулювання процесів обміну (серце, нирки, печінка). Згідно з правилом Алена в холодних зонах щодо розміру тіла скорочуються площі поверхонь виступаючих органів (вуха, носи, хвости) порівняно з ссавцями тепліших зон. Правило Алена наочно демонструють розміри вух у песця (Арктика), європейської лисиці і африканської лисиці-фенека (рис.3).

Зниженню тепловтрат сприяють опушення (як і у рослин), оперення, хутровий покрив, жирові відкладення, темне забарвлення покриву (правило Глогера).

Проміжне положення між пойкилотермними і гомойотермними організмами займають **гетеротермні** (ховрахи, їжаки, кажани, ведмеді). В активному стані у цих тварин підтримується постійна відносно висока температура тіла. У зимовий час вони впадають в сплячку або глибокий сон, і температура тіла у них в цей час мало відрізняється від зовнішньої. Рівень обміну речовин знижується.

3. Волога в житті організмів.

Протікання всіх біохімічних процесів в клітинах і нормальне функціонування організму в цілому можливі тільки при достатньому забезпеченні його водою — необхідною умовою життя. Найбільш високий зміст води в періоди активної життєдіяльності (табл. 1) і у молодому віці.

Але і в стані спокою рослини не втрачають вологу повністю. В сухих лишайниках міститься до 5-7% води, в зернівках злаків – 12-14%.

Таблиця 1. Вміст води в різних організмах, % від маси тіла

Рослини	Зміст води	Тварини	Зміст води
Водорості	96-98	Губки	84
Морква	87-91	Молюски	80-92
Різотрав'я	85-86	Комахи	46-92
Листя дерев	79-82	Ланцетник	87
Стовбури дерев	40-65	Земноводні	до 93
Картопля (бульби)	74-80	Ссавці (м'язові тканини)	68-83

В процесі еволюції у рослин і тварин виробилися численні складні пристосування, що дозволяють підтримувати водний баланс і забезпечувати економне витрачання води. Рослини пустель і степів пристосувалися до гострого дефіциту вологи, болотяні і волого-тропічні рослини – до надлишку, а лісовим видам необхідна висока вологість повітря і помірна вологість ґрунтів. Всі пристосування-адаптації групуються в анатомо-морфологічні, фізіологічні і поведінкові.

Джерелами вологи для рослин служать запаси її в ґрунті і атмосфері (опади, тумани, конденсати), для наземних тварин – вода у водоймах, водяна пара в атмосфері і соковита їжа.

При аналізі впливу вологи на живі організми важливо враховувати сезонний розподіл і температурний режим місця існування. Різні комбінації змісту води і температури в місці існування створюють безліч різних ситуацій, сприятливих і навпаки. Співвідношення температури і вологості характеризує **клімат** конкретної території і важливо для вибору популяцією виду стації проживання. Найбільш сприятливі умови складаються в діапазоні температур 17-23°C і в діапазоні відносної вологості повітря 85-100%.

За відношенням до вологості розрізняють **еврігіробіонтні і стеногіробіонтні** організми. Перші живуть в широкому діапазоні вмісту вологи, а для других вона повинна бути або високою, або низькою, або проміжною між першими двома. І серед рослин, і серед тварин є види, які можуть легко переносити дефіцит вологи (копитні, верблюд, варан, миші, лишайники, сукуленти, багато злаків, полини), а можуть і зовсім не виносити посухи (земноводні, плазуни, ластоногі, всі плаваючі рослини, сфагнові мохи, багато папоротей, калужниця та ін.).

За способом регуляції водного режиму свого тіла рослини діляться на **пойкілогідричні і гомойогідричні**. У перших вміст води в тканинах непостійний і залежить від вологозабезпеченості біотопу (наземні водорості, лишайники, мохи, тропічні папороті). У них немає анатомічних пристосувань, що захищають від випаровування, у більшості відсутні продиhi. Тіла у них висихають до легко-сухого стану, а у вологу погоду насичуються водою і зеленіють. У інших (більшість покритонасінних рослин) вміст води більш-менш постійний за любої погоди – вони регулюють випаровування шляхом закривання продиhiв і складання листя, в оболонках клітин у них містяться водонепроникні речовини (кутин, суберин).

За відношенням до водного режиму екотопу (**екотоп** – сукупність факторів місця існування) рослини поділяються на **вологолюбні (гідатофіти, гідрофіти, гігрофіти), сухолюбні (ксерофіти) і помірно вологолюбні (мезофіти)**.

Гідатофіти — це водні рослини, цілком або майже цілком занурені у воду. Серед них — квіткові, які повторно перейшли до водного способу життя (елодея, рдесники, водяні жовтці, валіснерія та ін.). Вийняті з води, ці рослини швидко висихають і гинуть. У них редуковані продиhi і немає кутикули. Листові пластинки у гідатофітів тонкі, без диференціювання мезофілу, часто розітнуті, що сприяє повнішому використанню послабленого у воді сонячного

світла і засвоєнню CO₂. Нерідко виражена гетерофілія; у багатьох видів є плаваюче листя, що має світлову структуру. Пагони підтримуються водою, тому часто не мають механічних тканин, в них добре розвинена аеренхіма. Коренева система квіткових гідатофітів сильно зредукована, іноді відсутня зовсім, або втратила свої основні функції (у рясок). Поглинання води і мінеральних солей відбувається всією поверхнею тіла. Квітконосні пагони, як правило, виносять квітки над водою (рідше запилення здійснюється у воді), а після запилення пагони знову можуть занурюватися, і дозрівання плодів відбувається під водою.

Гідрофіти — це рослини наземно-водні, частково занурені у воду, такі, що ростуть по берегах водойм, на болотах. До них можна віднести очерет звичайний, частуху подорожникову, вахту трилисту, калужницю болотну. У них краще, ніж у гідатофітів, розвинені провідні і механічні тканини. Добре виражена аеренхіма. У гідрофітів є епідерміс з продихами, інтенсивність транспірації дуже висока, і вони можуть рости тільки при постійному інтенсивному поглинанні води.

Гігрофіти (папороть, росянка, недоторка звичайна, бальзаміни, рис, кислиця) мешкають в дуже вологих місцях і володіють низькою посухостійкістю. У них завжди відкриті продихи і процес транспірації регулюється слабо. Продихи розташовуються з обох боків, нечисленні. Листя крупне тонке. Втрата 15-20% запасу води для них непоправна. Вони ростуть або в глибокій тіні під пологом вологого лісу (тіньові гігрофіти) або на відкритому місці на перезволожених або покритих водою ґрунтах (світлові гігрофіти). Для них характерне товсте слабко розгалужене коріння. В органах велика кількість повітряних порожнин (аеренхіма) для аерації тканин.

Мезофіти – здатні нетривало переносити незначні ґрунтову і атмосферну посухи. До них відносяться лугові і багато лісових трав, листяні і хвойні дерева лісів помірної смуги, багато чагарників, більшість сільськогосподарських культур. Продихи розташовані на нижній стороні великого листя. Завдяки регулюванню продихової транспірації, характеризуються великою пластичністю по відношенню до умов зволоження. Для них типові добре розвинені кореневі системи змішаного типу, з густою мережею коріння.

Ксерофіти – рослини сухого і жаркого клімату – пустель, степів, саван, в лісовій зоні – рослини сухих сосняків і широколистяних лісів на крутих південних схилах. Вони не виносять перезволоження, але добре пристосувалися до тривалих посух. Для них характерні два способи подолання посухи: активне регулювання водного балансу і здатність виносити сильне висушування тканин.

У ксерофітів дуже могутні кореневі системи – за масою в 9-10 разів перевищують надземні органи. Вони або екстенсивного типу (чагарники) – довгі (10-15 м), але мало розгалужені; сягають рівня ґрунтових вод, або інтенсивного (злаки) – охоплюють невеликий об'єм ґрунту (до 1,5 м глибини) і густо гілкуються, максимально засвоюючи вологу. Анатомічні особливості – добре розвинена водопровідна система, мережа жилок на листових пластинках дуже густа, дозволяє швидко поповнювати запаси води, витраченої на транспірацію.

Основні риси ксерофітності: дрібні, вузькі, сильно зредуковані листові пластинки, що сприяють зниженню транспірації; зменшення (скидання) листової поверхні в найбільш сухі періоди вегетації (літній листопад); -захист листя від великих втрат вологи на транспірацію завдяки розвитку могутніх покривних тканин, наявність різних виростів, волосків, залозок на епідермісі (едельвейс); - посилений розвиток механічних тканин листа, що запобігають обвисанню при втраті тургору.

Види з найбільш вираженими перерахованими властивостями представлені **склерофітами** (від грец. «склеро» – твердий, жорсткий): саксаул, чортополох, полини, ковила, молочаї та ін. Продихів багато, але вони при нестачі води закриваються. Рослини можуть повністю втрачати все листя і до 15% води. У клітинах склерофітів переважає зв'язана вода.

Інша велика група ксерофітів – **сукуленти** (від латин. «суккулентус» - соковитий, жирний), ростуть в жаркому сухому кліматі там, де проходять короткочасні, але сильні рясні зливи. Під час дощів накопичують в листі (агави, молодило) або стеблах (молочаї, опунція) великі запаси води, а потім поволі її витрачають. Продихів мало, вони дрібні, в поглибленнях, і відкриваються тільки вночі.

У північних широтах і високо в горах ростуть аналоги ксерофітів – **психрофіти** (вологі і холодні місця): мохи, багульник болотний, андромеда і **кріофіти** (сухі і холодні місця): лишайники, вересові чагарники, арктоус альпійський, брусниця). Вони відчувають нестачу вологи із-за фізіологічної недоступності ґрунтової вологи, обумовленої низькими температурами ґрунтів.

Тропофіти – в жарких районах з чергуванням посушливого і вологого сезонів, рослини скидають листя і перебувають в стані глибокого спокою влітку (баобаби в Африці).

Еуксерофіти – рослини степів з розетковою і напіврозетковою життєвою формою (*Saxifraga otolojensis*, *S. nivalis*, *Arenaria sp.* – котяча лапка) і сильним опушенням листя.

Стіпоксерофіти – теж рослини степових екосистем («стипо» – степ), вузьколистні, дерновинні злаки (вейники, типчаки, тонконіг, міскантус), із сільськогосподарських культур – кукурудза. Вони слабо транспірують, в суху погоду листя згортається в трубочку.

Ефемери (весняні і осінні) – однорічні рослини (незабудка піщана, вероніка весняна, мак альпійській), і **ефемероїди** – багаторічні рослини (крокуси, тюльпани, простріли). Це мешканці посушливих місць існування, які уникають літніх посух у зв'язку з особливостями життєвих циклів. У короткі терміни – за 15-30 днів, рослини встигають пройти весь життєвий цикл і піти на спокій до наступної весни.

Способи регуляції водного балансу у тварин різноманітніше, ніж у рослин. Їх можна розділити на поведінкові, морфологічні і фізіологічні.

До поведінкових пристосувань належать пошуки водопоїв, вибір місця існування, риття нор. В норах вологість повітря наближається до 100%, навіть коли на поверхні дуже сухо. Це знижує необхідність випаровування через

покриви, економить вологу в організмі. Для пойкилотермних основний шлях збереження водного балансу в пустелі — уникнення зайвих теплових навантажень.

До морфологічних способів підтримки нормального водного балансу відносяться утворення, що сприяють затримці води в тілі: раковини наземних равликів, ороговілі покриви рептилій, розвиток епікутикули у комах.

Фізіологічні пристосування до регуляції водного обміну — це здатність до утворення метаболічної вологи, економії води при виділенні сечі і калу, розвиток витривалості до зневоднення організму, величина потовиділення і віддача води із слизових оболонок.

Серед тварин теж можна виділити три екологічні групи, але із-за рухомого способу життя вони виражені неявно.

Гігрофіли — не можуть накопичувати і довго утримувати в тканинах запаси води — багато членистоногих (ногохвістки, комарі, гнус), а також наземні молюски і амфібії. Потребують постійно високої вологості повітря. **Мезофіли** — тварини, що мешкають в умовах помірної вологості. Їх більшість як серед комах, так і серед ссавців. **Ксерофіли** — сухолюби і термофіли одночасно, не витримують високу вологість повітря. У них добре розвинені механізми водообміну і функції утримання води в тілі. У плазунів відсутні шкірні залози, виділяється сечова кислота, а не сечовина. У черепахи вода запасається в сечовому міхурі, гризуни воду отримують з їжею. Верблюд, тушканчики, курдючні вівці воду отримують в результаті окислення жирів, при якому утворюється метаболічна вода.

4. Адаптації організмів.

При всьому різноманітті форм і механізмів адаптацій живих організмів до дії несприятливих факторів середовища їх можна згрупувати в три основні шляхи: активний, пасивний і уникнення несприятливого впливу.

Активний шлях — посилення опірності, розвиток регуляторних здібностей, що дають можливість пройти життєвий цикл і дати потомство, не дивлячись на відхилення умов середовища від оптимальних. Більшою мірою цей шлях властивий гомойотермним організмам, але виявляється і у вищих рослин (прискорення темпів наростання-відмирання пагонів, коріння, швидке цвітіння). Механізми — переважно біохімічні адаптації.

Пасивний шлях — підпорядкування життєвих функцій організму зовнішнім умовам. Полягає в економному використанні енергетичних ресурсів при погіршенні умов життя, підвищенні стійкості клітин і тканин. Виявляється в зниженні інтенсивності обмінних процесів, уповільненні швидкості росту і розвитку, літньому листопаді, мінімізації рослин. Найбільш виражений у рослин і пойкилотермних тварин, у ссавців і птахів — тільки у гетеротермних видів.

Уникнення несприятливих умов середовища — характерний для всіх живих істот. Проходження життєвих циклів в найбільш сприятливу пору року (активні процеси — у вегетаційний сезон, взимку — стан спокою). Для рослин — захищеність бруньок відновлення і молодих тканин сніжним покривом,

підстилкою. Багато дрібних рослин витримують низькі зимові температури, зимуючи під снігом, не маючи ніяких адаптивних рис у вигляді зміни органів або клітин.

Стани спокою.

Всі рослини і тварини готуються до зими, при цьому сповільнюються фізіолого-біохімічні процеси.

У рослин припиняється ріст. У деревних порід, що впадають в стан спокою, інтенсивність дихання знижується до 1/200 – 1/400 від літньої. Органічний спокій характерний для плодів, бульб, бруньок (сплячі бруньки). Вони не проростають, не розпускаються до весни або до пори, поки не отримають «сигнал» чинників середовища, поки не відбудуться біохімічні реакції в ембріональних клітинах і тканинах. **Глибокий спокій** – настає одночасно з органічним; ступінь глибини залежить від виду рослин і умов осені; забезпечує морозостійкість. **Вимушений спокій** – затримка весняного розвитку із-за несприятливих умов.

У тварин теж декілька станів спокою. **Сплячка** – літня – через високі температури і дефіцит води, зимова – через холод. Не завжди у ссавців під час зимового сну сповільнюються обмінні процеси – у бурих і білих ведмедів взимку народжуються дитинчата. **Анабіоз** – стан організму, при якому життєві процеси настільки завмирають, що ознаки життя відсутні. Організм зневоднюється і тому може переносити дуже низькі температури (до -271°C), але при цьому не відбувається порушення макромолекул в клітинах. Анабіоз характерний для спор, насіння, висохлих лишайників, простих одноклітинних. **Діапауза** – стан тимчасової зниженої фізіологічної активності – властива членистоногим. У цей період сповільнюються процеси обміну, підвищується стійкість до несприятливих умов середовища. Розрізняють зимову і літню (у дощових черв'яків, у кільчастого шовкопряда, дубової і горіхової павлиноочки, листоїдів) діапаузи. Може наступати на певній стадії розвитку (лялечки, гусениці, яйця), триває від декількох тижнів до року і часто не пов'язана з погіршенням умов. У сумчастих може непередбачувано затриматися розвиток плоду до настання сприятливого поєднання факторів середовища – у відповідь «сплячка».

? Питання для самоконтролю:

- 1) ФАР – це:
 - а) кількість сонячної енергії, яку отримують рослини протягом вегетаційного періоду;
 - б) тривалість світлого періоду доби;
 - с) певна довжина хвиль, яку рослини використовують для фотосинтезу.
- 2) Основою функціонування біологічного годинника є:
 - а) температурні коливання;
 - б) фотоперіодизм;
 - с) сезонні зміни вологості.
- 3) Здатність тварин розрізняти кольори:

- a) з віком зменшується;
 - b) з віком збільшується;
 - c) формується в процесі життя;
 - d) залежить від добового періоду активності.
- 4) Ефективна температура – це:
- a) температурний поріг розвитку;
 - b) температура комфорту;
 - c) різниця між температурою середовища та температурним порогом розвитку.
- 5) Яка з морфологічних ознак рослин є водночас пристосуванням і до підвищених, і до знижених температур існування?
- a) редуція листя;
 - b) однорічна форма існування;
 - c) опушення листової поверхні;
 - d) формування вкорочених пагонів.
- 6) Розподіліть перелічені ознаки між 1-склерофітами та 2-гігрофітами:
- a) мають гідатоцисти;
 - b) всисна сила клітин кореня – декілька десятків атмосфер;
 - c) кутикула виражена слабо;
 - d) листя тонкі;
 - e) листя дрібні або сильно розсічені.
- 7) Рослини-сукуленти відносяться до:
- a) ксерофітів;
 - b) мезофітів;
 - c) гідрофітів;
 - d) гігрофітів.
- 8) Розподіліть тварин до екологічної групи відносно вологозабезпечення: гігрофіли;
- a) ксерофіли;
 - b) мезофіли;
 - c) термофіли;
- (1) пустельні комахи;
 - (2) більшість тварин;
 - (3) личинки двокрилих комах;
 - (4) земноводні;
 - (5) плазуни;
 - (6) мокриці;
 - (7) павукоподібні.

Питання для поглибленого вивчення теми:

1. Визначте, яке значення має світло для рослин та для тварин.
2. Проаналізуйте можливі шляхи адаптацій рослин наземно-повітряного середовища мешкання до умов вологозабезпечення.
3. Проаналізуйте можливі шляхи адаптацій тварин наземно-повітряного середовища мешкання до умов вологозабезпечення.

4. Дайте оцінку температури як одному з основних абіотичних факторів наземно-повітряного середовища мешкання.
5. Визначте основні шляхи адаптацій рослин та тварин до гіпертермії.
6. Визначте основні шляхи адаптації рослин та тварин до знижених температур.

Лекція 4. ОСНОВНІ СЕРЕДОВИЩА МЕШКАННЯ

Мета: набути уявлення та засвоїти знання щодо комплексної характеристики основних середовищ мешкання живих істот з урахуванням переваг та складностей кожної з них та можливостей розвитку у організмів загальних та специфічних адаптацій.

План:

1. Водне середовище мешкання.
2. Наземно-повітряне середовище мешкання.
3. Ґрунт як середовище мешкання.
4. Живі організми як середовище мешкання.

Ключові терміни та поняття: екологічна зональність Світового океану, екологічні групи гідробіонтів, фізико-хімічні умови, евтрофікація, топографічні фактори ґрунтоутворення, ґрунтовий профіль, едафон, ектопаразити, ендопаразити, стаціонарний та тимчасовий паразитизм.

У процесі історичного розвитку живі організми освоїли чотири середовища існування. Перше – вода. У воді життя зародилося і розвивалося багато мільйонів років. Друге – наземно-повітряне – на суші і в атмосфері виникли і бурхливо адаптувалися до нових умов рослини і тварини. Поступово перетворюючи верхній шар суші - літосфери, вони створили третє місце існування – ґрунт, а самі стали четвертим місцем існування для паразитів.

1. Водне середовище мешкання

Вода покриває 71% площі земної поверхні. Основна маса води зосереджена в морях і океанах – 94-98%, в полярних льодах міститься близько 1,2% води і зовсім мала частка – менше 0,5% зосереджена в прісних водах річок, озер і боліт.

У водному середовищі мешкає близько 150 000 видів тварин і 10 000 рослин, що складає відповідно всього 7 і 8 % від загального числа видів на Землі.

У морях та океанах, як в горах, виражена вертикальна зональність. Особливо сильно різняться за екологічними умовами **пелагіаль** – вся товща води та **бенталь** – дно. Пелагіаль по вертикалі ділиться на зони: **епіпелагіаль**, **батіпелагіаль**, **абісопелагіаль** **ультраабісопелагіаль** (рис. 3).

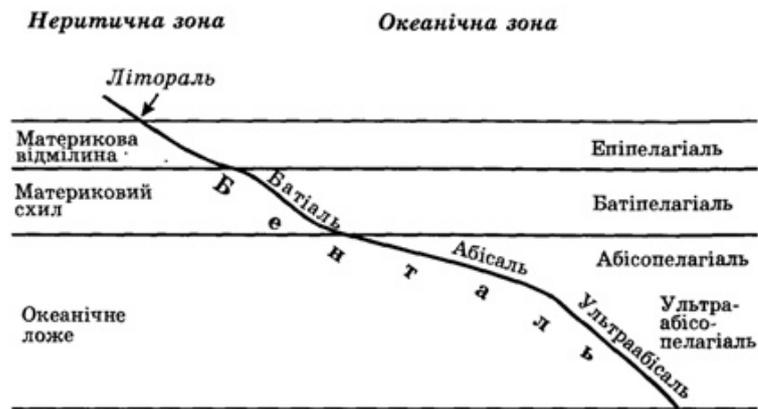


Рис. 3 Екологічні зони Світового океану

Залежно від крутизни спуску і глибини на дні виділяють декілька зон, яким відповідають зони пелагіалі:

- літоральна – кромка берега, що заливається під час припливів;
- супрالیторальна – частина берега вища за верхню припливну межу, куди долітають бризки прибою;
- субліторальна – плавне пониження суші до 200м;
- батіальна – круте пониження суші (материковий схил);
- абісальна – плавне пониження дна океанського ложа; глибина обох зон разом досягає 3-6 км.
- ультраабісальна – глибоководні западини від 6 до 10 км.

Екологічні групи гідробіонтів.

Найбільшою різноманітністю життя відрізняються теплі моря і океани (40000 видів тварин) в області екватора і тропіках, на північ і південь відбувається збіднення флори і фауни морів в сотні разів. Що стосується розподілу організмів безпосередньо в морі, то основна маса їх зосереджена в поверхневих шарах (епіпелагіаль) і в субліторальній зоні. Залежно від способу пересування і перебування в певних шарах, морські мешканці підрозділяються на три екологічні групи: **нектон, планктон і бентос**.

Нектон (*nektos* – плаваючий) - крупні тварини, що активно пересуваються, здатні долати великі відстані і сильні течії: риби, кальмари, ластоногі, кити. У прісних водоймах до нектону відносяться земноводні і безліч комах.

Планктон (*planktos* – блукаючий) – сукупність рослин (фітопланктон: діатомові, зелені і синьо-зелені водорості) і дрібних тваринних організмів (зоопланктон: джгутиконосці, дрібні ракоподібні, крилоногі молюски, медузи, гребнівики, деякі черв'яки), що мешкають на різній глибині, але не здатні до активних пересувань і до протистояння течіям. До складу планктону входять і личинки тварин, утворюючи особливу групу – **нейстон**. Це пасивно плаваюче «тимчасове» населення самого верхнього шару води, представлене різними тваринами (десятиногі, вусоногі і веслоногі ракоподібні, голкокожі, поліхети, риби, молюски) в личинковій стадії. Личинки, дорослішаючи, переходять в нижні шари пелагіалі. Вище нейстона розташовується **плейстон** – це організми,

у яких верхня частина тіла росте над водою, а нижня – у воді (ряска – *Lemma*, сифонофорита ін.). Планктон відіграє важливу роль в трофічних зв'язках біосфери, оскільки є їжею для багатьох водних мешканців, зокрема основним кормом для вусатих китів (*Mysticoceti*).

Бентос (*benthos* – глибина) – гідробіонти дна. Представлений в основному прикріпленими або такими, що поволі пересуваються, тваринами (зообентос: форамініфери, риби, губки, кишковопорожнинні, черв'яки, моллюски, асцидії), більш чисельними на мілководді. На мілководді в бентос входять і рослини (фітобентос: діатомові, зелені, бурі, червоні водорості, бактерії). На глибині, де немає світла, фітобентос відсутній. Найбільш багаті на фітобентос кам'янисті ділянки дна.

В озерах зообентос менш рясний і різноманітний, ніж в морі. Його утворюють прості (інфузорії, дафнії), п'явки, моллюски, личинки комах та ін. Фітобентос озер утворений вільно плаваючими діатомеями, зеленими і синьо-зеленими водоростями; бурі та червоні водорості відсутні.

Фізико-хімічна характеристика водного середовища.

Висока щільність водного середовища визначає особливий склад і характер зміни факторів життєзабезпечення. Одні з них такі ж, що і на суші – тепло, світло, інші специфічні: тиск води (з глибиною збільшується на 1 атмосферу на кожні 10 м), вміст кисню, склад солей, кислотність. Завдяки високій щільності середовища, значення тепла і світла з градієнтом висоти змінюються набагато швидше, ніж на суші.

Тепловий режим. Для водного середовища характерний менший прихід тепла, тому що значна частина його відбивається і не менш значна частина витрачається на випаровування. У порівнянні з наземним середовищем вода має меншу амплітуду коливань добових і сезонних температур. Більше того, водойми істотно вирівнюють хід температур в атмосфері прибережних районів. При відсутності льодового панцира моря в холодну пору року водойми мають утеплюючий вплив на прилеглі території суші, а влітку – охолоджувальний і зволожуючий.

Діапазон значень температури води в Світовому океані складає 38° (від -2 до +36°С), в прісних водоймах – 26° (від -0,9 до +25°С). З глибиною температура води різко падає. До 50 м спостерігаються добові коливання температури, до 400 м – сезонні, глибше вона стає постійною, +1- +3°С. Оскільки температурний режим у водоймах порівняно стабільний, їх мешканцям властива стенотермність.

У зв'язку з різним ступенем прогрівання верхніх і нижніх шарів впродовж року, припливами і відливами, течіями, штормами відбувається постійне перемішування водних шарів. Роль перемішування води для водних мешканців виключно велика, оскільки при цьому вирівнюється розподіл кисню і поживних речовин усередині водойм, забезпечуючи обмінні процеси між організмами і середовищем.

У стоячих водоймах (озерах) помірних широт навесні і осінню має місце вертикальне перемішування, і в ці сезони температура у всьому водоймі стає

однорідною, тобто наступає гомотермія. Влітку і зимою в результаті різкого посилення прогрівання або охолодження верхніх шарів перемішування води припиняється. Це явище називається **температурною дихотомією**, а період тимчасового застою – **стагнацією** (літньою або зимовою). Влітку легші теплі шари залишаються на поверхні, розташовуючись над важкими холодними. Взимку, навпаки, в придонному шарі тепліша вода, оскільки безпосередньо під льодом температура поверхневих вод менша $+4^{\circ}\text{C}$ і вони через фізико-хімічні властивості води стають більш легкими, ніж вода з температурою, вищою за $+4^{\circ}\text{C}$.

У періоди стагнацій чітко виділяються три шари: верхній (**епілімніон**) з найбільш різкими сезонними коливаннями температури води, середній (**металімніон** або **термоклін**), в якому відбувається різкий стрибок температур, і придонний (**гіполімніон**), в якому температура протягом року змінюється слабо. У періоди стагнацій в товщі води утворюється дефіцит кисню – влітку в придонній частині, а взимку і у верхній, внаслідок чого відбуваються замори риби.

Світловий режим. Інтенсивність світла у воді сильно послаблена через його віддзеркалення поверхнею і поглинання самою водою. Це сильно позначається на розвитку фотосинтезуючих рослин.

Поглинання світла тим сильніше, чим менше прозорість води, яка залежить від кількості зважених в ній частинок (мінеральні суспензії, планктон). Зменшується вона при бурхливому розвитку дрібних організмів влітку, а в помірних і північних широтах – ще і взимку, після встановлення льодового покриву і укриття його зверху снігом.

Прозорість характеризують граничною глибиною, на якій ще видно білий диск, що спеціально опускається, діаметром близько 20 см (диск Секі). Найпрозоріші води — в Саргасовому морі: диск видно до глибини 66,5 м. У Тихому океані диск Секкі видно до 59 м, в Індійському — до 50 м, в дрібних морях — до 5—15 м. Прозорість річок в середньому 1—1,5 м, а в найкаламутніших річках всього декілька сантиметрів.

У океанах, де вода дуже прозора, на глибину 140 м проникає 1% світловій радіації, а в невеликих озерах на глибину 2 м проникають всього лише десяти долі відсотка. Промені різних частин спектру поглинаються у воді неоднаково, спочатку поглинаються червоні промені. З глибиною колір води стає спочатку зеленим, потім блакитним, синім і в кінці – синьо-фіолетовим, переходячи в повний морок. Відповідно міняють колір і гідробіонти, що адаптуються не тільки до складу світла, але і до його нестачі – хроматична адаптація. У світлих зонах, на мілководдях, переважають зелені водорості (*Chlorophyta*), хлорофіл яких поглинає червоні промені, з глибиною вони змінюються бурими (*Phaeophyta*) і далі червоними (*Rhodophyta*). На великих глибинах фітобентос відсутній.

До нестачі світла рослини пристосувалися розвитком хроматофорів крупних розмірів, а також збільшенням площі асимілюючих органів (індексу листової поверхні). Для глибоководних водоростей типове сильно розітнуте

листя, пластинки листя тонкі, серпанкові. Для напівзанурених і плаваючих рослин характерна гетерофілія – листя над водою такі ж, як у наземних рослин, мають цілісну пластинку, розвинений продиховий апарат, а у воді листя вузьке ниткоподібне та дуже тонке.

Тварини, як і рослини, закономірно змінюють своє забарвлення з глибиною. У верхніх шарах вони яскраво забарвлені в різні кольори, в сутінковій зоні (морський окунь, корали, ракоподібні) забарвлені в кольори з червоним відтінком, бо так зручніше ховатися від ворогів. Глибоководні види позбавлені пігментів. У темних глибинах океану як джерело зорової інформації організми використовують світло, що генерується живими істотами-біолюмінесценція.

Висока щільність (1 г/см^3 , що в 800 разів більше за щільність повітря) і **в'язкість** води (у 55 разів вища за повітря) призвели до розвитку спеціальних адаптацій гідробіонтів. Так, у рослин дуже слабо розвинені або зовсім відсутні механічні тканини – опорою є сама вода. Більшості властива плавучість за рахунок повітряновмістних міжклітинних порожнин. Характерне активне вегетативне розмноження, розвиток гідрохорії – винесення квітконосів над водою і розповсюдження пилку, насіння і спор поверхневими течіями.

У тих тварин, що живуть в товщі води і активно плавають, тіло має обтічну форму і змащено слизом, що зменшує тертя при пересуванні. Розвинені пристосування для підвищення плавучості: скупчення жиру в тканинах, плавальні міхури у риб, повітряновмістні порожнини у сифонофор. У пасивно плаваючих тварин збільшується питома поверхня тіла за рахунок виростів, шпильок, додатків; тіло сплющується, відбувається редукція скелетних органів. Різні способи пересування: вигинання тіла, за допомогою джгутиків, вій, реактивний спосіб пересування (головноногі молюски). У придонних тварин зникає або слабо розвинений скелет, збільшуються розміри тіла, звичайна редукція зору, розвиток органів дотику.

Течії. Характерна ознака водного середовища – рухливість. Вона обумовлена припливами і відливами, морськими течіями, штормами, різними рівнями висот.

У проточних водоймах рослини міцно прикріплюються до нерухомих підводних предметів. Це зелені і діатомові водорості, водяні мохи, які утворюють щільний покрив на швидких перекатах річок. В прибіжно-відливній смузі морів багато тварин також мають пристосування для прикріплення до дна (червононогі молюски, вусоногі раки), або ж ховаються між камінням. У риб проточних вод тіло в поперечнику кругле, а у риб, що мешкають у дна, як і у придонних безхребетних тварин, тіло плоске. У багатьох на черевній стороні є органи фіксації до підводних предметів.

Солоність води. Природним водоймам властивий певний хімічний склад. Переважають карбонати, сульфати, хлориди. У прісних водоймах концентрація солей не більше 0,5 ‰ (причому близько 80% складають карбонати), у морях –

від 12 до 35 ‰ (в основному хлориди і сульфати). При солоності більше 40 промілеводойму називають гіпергалінною або пересоленою.

У прісній воді (гіпотонічне середовище) добре виражені процеси осморегуляції. Гідробіонти вимушені постійно видаляти воду, яка в них надходить, вони гомойосмотичні (інфузорії кожні 2-3 хвилини «прокачують» через себе кількість води, що дорівнює її вазі). У солоній воді (ізотонічне середовище) концентрація солей в тілах і тканинах гідробіонтів однакова (ізотонічна) з концентрацією солей, розчинених у воді, – вони пойкилоосмотичні. Тому у мешканців солоних водойм осморегуляторні функції не розвинені, і вони не змогли заселити прісні водойми.

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

Типові морські і типові прісноводні види – стеногалінні, не витримують значних змін в солоності води. Еврігалінних видів небагато. Вони звичайні в солоноватих водах (прісноводий судак, щука, лящ, кефаль, приморські лососі).

Склад газів у воді. У воді кисень - найважливіший екологічний чинник. У насиченій киснем воді вміст його не перевищує 10 мл в 1 л, це в 21 раз нижче, ніж в атмосфері. При перемішуванні води, особливо в проточних водоймах і при зменшенні температури вміст кисню зростає. Деякі риби дуже чутливі до дефіциту кисню (форель, харіус) і тому віддають перевагу холодним гірським річкам і струмкам. Інші риби (карась, сазан, плітка) невибагливі до вмісту кисню і можуть жити на дні глибоких водойм. Багато водяних комах, личинки комарів, легеневі молюски теж толерантні до вмісту кисню у воді, тому що вони час від часу піднімаються до поверхні і заковтують свіже повітря.

Вуглекислого газу у воді достатньо - 40-50 см³/л, що майже в 150 разів більше, ніж в повітрі. Він використовується у фотосинтезі рослин і йде на формування вапняних скелетних утворів тварин (раковини молюсків, покриви ракоподібних, каркаси радіолярій та ін.).

Кислотність. У прісноводних водоймах кислотність води, або концентрація водневих іонів, варіює набагато сильніше, ніж в морських – від рН=3,7-4,7 (кислі) до рН=7,8 (лужні). Багато в чому саме кислотністю води визначається видовий склад рослин та гідробіонтів. У кислих водах боліт ростуть сфагнові мохи і живуть у великій кількості раковини корененіжки, але немає молюсків-жабурниць (*Unio*), рідко зустрічаються інші молюски. У лужному середовищі розвиваються багато видів рдестів, елодея. Більшість прісноводних риб живуть в діапазоні рН від 5 до 9 і масово гинуть за межами цих значень. Максимально продуктивні води з рН 6,5-8,5.

Кислотність може служити індикатором швидкості загального метаболізму угруповання. У водах з низьким рН міститься мало біогенних елементів, тому продуктивність тут у край мала.

Гідростатичний тиск в океані має велике значення. Із зануренням у воду на 10 м тиск зростає на 1 атмосферу. У найглибшій частині океану тиск досягає 1000 атмосфер. Багато тварин здатні переносити різкі коливання тиску, особливо якщо у них в тілі немає вільного повітря. Інакше можливий розвиток газової емболії. Високий тиск, характерний для великих глибин, як правило, пригнічує процеси життєдіяльності.

За кількістю доступної для гідробіонтів органічної речовини водойми можна розділити на: - **оліготрофні** (блакитні і прозорі) – небагаті на корм, глибокі, холодні; - **еутрофні** (зелені) – багаті на корм, теплі; **дистрофні** (коричневі) – бідні на корм, кислі внаслідок попадання великої кількості гумінових кислот ґрунту. **Евтрофікація** – збагачення водойм органічними поживними речовинами під дією антропогенного чинника (н-д, спуску стічних вод).

Екологічна пластичність гідробіонтів. Прісноводні рослини і тварини екологічно більш пластичні (евритермні, евригалінні), ніж морські, мешканці прибережних зон більш пластичні (евритермні) ніж глибоководні. Є види, що володіють вузькою екологічною пластичністю по відношенню до одного чинника (лотос – стенотермний вигляд, рачок артемія (*Artimia solina*) – стеногалінний) і широкою, – по відношенню до інших. Залежить пластичність і від віку, і від фази розвитку.

Звук розповсюджується у воді швидше, ніж в повітрі. Орієнтація на звук розвинена у гідробіонтів в цілому краще, ніж зорова. Ряд видів уловлює навіть коливання дуже низької частоти (інфразвуки), що виникають при зміні ритму хвиль. Ряд гідробіонтів відшукує їжу і орієнтується за допомогою ехолокації—сприйняття відбитих звукових хвиль (китоподібні). Багато хто сприймає відбиті електричні імпульси, генеруючи при плаванні розряди різної частоти.

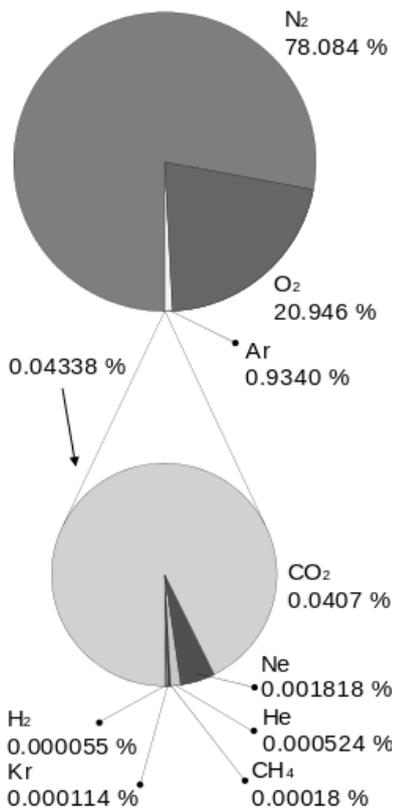
Найбільш стародавній спосіб орієнтації, властивий всім водним тваринам, - сприйняття хімізму середовища. Хеморецептори багатьох гідробіонтів володіють надзвичайною чутливістю.

2. Наземно-повітряне середовище мешкання.

Екологічні фактори наземно-повітряного середовища відрізняються від інших місць існування високою інтенсивністю світла, значними коливаннями температури і вологості повітря, кореляцією всіх чинників з географічним положенням, добовими та сезонними коливаннями. Середовище газоподібне, тому характеризується низькою вологістю, щільністю і тиском, високим вмістом кисню.

Характеристика основних абіотичних кліматичних чинників середовища: світла, температури, вологості – була надана вище (лекція 3).

Газовий склад атмосфери також є важливим кліматичним чинником. Приблизно 3 -3,5 млрд. років назад атмосфера містила азот, аміак, водень, метан і водяну пару, а вільний кисень в ній був відсутній. Склад атмосфери в значній мірі визначався вулканічними газами.



В даний час атмосфера складається переважно з азоту, кисню і відносно меншої кількості аргону і вуглекислого газу. Всі інші наявні в атмосфері гази містяться лише в слідових кількостях. Особливе значення для біоти має відносний вміст кисню і вуглекислого газу.

Високий вміст **кисню** сприяв підвищенню обміну речовин у наземних організмів в порівнянні з первинно-водними. Саме у наземній обстановці, на базі високої ефективності окислювальних процесів в організмі, виникла гомойотермія тварин. Кисень, через постійно високий його вміст в повітрі, не є чинником, що лімітує життя в наземному середовищі. Лише місцями, в специфічних умовах, створюється тимчасовий його дефіцит, наприклад в скупченнях рослинних залишків, що розкладаються, запасах зерна, муки і тому подібне.

Вміст **вуглекислого газу** може змінюватися в окремих ділянках приземного шару повітря в досить значних межах. Наприклад, за відсутності вітру в центрі великих міст концентрація його зростає в десятки разів. Закономірні добові зміни вмісту вуглекислоти в приземних шарах, пов'язані з ритмом фотосинтезу рослин, і сезонні, обумовлені змінами інтенсивності дихання живих організмів, переважно мікроскопічного населення ґрунтів. Підвищене насичення повітря вуглекислим газом виникає в зонах вулканічної активності, біля термальних джерел і інших підземних виходів цього газу. Низький вміст вуглекислого газу гальмує процес фотосинтезу. В умовах закритого ґрунту можна підвищити швидкість фотосинтезу, якщо збільшити концентрацію вуглекислого газу; цим користуються в практиці тепличного і оранжерейного господарства.

Азот повітря для більшості мешканців наземного середовища представляє інертний газ, але ряд азотфікуючих мікроорганізмів володіє здатністю зв'язувати його і залучати до біологічного круговороту.

Місцеві **домішки**, що поступають в повітря, також можуть істотно впливати на живі організми. Це особливо відноситься до отруйних газоподібних речовин — метану, оксиду сірки (IV), оксиду вуглецю (II), оксиду азоту (IV), сірководню, сполукам хлору, а також до частинок пилу, сажі і т. п., що засмічує повітря в промислових районах. Основне сучасне джерело хімічного і фізичного забруднення атмосфери — антропогенне. Оксид сірки (SO₂), наприклад, отруйний для рослин навіть в концентраціях від 0,0002 до однієї мільйонної від об'єму повітря. Деякі види біоти особливо чутливі до SO₂ і служать чутливим індикатором його накопичення в повітрі (наприклад, лишайники).

Низька щільність повітря визначає його малу підйомну силу і незначну опірність. Мешканці повітряного середовища повинні володіти власною опорною системою, що підтримує тіло: рослини — різноманітними механічними тканинами, тварини — твердим або гідростатичним, скелетом. Крім того, всі мешканці повітряного середовища тісно пов'язані з поверхнею землі, яка служить їм для прикріплення і опори. Життя в зваженому стані в повітрі неможливе. Правда, безліч мікроорганізмів і тварин, спори, насіння і пилок рослин регулярно присутні в повітрі і розносяться повітряними течіями (анемохорія), багато тварин здатні до активного польоту, проте у всіх цих видів основна функція їх життєвого циклу — розмноження — здійснюється на поверхні землі. Для більшості з них перебування в повітрі пов'язане тільки з розселенням або пошуком здобичі.

Вітер може лімітувати активність і навіть розповсюдження організмів. Вітер здатний навіть змінювати зовнішній вигляд рослин: у відкритих гірських районах вітер лімітує ріст рослин, призводить до викривлення з навітряного боку. Крім того, вітер підсилює транспірацію в умовах низької вологості. Велике значення мають **бури**, хоча їх дія суто локально. Урагани здатні переносити тварин і рослини на великі відстані і тим самим змінювати склад біотичних угруповань.

Тиск не є лімітуючим фактором безпосередньої дії, проте він має пряме відношення до погоди і клімату, які безпосередньо впливають на живих істот. Мала щільність повітря обумовлює порівняно низький тиск на суші. У нормі він дорівнює 760 мм рт. ст. Із збільшенням висоти над рівнем моря тиск зменшується. На висоті 5800 м він дорівнює лише половині нормального. Низький тиск може обмежувати розповсюдження видів в горах. Для більшості хребетних верхня межа життя близько 6000 м. Зниження тиску спричиняє зменшення забезпеченості киснем і зневоднення тварин за рахунок збільшення частоти дихання. Приблизно такі ж межі просування в гори вищих рослин. Декілька витриваліші членистоногі (ногохвістки, кліщі, павуки), які можуть зустрічатися на льодовиках вище за межу рослинності. В цілому всі наземні організми набагато більш стенобатні за водних.

Чинники рельєфу (топографія).

Головним топографічним чинником є **висота**. З висотою знижуються середні температури, збільшується добовий перепад температур, зростають кількість опадів, швидкість вітру і інтенсивність радіації, знижуються атмосферний тиск і концентрації газів. Всі ці чинники впливають на рослини і тварин. В результаті звичайним явищем стала вертикальна зональність.

Гірські ланцюги можуть служити кліматичними бар'єрами. Гори служать також бар'єрами для розповсюдження і міграції організмів і можуть грати роль лімітуючого чинника в процесах видоутворення.

Ще один топографічний чинник - **експозиція схилу**. У Північній півкулі схили, обернені на південь, отримують більше сонячного світла, тому

інтенсивність світла і температура тут вище, ніж на дні долин і на схилах північної експозиції. У Південній півкулі має місце зворотна ситуація.

Важливим чинником рельєфу є також **крутизна схилу**. Для крутих схилів характерні швидкий дренаж і змивання ґрунтів, тому тут ґрунти малопотужні і сухіші, з ксероморфною рослинністю. Якщо ухил перевищує 35°, ґрунт і рослинність зазвичай не утворюються, а створюють осип з рихлого матеріалу.

Сніговий покрив. Добові коливання температур проникають в товщу снігу лише до 25 см, глибше температура майже не змінюється, що захищає бруньки відновлення, оберігає від вимерзання зелені частини рослин. Дрібні наземні звірки ведуть і взимку активний спосіб життя, прокладаючи під снігом і в його товщі цілі галереї ходів, для деяких характерне навіть зимове розмноження.

Крупним тваринам зимовий сніговий покрив заважає здобувати корм. Пересування по рихлому глибокому снігу також утруднене для тварин.

Білизна сніжного покриву демаскує темних тварин, тому розвивається сезонна зміна забарвлення.

Пожежі як екологічний чинник бувають різних типів і залишають після себе різні наслідки. Верхові або дикі пожежі, тобто дуже інтенсивні, руйнують всю рослинність і всю органіку ґрунту, наслідки ж низових пожеж абсолютно інші. Верхові пожежі мають лімітуючу дію на більшість організмів – біотичному угрупованню доводиться починати все спочатку з того, що залишилося, і повинно пройти багато років, доки ділянка знову стане продуктивною. Низові пожежі, навпаки, володіють вибірковою дією: для одних організмів вони виявляються більш лімітуючими, для інших - менш лімітуючим чинником і таким чином сприяють розвитку організмів з високою толерантністю до пожеж. Крім того, невеликі низові пожежі доповнюють дію бактерій, розкладаючи відмерлі рослини і прискорюючи перетворення мінеральних елементів живлення на форму, придатну для використання новими поколіннями рослин.

Якщо низові пожежі трапляються регулярно раз в декілька років, на землі залишається мало вітролому, це знижує вірогідність спалаху крон. У лісах, що не горіли більше 60 років, накопичується стільки горючої підстилки і відмерлої деревини, що при її займанні верхова пожежа майже неминуча.

Рослини виробили спеціальні адаптації до пожежі, так само як вони зробили по відношенню до інших абіотичних чинників. Зокрема, бруньки злаків і сосни приховані від вогню в глибині пучків листя або хвоїнок. У періодично вигоряючих місцях проживання ці види рослин мають переваги і вогонь сприяє їх збереженню, вибірково сприяючи навіть процвітанню; широколистяні ж породи позбавлені захисних пристосувань від вогню, він для них згубний.

Таким чином, пожежі підтримують стійкість лише деяких екосистем. Листопадним і вологим тропічним лісам, рівновага яких складалася без впливу вогню, навіть низова пожежа може заподіяти великий збиток, зруйнувавши

багатий гумусом верхній горизонт ґрунту, призвести до ерозії і вимивання з нього біогенних речовин.

Іонізуюче випромінювання - випромінювання з дуже високою енергією - є невід'ємною характеристикою навколишнього середовища. При взаємодії з речовиною, випромінювання вибиває електрони з атомів і приєднує їх до інших атомів з утворенням пар позитивних і негативних іонів. Іонізація є основною причиною радіаційного пошкодження цитоплазми, ступінь якого пропорційний числу пар іонів, що утворилися в пошкодженій речовині. Джерелом природного, або фонового, випромінювання служать космічні промені і природні радіоактивні ізотопи, що містяться в гірських породах і ґрунті.

3. Ґрунт як місце існування

Земля - єдина з планет має ґрунт (едасфера, педосфера) – особливу, верхню оболонку суші. В. В. Докучаєв вперше назвав ґрунт самостійним природним тілом і довів, що ґрунт є "таке ж самостійне природно-історичне тіло, як будь-яка рослина, будь-яка тварина, будь-який мінерал. Воно є результат, функція сукупної, взаємної діяльності клімату даної місцевості, її рослинних і тваринних організмів, рельєфу і віку країни, нарешті, підґрунтя, тобто ґрунтових материнських гірських порід. Всі ці агенти ґрунтоутворення, по суті, абсолютно рівнозначні величини і беруть рівноправну участь в утворенні нормального ґрунту".

Під ґрунтом треба розуміти всі поверхневі шари гірських порід, перероблені і змінені сумісною дією клімату (світло, тепло, повітря, вода), рослинних і тваринних організмів".

До складу ґрунту входять чотири основні структурні компоненти: мінеральна основа (зазвичай 50-60% загального складу ґрунту), органічна речовина (до 10%), повітря (15-25%) і вода (25-30%).

Мінеральна основа (скелет) (50-60% всього ґрунту) – це неорганічна речовина, що утворилася в результаті вивітрювання підстилаючої гірської (материнської, ґрунтоутворюючої) породи.

Понад 50% мінерального складу ґрунту займає кремнезем SiO_2 , від 1 до 25% припадає на глинозем Al_2O_3 , від 1 до 10% - на оксиди заліза Fe_2O_3 , від 0,1 до 5% - на оксиди магнію, калію, фосфору, кальцію. Мінеральні елементи, що складають речовину ґрунтового скелета, різні по розмірах - від валунів і каменів до піщаних крупинок - частинок діаметром 0,02-2 мм, мула - 0,002-0,02 мм і найдрібніших частинок глини - менше 0,002 мм в діаметрі. Їх співвідношення визначає структуру ґрунту.

Від співвідношення в ґрунті глини і піску, розмірів фрагментів залежать проникність і пористість ґрунту, що забезпечують циркуляцію як води, так і повітря. Піщані ґрунти швидше дрениються і втрачають поживні речовини із-за олушення, але їх вигідно використовувати для отримання ранніх врожаїв, оскільки їх поверхня висихає навесні швидше, ніж у глинистих ґрунтів, що призводить до кращого прогрівання. Із збільшенням каменястості ґрунту зменшується його здатність утримувати воду. У помірному кліматі ідеально,

якщо ґрунт утворений рівними кількостями глини і піску, тобто представляє собою суглинок. В цьому випадку ґрунтам не загрожує ані перезволоження, ані пересихання. І те, і інше однакове згубно як для рослин, так для і тварин.

Органічна речовина ґрунту утворюється при розкладанні мертвих організмів, їх частин і екскрементів. Органічні залишки, що неповністю розклалися, називаються підстилкою, а кінцевий продукт розкладання - аморфна речовина, в якій вже неможливо розпізнати первинний матеріал - **гумусом**. У хімічному плані це дуже складна суміш змінного складу, утворена органічними молекулами різних типів; в основному гумус складається з фенолових з'єднань, карбонових кислот і складних ефірів жирних кислот. Специфічні органічні речовини ґрунту – це фульвові (утворюються в сильно кислому середовищі, н-р хвойного лісу) і гумінові (характерні для ґрунтів із слабо лужною реакцією) кислоти. Від співвідношення цих кислот залежить процес гумусонакопичення (максимальний при г/ф більше 1) і мінералізації (максимально при г/ф менше 0,2), що позначається на біологічних круговоротах.

Гумус, подібно до глини, знаходиться в колоїдному стані. Так само як і глина, гумус має велику поверхню частинок і високу катіонообмінну здатність. Ця здатність особливо важлива для ґрунтів з низьким змістом глини. Аніони в гумусі - це карбоксильні і фенолові групи. Завдяки своїм фізичним і хімічним властивостям гумус покращує структуру ґрунту і її аерацію, а також підвищує здатність утримувати воду і поживні речовини.

Одночасно з процесом гуміфікації життєво важливі елементи переходять з органічних сполук в неорганічних в процесі мінералізації, наприклад, азот- в іони амонію NH_4^+ , фосфор - в ортофосфат-іони H_2PO_4^- , сірка - в сульфат-іон SO_4^{2-} .

Ґрунтове повітря (15-25%) також як і ґрунтова вода, знаходиться в порах між частинками ґрунту. Порізність (об'єм пор) зростає в ряду від глини до суглинків і пісків. Між ґрунтом і атмосферою відбувається вільний газообмін. Зазвичай в повітрі ґрунту із-за дихання організмів, що населяють його, декілька менше кисню і більше вуглекислого газу, ніж в атмосферному повітрі.

З глибиною кількість кисню зменшується (від 21% до 10%, а іноді до 0%), а зміст вуглекислого газу, навпаки, збільшується (від 0,03% біля поверхні до 20% в глибині сильно гуміфікованих ґрунтів). Приблизною межею переходу від аеробних до анаеробних умов існування вважається 5% зміст кисню в повітрі дерново-підзолистих ґрунтів і 2,5% - чорнозему. Кисень в ґрунті дифундує від поверхні в глибину, а CO_2 – з глибини на поверхню. Виділення вуглекислого газу в приземний шар атмосфери називається диханням ґрунту (від 3 г/м² до 20).

Якщо йде процес заболочування, то ґрунтове повітря витісняється водою і умови стають анаеробними. Ґрунт поступово стає кислим, оскільки анаеробні організми продовжують виробляти вуглекислий газ. Ґрунт, якщо він небагатий на основи, може стати надзвичайно кислим, а це разом з виснаженням запасів

кисню несприятливо впливає на ґрунтові мікроорганізми. Тривалі анаеробні умови ведуть до відмирання рослин.

Вода (25-30%) в ґрунті представлена 4 типами: гравітаційною, гігроскопічною (зв'язаною), капілярною і пароподібною.

Гравітаційна – рухома вода, займає широкі проміжки між частинками ґрунту, просочується вниз під власною вагою до рівня ґрунтових вод. Це веде до вилуження, тобто до вимивання з ґрунту різних мінеральних речовин, зокрема азоту.

Гігроскопічна, або зв'язана – адсорбується навколо колоїдних частинок (глина, кварц) ґрунту і утримується у вигляді тонкої плівки за рахунок водневих зв'язків. Звільняється від них при високій температурі (102-105°C). Рослинам вона недоступна, не випаровується. У глинистих ґрунтах такої води до 15%, в піщаних – 5%.

Капілярна – утримується навколо ґрунтових частинок силою поверхневого тяжіння. По вузьких порах і каналах – капілярах, піднімається від рівня ґрунтових вод або розходить від порожнин з гравітаційною водою. Краще утримується глинистими ґрунтами, легко випаровується. Рослини легко поглинають її.

Пароподібна – займає всі вільні від води пори. Випаровується в першу чергу.

Будова ґрунтового профілю

Будова ґрунтів неоднорідна як по горизонталі, так і по вертикалі. Горизонтальна неоднорідність ґрунтів відображає неоднорідність розміщення ґрунтоутворюючих порід, положення в рельєфі, особливості клімату і узгоджується з розподілом по території рослинного покриву. Для кожного типу ґрунтів характерна своя вертикальна неоднорідність, або **ґрунтовий профіль**, що формується в результаті вертикальної міграції води, органічних і мінеральних речовин. Цим профілем є сукупність шарів або горизонтів.

1. Перегнійно-аккумулятивний горизонт А. В ньому накопичується і перетворюється органічна речовина. Після перетворення частина елементів з цього горизонту виноситься з водою в ті, що розташовані нижче.

Цей горизонт найбільш складний і важливий з всього ґрунтового профілю за своїм біологічним значенням. Він складається з лісової підстилки – **А₀**, утвореною наземним опадом (відмерла органіка слабого ступеня розкладання на поверхні ґрунту). За складом і потужністю підстилки можна судити про екологічні функції рослинного угруповання, його походження, стадію розвитку. Нижче за підстилку розташовується темнозбарвлений гумусовий горизонт – **А₁**, утворений подрібненими залишками рослинної маси і маси тварин різного ступеню розкладання. У деструкції залишків беруть участь хребетні тварини (фітофаги, сапрофаги, копрофаги, хижаки, некрофаги). Після подрібнення органічні частинки поступають в наступний нижній горизонт – елювіальний (**А₂**). В ньому відбувається хімічне розкладання гумусу на прості елементи.

2. Ілювіальний, або горизонт вмивання В. В ньому осідають і перетворюються в ґрунті розчини з'єднання, винесені з горизонту А. Це

гумінові кислоти і їх солі, що вступають в реакцію з корою вивітрювання і засвоюються і корінням рослин.

3. Материнська (підстилаюча) порода (кора вивітрювання) або горизонт С. З цього горизонту (теж після перетворення) мінеральні речовини переходять в ґрунт.

Екологічні групи ґрунтових організмів

Виходячи із ступеня рухливості і розмірів, вся ґрунтова фауна згрупована в три екологічні групи:

Мікробіотипабо мікробіота: бактерії, зелені і синьо-зелені водорості, гриби, прості одноклітинні. Це водні організми. Живуть в порах ґрунту, заповнених водою – мікроводоймах. Основна ланка детритного харчового ланцюга. Можуть висихати, а з відновленням достатньої вологості знов оживають.

Мезобіотипабо мезобіота – сукупність дрібних рухомих тварин, які легко дістаються з ґрунту: комахи, нематоди, кліщі (*Oribatei*), дрібні личинки, ногохвістки (*Collembola*) та ін. Дуже багаточисельні – до мільйона особин на 1м². Харчуються детритом, бактеріями. Користуються природними порожнинами у ґрунті, самі не риють собі ходів. При зниженні вологості уходять в глибину. Пристосування від зневоднення: захисні чешуйки, суцільний товстий панцир. "Паводки" мезобіота переживає в пухирцях ґрунтового повітря.

Макробіотип, або макробіота – крупні комахи, дощові черв'яки, рухомі членистоногі, такі, що живуть між підстилкою і ґрунтом, інші тварини, аж до риючих ссавців (кроти, землерийки). Переважають дощові черв'яки (до 300 шт/м²).

Кожному типу ґрунтів і кожному горизонту відповідає свій комплекс живих організмів, що беруть участь в утилізації органіки, – **едафон**. Найбільш численним і складним складом живих організмів володіють верхні – органогенні горизонти. В ілювіальному мешкають тільки бактерії (сіркобактерії, азотфіксатори), що не потребують кисню.

В едафоні виділяють три групи:

Геобіонти – постійні мешканці ґрунту (дощові черв'яки (*Lymbricidae*), багато первинно безкрилих комах (*Apterigota*), з ссавців кроти, сліпуни.

Геофіли – тварини, у яких частина циклу розвитку проходить в іншому середовищі, а частина – в ґрунті. Це більшість комах, що літають (саранові, жуки, комарі-довгоніжки, капустянки, багато метеликів). Одні в ґрунті проходять фазу личинки, інші – фазу лялечки.

Геоксени – тварини, які іноді відвідують ґрунт як укриття або притулок. До них відносяться всі ссавці, що живуть в норах, багато комах (таргани (*Blattodea*), напівжорсткокрилі (*Hemiptera*), деякі види жуків).

Тепловий режим ґрунту представляє сукупність процесів надходження, перенесення, акумуляції і віддачі тепла. Основне джерело тепла – сонячна

енергія. Незначна частина тепла поступає з глибоких шарів Землі і утворюється внаслідок розкладання органічних речовин.

Теплопоглинальна здатність ґрунту багато в чому залежить від її **альbedo** – кількості відбитої сонячної радіації від кількості енергії, що поступила на поверхню (у чорноземі -8-14%, у глини – 16-23%, піску – 34-40%), оскільки решта частини енергії поглинається.

Теплоємність ґрунту (здатність поглинати тепло) менша, ніж у води. Тому сухі піщані ґрунти швидше нагріваються і охолоджуються, ніж вологі глинисті, які довше нагріваються навесні, але і довше утримують тепло восени.

Теплопровідність мінеральної частини ґрунту в 100 разів більша, ніж повітря, а води – в 28 разів. Тому чим вологіший ґрунт, тим більше його теплопровідність, а чим він більш рихлий, тим більше тепла віддається.

Хімічні властивості ґрунту залежать від вмісту мінеральних речовин, які знаходяться в ньому у вигляді іонів. Деякі іони є для рослин отрутою, інші – життєво необхідні. Особливий вплив на характеристики ґрунтів має концентрація іонів водню. Флора ґрунтів, кислотність яких близька до нейтрального значення (рН = 7), особливо багата видами. Вапняні і засолені ґрунти мають рН=8-9, а торф'яні - до 4. На цих ґрунтах розвивається специфічна рослинність.

Можна виділити цілий ряд **екологічних груп рослин** по відношенню до різних властивостей ґрунтів. Так, по реакції на кислотність ґрунту розрізняють: 1) *ацидофільні* види — ростуть на кислих ґрунтах з рН менше 6,7 (рослини сфагнових боліт, біловус); 2) *нейтрофільні* — тяжіють до ґрунтів з рН 6,7—7,0 (більшість культурних рослин); 3) *базифільні* — ростуть при рН більше 7 (мордовник, лісова анемона); 4) *індиферентні* — можуть виростати на ґрунтах з різним значенням рН (конвалія, вівсяниця овеча).

За відношенням до валового складу ґрунти розрізняють: 1) *оліготрофні* рослини, що задовольняються малою кількістю зольних елементів (сосна звичайна, ялівець, акація біла); 2) *евтрофні*, що мають потребу у великій кількості зольних елементів (клен гостролистий, граб, бук, верба біла, ясен, горіх волоський, снитть звичайна, проліска багаторічна); 3) *мезотрофні*, що вимагають помірної кількості зольних елементів (ялина звичайна, горобина, вільха, каштан, дуб звичайний). *Нітрофіли* — рослини, що віддають перевагу ґрунтам, багатим на азот (кропива дводомна). Рослини засолених ґрунтів складають групу *галофітів* (солонець, сарсазан, кокпек). Деякі види рослин приурочені до різних субстратів: *петрофіти* ростуть на кам'янистих ґрунтах, а *псамофіти* і *псамофіли* (мармурові хрущі, мурашині леви) адаптовані до сипких пісків в пустелях. Пристосування до життя в рухомому, сухому середовищі у рослин (саксаул, піщана акація, вівсяниця піщана і ін.): додаткове коріння, сплячі бруньки на корінні. Перші починають рости при засипанні піском, другі при здуванні піску. Від занесення піском рятуються швидким зростанням, редукцією листя. Плодам властива летючість. Від засухи оберігають піщані чохла на корінні, опробковіння кори, сильно розвинене коріння.

Ґрунт – проміжне середовище між водою (температурний режим, низький зміст кисню, насиченість водяними парами, наявність води і солей в ній) і повітрям (повітряні порожнини, різкі зміни вологості і температури у верхніх шарах). Для багатьох членистоногих ґрунт був середовищем, через яке вони змогли перейти від водного до наземного способу життя.

4. Організм як середовище існування

Паразитизм – стародавній спосіб життя. Внутріклітинні паразити виявлені у простих (бактерії, синьо-зелені водорості) і одноклітинних еукаріотів (діатомові, червоні і зелені водорості, амеби, радіолярії). А серед багатоклітинних організмів немає жодного, який не мав би в своєму тілі (рідше – на тілі) паразитів. Чим складніше будова організму і його органів, тим більш різноманітніші умови, в яких можуть проживати його співмешканці (і тим вони численніші).

Англійський вчений А.Е. Шитлі писав, що кожен птах – є справжнім летючим зоопарком. Пір'я служить їжею кліщам-пухоїдам, шкіра – блохам, вошам, москітам. У внутрішніх органах безліч різних черв'яків, в крові – бактерій. У свою чергу перераховані паразити теж служать середовищем життя для інших, дрібніших паразитів – це **гіперпаразитизм**.

Більше половини всіх видів на Землі відноситься до паразитів. Всі паразити діляться на дві групи:

Ектопаразити – зовнішні паразити, що мешкають на поверхні тіла господаря і занурюються в нього органами живлення, присосками (п'явки) або гаусторіями (рослини). Ектопаразити тварин: кліщі, п'явки, блохи, клопи; ектопаразити рослин: повіліки (*Cuscuta*), омела, Петров хрест та ін.

Ендопаразити – паразити тіла господаря, що живуть усередині (гельмінти, бактерії, віруси, найпростіші). У рослин-ендопаразитів тільки органи розмноження виходять назовні, як у видів роду *Rafflesia* або гніздовки клобучкової – *Neottianthe cucullata* (род. *Орхідні*), пучкоцвіта трубоквіткового (*Phacellanthus tubiflorus*) і вертляниці одноквіткової (*Monotropa uniflora*) в приморських лісах. Те ж саме спостерігається у дереворуйнуючих грибів (трутовики, опеньок та ін.)

Багато паразитів повністю втратили зв'язок із зовнішнім світом, і вступають у відносини з ним через свого господаря. Якими ці умови є для господаря, такі вони у результаті і для організмів, що паразитують на ньому. Але між паразитом і господарем існують складні внутрішні взаємини. Реагуючи на виділення паразитів, організм господаря виробляє захисні реакції – активний імунітет. У крові виробляються білкові антитіла, що пригнічують життєдіяльність паразитів. Вироблення їх стимулюється токсинами паразита і перешкоджає повторному зараженню (гуморальний імунітет).

Якщо організм здоровий, то проникнення в його організм патогенним організмам утруднене. Так, хвойні дерева виробляють смолу, розоцвіті – камедь, що затягує механічні пошкодження. Вони заселяються ствольовими шкідниками і вражаються гниллю лише в послабленому стані. У багатьох особин в місці вторгнення шкідників утворюються капсули, що ізолюють

паразитів: гали, розростання пагонів ("відьмині мітли") – у рослин, зооцидії – у тварин.

В свою чергу на реакцію господаря паразит виробляє свою захисну реакцію. Вони стимулюють утворення галів з камерою усередині – для захисту самих паразитів. Відомі приклади вироблення ферментів, що полегшують проникнення в тіло господаря і отримання з нього потрібних речовин (безболісні укуси кровососів і довге незсідання крові після нього).

Переваги паразитизму:

1- у паразитів немає проблем з пошуком їжі; це дає їм можливість швидкого зростання, досягнення великих розмірів і високого потенціалу розмноження;

2 - організм господаря служить надійним захистом від несприятливих умов середовища; немає небезпеки висихання, зміни температурного, сольового і осмотичного режимів.

У всіх паразитів в процесі еволюції відбулися анатомо-морфологічні і фізіологічні зміни, що полягають в спрощенні, аж до повної редукції, окремих органів. У ряду рослин (заразиха, Петров хрест, пучкоцвіт, вертляниця) редукований фотосинтетичний апарат і коріння, листя представлене прозорими лусками, а коріння нагадує гіфи грибів. У паразитів-тварин редукуються органи пересування (крила – у вошів), у тих паразитів, що живуть усередині кишечника і тканин (гельмінтів) немає органів дихання, зору, кінцівок, немає пігментації.

Іноді відбуваються крайні спрощення організації ендopазитів. У стрічкових черв'яків, що живуть в кишечнику ссавців і всмоктують їжу всією поверхнею, немає органів травлення. У сакуліни з ракоподібних, що паразитує на крабах, внутрішні органи представлені мантиєю, статевими залозами і нерозвиненою нервовою системою; тіло сакуліни складається з невеликого мішечка, тонкі вирости якого пронизують все тіло і органи краба. У рафлезії зі всіх надземних органів тільки величезна квітка.

Розрізняють **стаціонарний паразитизм і тимчасовий**. При **стаціонарному** паразитизмі симбіоз між особинами триває довго, іноді все життя. Паразити можуть бути постійними, пов'язаними з одним господарем, і не переходять на інші види, і періодичними – для проходження повного циклу розвитку їм необхідний і проміжний господар, в якому паразит проходить личинкову стадію (стрічкові черв'яки: свинячий і бичачий ціп'яки, іксодові кліщі – переносники вірусу кліщового енцефаліту). При **тимчасовому** паразитизмі паразити лише частину життя пов'язують з господарем (комарі, гнус, овода, постільні клопи). Вихід з тіла господаря назовні може призвести до загибелі зніженого, непристосованого паразита. Але він необхідний для розмноження, і пов'язаного з цим пошуку нового господаря. "Осередки" розмноження – цисти, перецікують період знаходження поза тілом господаря за рахунок товстої оболонки.

? Питання для самоконтролю:

- 1) Всі наземні організми на відміну від гідробіонтів є:
 - a) більш стенобатними;
 - b) менш стенобатними;
 - c) індиферентні до тиску.
- 2) Газовий склад атмосферного повітря:
- 3) При підвищенні висоти над рівнем моря зменшуються такі фізичні показники як:
 - a) середня температура;
 - b) добові перепади температур;
 - c) тиск;
 - d) вологість;
 - e) концентрація кисню;
 - f) швидкість вітру;
 - g) інтенсивність радіації.
- 4) Розподіліть зони океанічного схилу від поверхні до дна:
 - a) абіссаль;
 - b) батіаль;
 - c) супралітораль;
 - d) сублітораль;
 - e) ультраабіссаль;
 - f) літораль.
- 5) Якою є загальна солоність морських водойм?
 - a) до 1-5 ‰ ;
 - b) до 1-10 ‰;
 - c) до 15-25 ‰;
 - d) до 35-40 ‰.
- б) У прісних водоймах основними солями є:
 - a) хлориди;
 - b) сульфати;
 - c) карбонати;
 - d) у прісній воді солей не має взагалі.
- 7) Відносно наземно-повітряного середовища кількість газів (кисню та вуглекислого газу відповідно) у воді становить:
 - a) в 20 разів вище та у 150 разів нижче;
 - b) в 150 разів нижче та у 20 разів вище;
 - c) в 150 разів вище та у 20 разів нижче;
 - d) в 20 разів нижче та у 150 разів вище.
- 8) Мінеральний скелет ґрунту складає:
 - a) 15-25%;
 - b) 25-30%;
 - c) до 10%;
 - d) до 60%.

- 9) Розташуйте складові мінеральної основи ґрунту у порядку від найбільшої за кількістю фракції до найменшої:
- глинозем;
 - кремнезем;
 - оксиди заліза;
 - оксид магнію.
- 10) Альbedo чорнозему порівняно з піщаними ґрунтами:
- більше;
 - менше;
 - дорівнює нулю;
 - не залежить від типу ґрунту.
- 11) Розподіліть рослини за їх вимогами у наступний ряд: 1 - рослини незасолених ґрунтів; 2– рослини кислих ґрунтів; 3 – рослини багатих на зольні елементи ґрунтів; 4– рослини, яким потрібні ґрунти, збіднені на азот; 5– рослини кам'янистих ґрунтів:
- петрофіти;
 - псамофіти;
 - нітрофоби;
 - нітрофіли;
 - ацидофіли;
 - ацидофоби;
 - базифіли;
 - базифоби;
 - галофіли;
 - галофоби;
 - оліготрофи;
 - мезотрофи;
 - евтрофи.

Питання для поглибленого вивчення теми:

- Дайте оцінку живим організмам як середовищу мешкання.
- Доведіть, що водне середовище мешкання порівняно з наземно-повітряним є більш стабільним за умовами. Які додаткові екологічні фактори мають вплив на гідробіонтів?
- Дайте оцінку існуючим середовищам мешкання за складністю умов існування.
- Чому ґрунт вважають найбільш насиченим життям місцем біосфери? Які екологічні умови цьому сприяють?
- Визначте, які характеристики повітря є визначальними для нього, як екологічного фактору наземних істот.
- Визначте специфічні пристосування гідробіонтів.

Лекція 5. КОНЦЕПЦІЯ ЕКОСИСТЕМИ

Мета: набути уявлення та отримати комплекс інтегрованих знань щодо екосистеми як функціональної одиниці в екології, її структуру та класифікації.

План:

1. Поняття про екосистему як функціональну одиницю в екології.
2. Структура екосистеми.
3. Глобальні енергетичні процеси в екосистемах: продукція та розклад органічної речовини.
4. Стабільність екосистеми.
5. Енергетична класифікація екосистем.
6. Біомна класифікація екосистем.

Ключові терміни та поняття: біотичні угруповання, потік енергії, кругообіг речовин, продуценти, консументи, редуценти, глобальна продукція та розклад, пружна та резистентна стійкість, енергетична субсидія, біом.

1. Поняття про екосистему як функціональну одиницю в екології.

Форма і функції живого організму також визначаються фізичними умовами середовища (обтічна форма риб зумовлена законами гідродинаміки, а відсоток кисню в повітрі (21%) визначає швидкість метаболічних процесів у живих організмів).

З іншого боку, життєдіяльність організмів в свою чергу впливає на фізичне середовище. Наприклад, кисень атмосфери - продукт фотосинтезу; коріння рослин сприяють подрібненню породи, а бактерії і гриби прискорюють її вивітрювання і руйнування, беручи участь таким чином у ґрунтоутворенні. Рослини впливають також на кругообіг води: вона не накопичується в тих місцях, де випадають дощі, так як значна її частина випаровується з поверхні ґрунту і листя (площа поверхні листя в 4 рази більша за площу поверхні ґрунту). Тому вирубка лісів призводить до збільшення паводків, посилення ерозії і відкладення мулу, а так само вимивання мінеральних поживних речовин з оголеного ґрунту. Випаровування води з листя рослин сприяє також утриманню вологи в даній місцевості, тому що більша частина виділених парів швидко конденсується і випадає поблизу у вигляді дощу.

Взаємозв'язок фізичного і біологічного світів лежить в основі **концепції екосистеми** в екології. Будь-яка одиниця (біосистема), що включає всі спільно функціонуючі організми (біотичне угруповання) на даній території і взаємодіє з фізичним середовищем таким чином, що потік енергії створює чітко визначені біотичні структури і круговорот речовин між живою і неживою частинами, являє собою **екосистему**.

Термін екосистема вперше запропонований в 1935 році англійським екологом Тенслі, хоча саме уявлення про екосистему виникло значно раніше. **Екосистема - основна функціональна одиниця в екології**, модель якої включає взаємодію *трьох основних компонентів*, а саме, біотичного угруповання, потоку енергії і кругообігу речовин.

При цьому біотичний компонент обов'язково має включати продуцентів (автотрофів), консументів та редуцентів (гетеротрофів). Біогенні елементи (елементи мінерального живлення) і вода можуть використовуватись багаторазово, а потік енергії направлений в одну сторону (від джерела). Передача енергії пов'язує компоненти біотичного угруповання в єдине ціле, в круговороті речовин сполучають абіотичний і біотичний компоненти екосистеми між собою.

Всі екосистеми і біосфера в цілому є відкритими системами: вони повинні отримувати і віддавати енергію, в різному ступені відкриті для потоку речовин, для імміграції та еміграції організмів. Тобто для функціонування і самопідтримки екосистеми необхідне «середовище на вході» і «середовище на виході». Масштаби змін середовища на вході і на виході залежать від розміру системи, її збалансованості, її стадії і ступеня розвитку.

Згідно з визначення екосистема не має обмежень за розміром. Якщо усі три обов'язкові складові присутні, екосистемою можна назвати і океан, і річку, і поле і калюжу, яка не висихає впродовж півроку.

2. Структура екосистеми.

З точки зору трофічної структури екосистему можна розділити на 2 яруси у просторі і часі:

1. Верхній автотрофний ярус («зелений пояс»), де переважає фіксація енергії світла, використання простих неорганічних сполук і накопичення складних органічних сполук.

2. Нижній гетеротрофний ярус («коричневий пояс»), в якому переважають використання, трансформація і розкладання складних речовин.

З біологічної точки зору в екосистемі виділяють:

1. Неорганічні речовини, що включаються в кругообіг.

2. Органічні сполуки, що зв'язують біотичну і абіотичну частини. Деякі сполуки при цьому можуть зустрічатися тільки в біоті (АТФ), а деякі ніколи не зустрічаються в клітинах (гумусові речовини ґрунту).

3. Повітряне, водне і субстратне середовище, що включає кліматичний режим.

4. Продуценти (автотрофи)- фотосинтетики та хемосинтетики.

5. Макроконсументи (фаготрофи) - ті гетеротрофи, які живляться цілими організмами або їх частинами.

6. Мікроконсументи - це сапротрофи, деструктори і осмотрофи, які отримують енергію або шляхом розкладання мертвих тканин, або шляхом поглинання розчиненої органічної речовини. В результаті їх життєдіяльності вивільняються неорганічні елементи живлення, придатні для продуцентів.

3. Глобальні енергетичні процеси в екосистемах: продукція та розклад органічної речовини.

В цілому в природі гетеротрофний процес розкладання приблизно врівноважує автотрофний метаболізм (за рік створюється близько 100 млрд

тонн органічної речовини і така ж кількість окислюється, перетворюючись на CO_2 і H_2O).

Хімічну основу будь-якої продукції органічної речовини у природі складає рівняння:

$$\text{CO}_2 + n\text{H}_2\text{A} \xrightarrow{\text{енергія } \downarrow (h\nu, \text{ОВР})} (\text{H}_2\text{O})_n + n\text{A}.$$

Для фотосинтетиків $\text{A} = \text{O}_2$, відповідно виходить рівняння фотосинтезу.

Для хемосинтетиків $\text{A} = \text{S}$, тому при бактеріальному фотосинтезі кисень не виділяється, однак хемосинтетики відіграють велику роль в екосистемах, де умови несприятливі для життя зелених рослин. Наприклад, глибоководні екосистеми, які беруть участь в круговороті сірки.

У вищих рослин існує три основних біохімічних шляхи відновлення CO_2 (C_3 , C_4 , САМ-метаболізм). Ці групи по-різному реагують на світло, температуру і воду, тому в різних екологічних зонах домінують представники одного типу (у C_3 рослин на синтез 1 г органічних речовин використовується 1 кг води, а у C_4 - 400г).

Хемосинтетики отримують енергію для фіксації CO_2 в результаті простого окислення: NH_3 в нітрити, нітритів в нітрати, сульфідів в атомарну сірку, Fe^{2+} в залізо Fe^{3+} . Такі мікроорганізми можуть існувати в темряві, але більшості з них потрібен O_2 . Існують унікальні глибоководні екосистеми, функціонування яких цілком базується на активності хемосинтетиків. Таки чином завдяки здатності функціонувати у відсутності світла (в опадах, ґрунті, на дні океанів) хемосинтетики використовують енергію, яка інакше була б недоступна для консументів.

Також в природі існує кілька типів розкладання органічної речовини як біологічного окислення, що дає енергію:

1. Аеробне дихання.
2. Анаеробне дихання (бактерії *Desulphovibrium*, які відновлюють SO_4 в глибоких донних безкисневих відкладеннях до газоподібного H_2S , який піднімається у верхні шари водойми, де його використовують інші організми).
3. Бродіння - теж анаеробний процес, але органічна речовина, що окислюється, саме ж і служить акцептором електронів.

Розкладання як процес - результат дії біотичних і абіотичних факторів, однак остаточний розпад відмерлих рослин і тварин завжди здійснюється гетеротрофними організмами або сапрофагами. Вони виділяють ферменти в мертву речовину, деякі продукти її розкладання ними ж і споживаються, інші залишаються в середовищі і служать субстратом для інших видів.

Не всі частини рослин і тварин руйнуються з однаковою швидкістю. Довго руйнуються целюлоза, лігнін, хітин, кістки, волосся. Найбільш стійким продуктом розкладання є гумус - продукт конденсації ароматичних сполук з продуктами розпаду білків і полісахаридів. Гумус і детрит є показниками родючості ґрунту, надаючи йому сприятливу для росту рослин структуру. Крім

того, багато органічних речовин детриту полегшують засвоєння рослинами елементів мінерального живлення або зменшують токсичність важких металів, утворюючи хелатні комплекси.

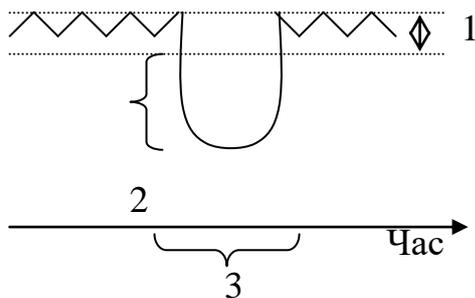
Значну роль в процесах розкладання відіграють дрібні гетеротрофи (найпростіші, ґрунтові кліщі, нематоди). Вони подрібнюють детрит і збільшують доступну площу для впливу мікроорганізмів; виводячи в середовище білки і ростові речовини, стимулюють ріст мікрофлори; стимулюють зростання мікробних популяцій, постійно виїдаючи частину бактерій і грибів. Багато з них є **копрофагами**, тобто організмами, що харчуються екскрементами (наприклад, жук *Popilius*).

Таким чином, в результаті розкладання в екосистемі відбувається: 1. Повернення в кругообіг елементів живлення, що знаходяться в мертвій органіці. 2. Утворюються хелатні комплекси з елементами живлення. 3. Утворюється їжа для детритного харчового ланцюга. 4. Утворюються метаболіти інгібуючої, стимулюючої і часто регуляторної дії (наприклад, травоядні комахи виділяють в середовище речовини, які стимулюють ріст рослин). 5. Утворюється ґрунт. 6. Підтримується склад атмосфери.

4. Стабільність екосистеми

У будь-якій екосистемі існує позитивний і негативна зворотній зв'язок. Позитивний підсилює відхилення і визначає зростання і виживання організмів; негативний зменшує відхилення.

Виділяють два основних типи стійкості екосистем: 1. **Резистентна** - здатність екосистеми чинити опір порушення, підтримуючи незмінними свою структуру і функції. 2. **Пружна** - здатність екосистеми відновлюватися після того, як її структура і функції були порушені.



1. Нормальне функціонування.
2. Міра стійкості.
3. Міра пружності.

Як правило, при сприятливих фізичних умов середовища проявляється резистентна стійкість, а змінених фізичних умовах - пружна. Зазвичай в конкретних екосистемах переважає або перший, або другий тип стійкості. Наприклад, деякі ліси дуже стійкі до пожежі, але якщо все-таки ліс згорить, він відновлюється дуже повільно. А деякі чагарникові екосистеми дуже легко вигорають, але швидко відновлюються за кілька років.

5. Енергетична класифікація екосистем.

Енергетична класифікація заснована на кількості і якості енергії, що надходить. Згідно цієї класифікації виділяють екосистеми:

1. Природні, рухомі сонцем і нічим більше не субсидовані - щорічний приплив енергії в таких екосистемах 1000-10000 ккал на м². Це відкриті океани, великі ділянки гірських лісів і великі глибокі озера. Ці екосистеми практично не отримують ніякої енергії, крім сонячної. Вони займають величезні площі. Саме тут очищаються великі об'єми повітря, повертається в оборот вода, формуються кліматичні умови, але такі екосистеми не здатні підтримувати високу щільність населення.

2. Природні, рухомі сонцем, і з природної енергетичної субсидією (наприклад, енергія припливів і відливів, енергія вітру і дощу, енергія потоку води і т.д.). Щорічний приплив енергії 10000-40000 ккал на м². Допоміжна енергія збільшує продуктивність, тому що заміщає частину сонячної енергії, яка витрачається на самопідтримку. Тим самим збільшується кількість сонячної енергії, яка може бути перетворена в органічну продукцію.

3. Рухомі сонцем і субсидовані людиною - агроекосистеми, аквакультура. Кількість енергії 10-40 000 ккал на м². Системи, що виробляють продукти харчування і отримують дотації в формі пального, добрива, поливу і т.д.

4. Індустріально-міські, рухомі паливом - висококонцентрована енергія палива не просто доповнює, а замінює сонячну енергію. Приплив енергії 100000-3 млн ккал на м².

6. Біомна класифікація екосистем.

Заснована на особливостях рослинності і основних рисах ландшафту.

1. Наземні біоми - ключова характеристика - життєві форми рослинності:

1.1. Тундра: арктична і альпійська. Основний фактор, що лімітує - низька температура і короткий період вегетації. Постійно промерзлі шари ґрунту формують, по суті, вологу арктичну степ (злаки, карликові дерева, лишайники).

1.2. Біоми хвойних лісів. Домінують вічнозелені хвойні, чагарники розвинені слабо, тому що багато тіні. Особливість - цілорічний фотосинтез.

1.3. Листопадні ліси помірної зони. Характерно рівномірний розподіл опадів (750-1500 мм) і помірна температура з чіткими сезонними коливаннями.

1.4. Степ помірної зони. Кількість опадів 250-750 мм (проміжна між тундрою і пустелею). Ключовий фактор - вологість ґрунту + температура + сезонний розподіл опадів. Залежно від кількості опадів виділяють високотравні, змішані, низькотравні і кущисто-злакові степи.

1.5. Тропічні степи і савани (степ з рідкими деревами), розташовані в теплих областях, де кількість опадів 1000-1500 мм, але є один або два тривалих сухих сезони, під час яких можуть виникати пожежі. Рослинність представлена невеликою кількістю видів, стійких до посухи і пожеж.

1.6. Чапараль - райони з дощовою зимою і посушливим літом. Рослинність - дерева або чагарники з жорстким товстим вічнозеленим листям.

1.7. Пустеля: трав'яниста, чагарникова. Основний фактор, що лімітує - кількість опадів менше 250 мм.

1.8. Напіввічнозелений сезонний тропічний ліс - область з вологим тропічним кліматом, де виражений сухий сезон, під час якого дерева втрачають листя.

1.9. Вічнозелений тропічний дощовий ліс. Кількість опадів 2000-2250 мм на рік. Температурні відмінності між зимою і літом виражені не настільки сильно, як між днем і ніччю. Характерна сильно виражена ярусність для лісу, а все життя приурочено ні до пригрунтового рівню, як в помірній зоні, а до верхнього ярусу рослинності.

2. Прісноводні екосистеми.

2.1. Стоячі (летичні) води - озера і ставки.

2.2. Текучі (лотичні) води - джерела, струмки, річки.

2.3. Заболочені прісноводні ділянки.

3. Морські екосистеми.

3.1. Океанічні області.

3.2. Области континентального шельфу.

3.3. Области апвелінгу.

3.4. Лимани або естуарії (вода опріснена стоком прісних річок, тому живуть морські та прісноводні види одночасно).

?Питання для самоконтролю:

- 1) Наявність яких компонентів є обов'язковою для віднесення системи до категорії екосистема:
 - a) біотичне угруповання;
 - b) ґрунтовий горизонт;
 - c) потік енергії;
 - d) кругообіг енергії;
 - e) потік біогенних елементів;
 - f) кругообіги біогенних елементів.
- 2) Термін «екосистема» вперше запропонував:
 - a) Сукачев;
 - b) Вернадській;
 - c) Тенслі;
 - d) Мобіус.
- 3) До якого типу екосистем за енергетичною класифікацією відносяться ставки для риборозведення?
 - a) рухомі Сонцем;
 - b) рухомі Сонцем та такі, що отримують природні енергетичні субсидії;
 - c) рухомі Сонцем та такі, що отримують штучні енергетичні субсидії;
 - d) рухомі енергією різних видів палива.
- 4) Який кліматичний фактор є основним при розподілі наземних екосистем за біомною класифікацією?
 - a) температура;
 - b) сонячне світло;
 - c) опади;

Ключові терміни та поняття: валова, чиста, первинна та вторинна продуктивність, трофічний рівень, двоканальність потоку енергії, пасовищні та детритні ланцюги, ефективність переносу енергії, піраміди біомаси, чисельності та енергії, підтримуюча ємність середовища.

1. Енергетична характеристика середовища. Сонячна енергія як джерело існування наземних екосистем.

Кожен організм або екосистема в цілому є відкритою термодинамічною системою, постійно обмінюється з навколишнім середовищем енергією і речовиною відповідно до законів термодинаміки: 1. Енергія переходить з однієї форми в іншу, але не зникає. 2. Ефективність перетворення кінетичної енергії (енергії квантів світла) в потенційну (енергію хімічних зв'язків) завжди менше 100%.

Організми, що живуть на земній поверхні, піддаються впливу потоку енергії, що складається із сонячного випромінювання і довгохвильового теплового випромінювання від прилеглих тіл.

Сонячне світло, проходячи через атмосферу, послаблюється атмосферними газами і пилом, і в ясні дні поверхні досягає 67% енергії. При цьому ступінь послаблення залежить від довжини хвилі і реальний спектральний склад світла, що досягає поверхні землі в ясний день складається на 10% з ультрафіолетового, на 45% з видимого і на 45% з інфрачервоного світла.

Теплове випромінювання від поверхні землі і тіл, температура яких вище 0°C (грунт, вода, живі організми, хмари), на відміну від строго спрямованого вниз випромінювання Сонця, поширюються постійно у всіх напрямках, що може згладжувати коливання енергетичних характеристик середовища за часом доби.

Однак, для продуктивності екосистеми і для кругообігу біогенних елементів в ній найважливіше сумарне пряме випромінювання, що потрапляє на ярус автотрофів. Щорічний приплив енергії становить на цей ярус складає 1,1 - 1,5 млрд ккал на м² на рік. При цьому 30% енергії відбивається, 46% прямо перетворюється в тепло, 23% витрачається на випаровування і опади, 0,2% витрачається на вітер, хвилі, течії і лише 0,8% витрачається на фотосинтез.

2. Концепція продуктивності. Валова, чиста і вторинна продуктивність. Розподіл первинної продукції серед світових екосистем.

Первинною продуктивністю екосистеми називається швидкість, з якою сонячна енергія засвоюється продуцентами і накопичується у вигляді органіки.

Виділяють:

1. **Валову первинну продуктивність (P_G)** - загальну швидкість фотосинтезу, включаючи ті органічні речовини, які будуть використані самою рослиною для підтримки свого існування в процесі дихання.

2. **Чисту первинну продуктивність (P_N)** - швидкість накопичення органічної речовини за вирахуванням витрат на дихання.

3. Вторинну продуктивність - швидкість накопичення енергії на рівнях консументів. Вона також ділиться на **валову** і **чисту** (мінус трата на дихання).

За найсприятливіших умов в валову первинну продуктивність може перетворитися лише 10% загального денного надходження сонячної енергії та за добу до 75-80% валової продукції може перейти в чисту первинну продукцію (в середньому для біосфери ці показники дорівнюють 0,4 і 50% відповідно). Високі швидкості продукування спостерігаються за сприятливих умов і при надходженні додаткової енергії ззовні (за рахунок енергетичних субсидій зменшуються власні витрати на підтримку життєдіяльності). Тому найбільша валова продукція спостерігається в природних угрупованнях, які отримують природну дотацію енергії.

Необхідно враховувати, що фактор, який є енергетичною субсидією в одних умовах, може в інших умовах навпаки віднімати енергію у спільноти. Наприклад, посилення транспірації у вологому і в сухому кліматі завдяки вітру. Тобто іноді енергетична субсидія може перейти в стрес. Наприклад, залежність врожайності від концентрації добрив.

У межах кожної екосистеми є свій вертикальний градієнт розподілу первинної продукції. Наприклад, в прибережних водах максимум продуктивності на глибині 10 м і зменшується аж до 30 м. Нижче 30 м в прибережних водоймах - слідові кількості продукції. В океанах це 20 і 100 м відповідно.

Якщо оцінювати світовий розподіл кількості продукції, то на частку морських екосистем із загальною площею $362 \cdot 10^6$ км² припадає 43,6% загальної валової продуктивності. На частку наземних з площею $135 \cdot 10^6$ км² припадає 57,4%.

Таблиця 2. Розподіл екосистем за величиною валової первинної продукції (ВПП).

Екосистеми (біоми)	Біомаса, т/га	ВПП, т/га за рік
Пустині	0,1—0,5	0,1—0,5
Центральні зони океану	0,2—1,5	0,5—2,5
Полярні моря	1—7	3—6
Тундра	1—8	1—4
Степ	5—12	3—8
Агроценози	—	3—10
Саванна	8—20	4—15
Тайга	70—150	5—10
Листяний ліс	100—250	10—30
Вологий тропічний ліс	500—1500	25—60
Кораловий риф	15—50	50—120

3. Потік енергії крізь екосистему.

Перенесення енергії їжі від її джерела - автотрофів (рослин) через ряд організмів шляхом поїдання називається **харчовий (трофічний) ланцюг**.

При кожному черговому перенесенні велика частина (80-90%) потенційної енергії втрачається, переходячи в тепло.

Організми, які отримують свою енергію від Сонця через однакове число ступенів вважаються такими, що належать до одного **трофічного рівня**:

- 1 трофічний рівень - продуценти (зелені рослини);
- 2 трофічний рівень - первинні консументи (травоїдні);
- 3 трофічний рівень - вторинні консументи (первинні хижаки);
- 4 трофічний рівень - третинні консументи (вторинні хижаки).

Потік енергії через будь-який компонент екосистеми (окрема рослина, тварина або вся трофічна група) можна представити у вигляді універсальної моделі.

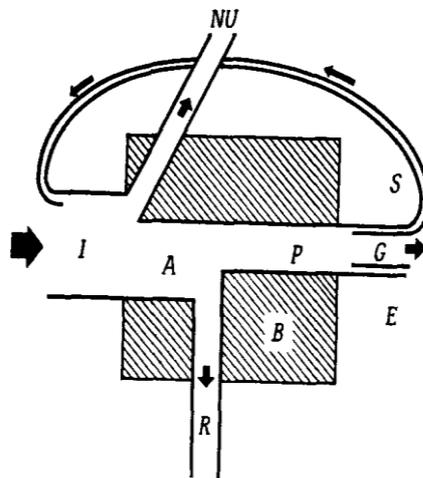


Рисунок 5. Універсальна модель потоку енергії крізь окремий компонент екосистеми (за Одумом): **I** – енергія, яка надходить на трофічний рівень; **NU** – невикористана енергія; **A** – асимільована енергія; **P** – продукція; **R** – дихання; **B** – біомаса; **G** – ріст; **S** – енергія, що накопичилась у запас; **E** – екскременти.

4. Трофічна структура угруповання.

У будь-якій наземній екосистемі зустрічаються харчові ланцюги двох типів: **пасовищні** (починаються з зелених рослин) і **детритні** (починаючи з мертвої органічної речовини), які разом утворюють **двоканальний потік енергії** крізь екосистему.

Ці шляхи мають ярусне, просторове, часове розмежування. Крім того мікроконсументи (сапрофітні бактерії і гриби) і макроконсументи (фаготрофні тварини) сильно розрізняються відношенням інтенсивності обміну до розмірів організму і вивчаються різними методами.

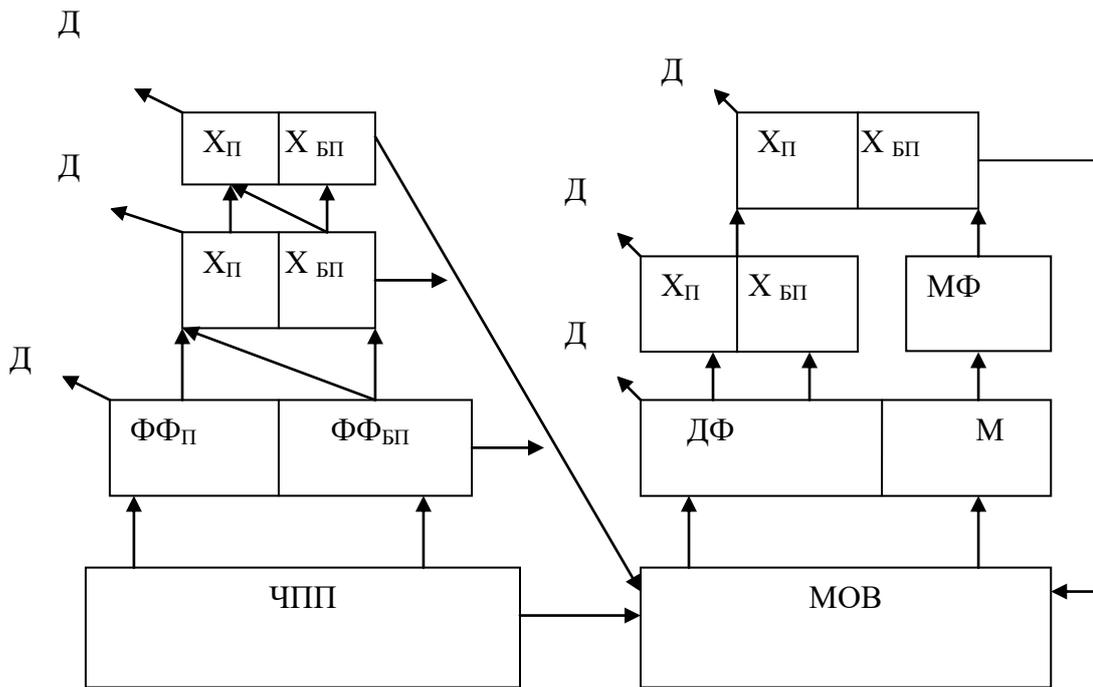


Рис.6. Узагальнена модель трофічної структури і потоку енергії для наземної екосистеми: ЧПП - чиста первинна продуктивність; МОВ - мертва органічна речовина; ФФ - фітофаги; Х - хижаки; ДФ - детритофаги; М - мікроорганізми; МФ - споживачі мікроорганізмів; Х - хребетні; БП - безхребетні; Д - витрати на дихання.

У деяких екосистемах (на пасовищах) по пасовищному ланцюгу може йти 50% і більше потоку енергії. Навпаки, океани і ліси на 90% функціонують як детритні системи.

Взаємний зв'язок пасовищного і детритного харчових ланцюгів дозволяє у відповідь на енергетичні впливи перемикає потоки. Однак пряме вилучення травоядними тваринами і людиною більш 30-50% річного приросту наземної рослинності зменшує здатність екосистеми чинити опір стресу (пасовище стає непридатним за 9 років). Недовипас також може виявитися шкідливим. Якщо пряме споживання живих рослин відсутнє, то детритний матеріал накопичується швидше, ніж йде його розкладання. А це уповільнює кругообіг мінеральних речовин і крім того система може стати пожежонебезпечною. На першому трофічному рівні поглинається близько 50% падаючого світла, а перетворюється в енергію всього 1% поглинутої світлової енергії. Вторинна продуктивність (P_2 і P_3) на кожному наступному трофічному рівні консументів становить в середньому близько 10% попередньої, хоча на рівні хижаків ефективність може бути вище (20%).

В цілому, ефективність переносу багато в чому залежить від поживної цінності джерела енергії (продукти розпаду, подрібнені мікоризними грибами або відмерлі листя і тварини з важко перетравлюваними целюлозою, лігніном, хітином).

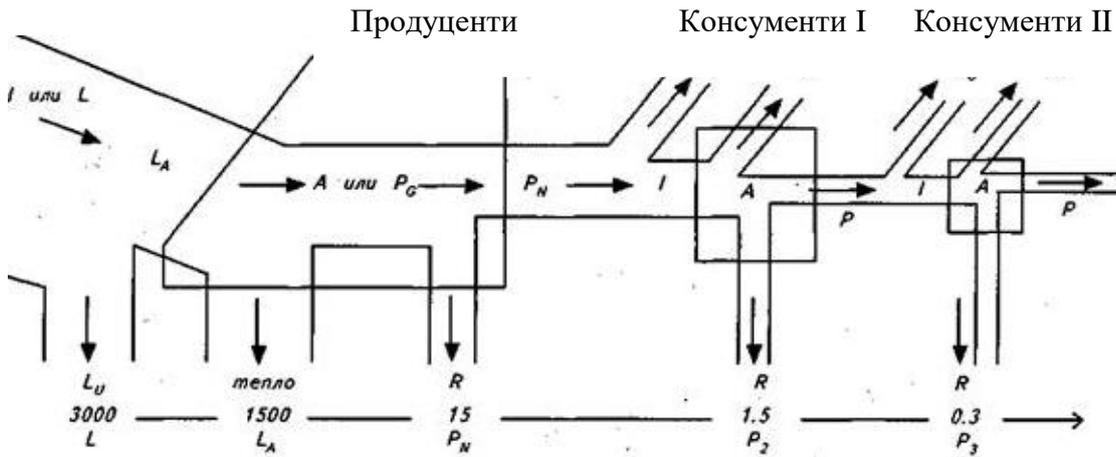


Рис.7 Спрощена схема потоку енергії на трьох трофічних рівнях (за Ю.Одумом): I – загальне надходження енергії; L_A – світло, що поглинається рослинним покривом; P_G – ВПП; A – загальна асиміляція; P_N – ЧПП; P – вторинна продукція; NU – невикористана енергія; N_A – неасимільована консументами енергія; R – дихання.

Для прогнозування характеру руху енергії по угрупованню потрібно знати п'ять різних ефективностей переносу:

1. **Ефективність поглинання енергії трофічним рівнем** (ефективність Ліндемана).

$$EPE = \frac{I_t}{I_{t-1}} \cdot 100\% \quad (\text{для першого рівня - це } \frac{P_G}{L_A})$$

2. **Ефективність використання.**

$$EB = \frac{I_t}{P_{t-1}} \cdot 100\%$$

Тобто відсоток сумарної продукції одного рівня (P_{t-1}), який дійсно споживається (з'їдається) наступним трофічним рівнем.

Для фітофагів лісів EB приблизно дорівнює 5%, степів - 25%, угруповань з домінуванням фітопланктону - 50%. Для хижаків-хребетних EB 50-100% (якщо їх кормом служать хребетні) і близько 5% - якщо корм - безхребетні. Для хижаків-безхребетних EB дорівнює 25%.

3. **Ефективність асиміляції.**

$$EA = \frac{A_t}{I_t} \cdot 100\%$$

Тобто відсоток енергії їжі, що потрапила в травну систему, усмокталась крізь стінки цієї системи і стає доступною для використання.

Для мікроорганізмів і грибів, з огляду на позаклітинне травлення, EA до 100%, фітофагів і детритофагів - 20-50%, у хижаків - до 50%.

4. Ефективність продукування.

$$EP = \frac{P_t}{A_t} \cdot 100\%$$

Тобто відсоток асимільованої енергії (A_t), що включається в нову біомасу (P_t). У безхребетних ЕП висока (30-40%), тому що на дихання витрачається мало енергії.

5. Екологічна ефективність.

$$EE = \frac{P_t}{P_{t-1}}$$

Тобто продукція консументів/ продукцію продуцентів

У пойкилотермних тварин – 10%, у гомойотермних – 1-2% (у зв'язку з високою витратою енергії на підтримання температури тіла), у дрібних ссавців нижче (0,86%) завеликих (до 3,14%).

При оцінці екологічної ефективності різних трофічних груп степової екосистеми виявилось, що з 100 Дж ПВП 15,2% споживається через систему консументів, а 84,8% - редуцентів, різниця в асиміляції ще істотніше - 9,2% і 90,8% вторинної продукції відповідно. Це результат їх високої активності і здатності переробляти органіку кілька разів поспіль.

Однак консументи в екосистемі, задовольняючи свої потреби в енергії, виконують неоціненну роль регуляторів, зокрема за схемами позитивного зворотного зв'язку на трофічні рівні, що знаходяться вище. Наприклад, а) виїдання рослинності стадами антилоп разом з пожежами під час посухи збільшує швидкість повернення елементів живлення в ґрунт, що в наступний сезон дощів посилює відновлення трави; б) в слині коників накопичується речовина, що стимулює ріст коренів і тим самим збільшує здатність рослини відновлювати листя після поїдання їх коником.

5. Методи вивчення і виявлення харчових ланцюгів і оцінки швидкості потоку енергії.

До методів вивчення, виявлення харчових ланцюгів і оцінки обсягу потоку енергії використовують наступні методи: а) спостереження за харчуванням і вивчення вмісту шлунків; б) ізотопні мітки (C^{13} / C^{12} - їх різне співвідношення характерно для C_3 , C_4 - рослин і водоростей; ці характерні співвідношення передаються і консументам); (Співвідношення D^2 / H^1 в тканинах і фекаліях тварин відповідає цьому співвідношенню в їжі).

Використовують радіоактивні мітки і для оцінки швидкості потоку енергії. Наприклад, після додавання в річку P^{32} середній час, за який кожна популяція накопичувала максимальну концентрацію радіоактивного фосфору становило: для водних рослин - кілька днів, фільтраторів - 1-2 тижні, для всеїдних - 3-4 тижні, для детритоїдних - 4-5 тижнів, для хижаків від 2 до 4 місяців.

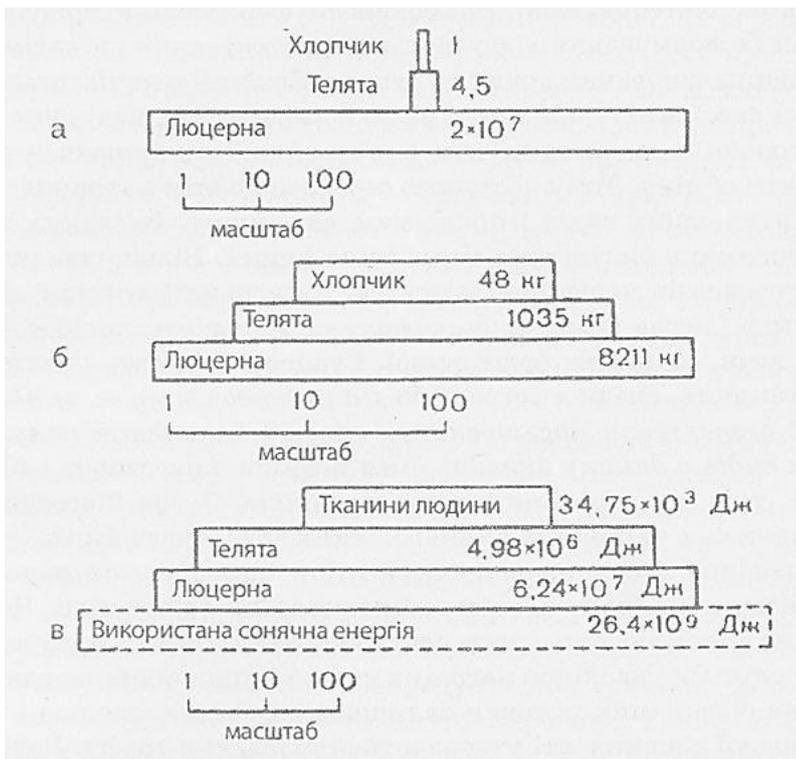
Розмір врожаю біомаси на корені (загальна суха маса всіх організмів), який може підтримуватися постійним потоком енергії крізь харчовий ланцюг, в значній мірі залежить від розміру особин. Чим менше організм, тим вище його питомий метаболізм і тим менше біомаса, яка може підтримуватися на даному трофічному рівні. Так, врожай бактерій або фітопланктону буде набагато нижче врожаю риби або дерев, хоча ці групи, можливо, використовують однакову кількість енергії, тобто займають однакові трофічні рівні.

б. Екологічні піраміди і енергія харчових ланцюгів.

Трофічну структуру екосистеми можна зобразити графічно у вигляді екологічних пірамід, основою яких служить перший рівень (продуценти), а наступні рівні утворюють поверхи і вершину піраміди.

Типи екологічних пірамід:

а) піраміда чисельності, що відображає чисельність окремих організмів. Форма таких пірамід сильно залежить від розміру продуцентів (фітопланктон або дуби), може бути звернена, що призводить до переоцінки ролі дрібних організмів.



б) піраміда біомаси, що характеризує загальну суху масу, калорійність живого речовини. Так само може бути звернена і призводити до переоцінки ролі великих організмів.

в) піраміда енергії, що показує величину потоку енергії і продуктивність. На форму цієї піраміди не впливають розміри та інтенсивність метаболізму особі, що дозволяє порівнювати екосистему між собою й оцінювати роль популяцій в біотичних спільнотах.

Характер потоку енергії через водну й наземну екосистеми відрізняється за ефективністю і часом, що створює можливість для утворення в водних екосистемах довших харчових ланцюгів. В наземних екосистемах деяка частина енергії швидко розсіюється, що знижує ефективність переносу від одного рівня до іншого, інша ж енергія в протягом тривалого часу зберігається в рослинах та у вигляді детриту.

Для розрахунку кількості трофічних рівнів використовують формулу:

$$KTP = 1 + \frac{\log(\text{поглинута хижаком: ЧПП})}{\log(\text{серед. екол. ефективність})}$$

Таблиця 3. Розрахунок кількості трофічних рівнів

Угруповання	ЧПП кал/м ² *рік	Поглинання хижаками кал/м ² *рік	Екологічна ефективність, %	Кількість трофічних рівнів
Відкритий океан	500	0,1	25	7,1
Морське прибережжя	8000	10,0	20	5,1
Степ	2000	1,0	10	4,3
Тропічний ліс	8000	10,0	5	3,2

7. Підтримуюча ємність середовища.

Зі збільшення розмірів і складності екосистеми зростає та частка валової продукції, яку спільнота змушене витратити в процесі дихання на самопідтримку, і падає та частка, яка може йти на подальше збільшення розмірів системи. Частково це компенсується тим, що в суміжних системах виникають додаткові ланцюги і петлі зворотного зв'язку, тобто збільшується ефективність використання енергії та повторного використання речовин і може підвищитися стійкість до порушуючи впливів. Але завжди настає момент, коли витрата і надходження енергії врівноважується, тоді зростання системи припиняється, тобто досягається теоретична максимальна **підтримуюча ємність середовища** - кількість біомаси, яка може підтримуватися у визначених умовах.

❓ Питання для самоконтролю:

- 1) Валова первинна продуктивність – це:
 - a) кількість органічної речовини, яка синтезується продуцентами за вирахуванням витрат на дихання;
 - b) загальна кількість органічної речовини, яка синтезується продуцентами;
 - c) кількість органічної речовини, яка накопичується консументами за вирахуванням витрат на дихання;
 - d) загальна кількість органічної речовини, яка утворюється на рівні консументів.
- 2) Чиста вторинна продуктивність – це:
 - a) кількість органічної речовини, яка синтезується продуцентами за вирахуванням витрат на дихання;
 - b) загальна кількість органічної речовини, яка синтезується продуцентами;

- c) кількість органічної речовини, яка накопичується консументами за вирахуванням витрат на дихання;
 - d) загальна кількість органічної речовини, яка утворюється на рівні консументів.
- 3) Енергетичні субсидії сприяють підвищенню продуктивності за рахунок:
- a) збільшення кількості доступної для росту сонячної енергії;
 - b) зменшення кількості доступної для росту сонячної енергії;
 - c) збільшення рівня сонячної енергії для підтримки життєдіяльності;
 - d) зменшення рівня сонячної енергії для підтримки життєдіяльності.
- 4) Яка з наведених екосистем є найменш продуктивною:
- a) степ;
 - b) агрокомплекс;
 - c) тропічний ліс;
 - d) океан.
- 5) Яка частина сонячного світла з поверхні Землі відбивається у космос або розсіюється у вигляді тепла?
- a) 99%;
 - b) 1%;
 - c) 10-20%;
 - d) 80-90%.
- 6) Трофічний рівень – це:
- a) сукупність усіх елементів екосистеми, що харчується однаковою їжею;
 - b) місце організму у системі його біоценотичних зв'язків;
 - c) усі організми, що отримують енергію від Сонця через однакову кількість ступенів;
 - d) усі мешканці певного горизонту біосфери (атмо, літо- або гідросфери);
- 7) В чому полягає двоканальність потоку енергії крізь екосистему?
- a) в наявності двох типів ланцюгів живлення: пасовищних та детритних;
 - b) в наявності у будь-якій екосистемі рослин та тварин;
 - c) в тому, що частина отриманої енергії витрачається на ріст, а частина на підтримання життєдіяльності;
 - d) в тому, що в будь-якій системі є хребетні споживачі органічної речовини та безхребетні.
- 8) Який шлях передачі енергії домінує у лісі?
- a) пасовищний;
 - b) детритний;
 - c) обидва врівноважені на 50%
 - d) залежить від абіотичних умов кожного року
- 9) Яка з екологічних пірамід може призвести до переоцінювання ролі дрібних організмів?
- a) енергії;
 - b) чисельності;
 - c) біомаси;
 - d) залежить від конкретної екосистеми, а не від типу піраміди.

- 10) Яка з екологічних пірамід може призвести до переоцінювання ролі великих за розмірами організмів?
- енергії;
 - чисельності;
 - біомаси;
 - залежить від конкретної екосистеми, а не від типу піраміди.
- 11) В якій екосистемі кількість трофічних рівнів максимальна?
- відкритий океан;
 - берегова зона моря;
 - степ;
 - тропічний ліс.
- 12) Пасовищний ланцюг живлення:
- зустрічається лише на пасовищах та в степах;
 - має не менш 5 компонентів;
 - починається з продуцентів;
 - переважає у лісах.
- 13) Підтримуюча ємність середовища – це:
- кількість біомаси, яка може підтримуватися у середовищі за певних умов;
 - кількість доступної для споживання енергії у середовищі мешкання;
 - максимально можливий приріст популяцій у даному середовищі;
 - уся сукупність енергетичних субсидій, доступна для мешканців.

Питання для поглибленого вивчення теми:

- Проаналізуйте, від чого залежить продуктивність екосистеми. Як розподіляться наземні екосистеми за величиною продуктивності.
- Дайте оцінку агроекосистемам як штучно створеним екосистемам. За яких умов вони можуть існувати.
- Проаналізуйте той факт, що окремі екологічні піраміди мають обернену форму. Наведіть приклади.
- Визначте роль редуцентів та детритофагів у функціонуванні різних типів екосистем та біосферу в цілому.
- Визначте основні складові каналів живлення в межах екосистеми, що є об'єднувальними ланками для всіх організмів.
- Зіставте детритні та пасовищні ланцюги живлення за довжиною, тривалістю та ефективністю переносу енергії.
- Зіставте степову та лісову екосистему за особливостями потоку енергії. Оцініть ефективність використання енергії.
- Визначте роль природної та штучної енергетичної субсидії для функціонування різних за продуктивністю типів екосистем.
- Проаналізуйте, яким чином енергія надходить у екосистему та трансформується при переході крізь неї.

Лекція 7. ЕКОЛОГІЯ ПОПУЛЯЦІЙ

Мета: набути уявлення та отримати систему знань щодо характеристики популяції в екосистемах, її структури та типів біотичних зв'язків між особинами.

План:

1. Статистичні характеристики популяції.
2. Динамічна характеристика популяції.
3. Структура популяції.
4. Взаємовідносини між популяціями.

Ключові терміни та поняття : гомеостаз, чисельність, щільність, народжуваність, смертність, приріст, тип росту, J – подібна та S- подібна крива росту, просторова структура, віковий спектр, статевая структура, принцип Оллі, етологія.

1. Статистичні характеристики популяції.

Популяцію можна визначити як будь-яку групу організмів одного виду, що займає певний простір і функціонує як частина біотичного угруповання.

Популяція, як і складові її організми, з яких вона складається, диференціюється і підтримує саму себе. Обмін генами перетворює популяцію в відносно цілісну генетичну систему, а взаємини особин дозволяють підтримувати оптимальну в даних умовах чисельність - **гомеостаз**.

Популяціям, як груповим об'єднанням властивий ряд специфічних властивостей:

1) **чисельність** - загальна кількість особин на всій території;

2) **щільність** - середнє число особин на одиницю площі (*середня щільність* - середнє число особин на одиницю всього простору; *питома щільність* - середнє число особин на одиницю простору, де безпосередньо мешкають особини).

Для обліку щільності використовують методи: 1) тотального обліку; 2) пробних майданчиків; 3) методи мічення з повторним виловом; 4) метод без взяття проб (для нерухомих об'єктів);

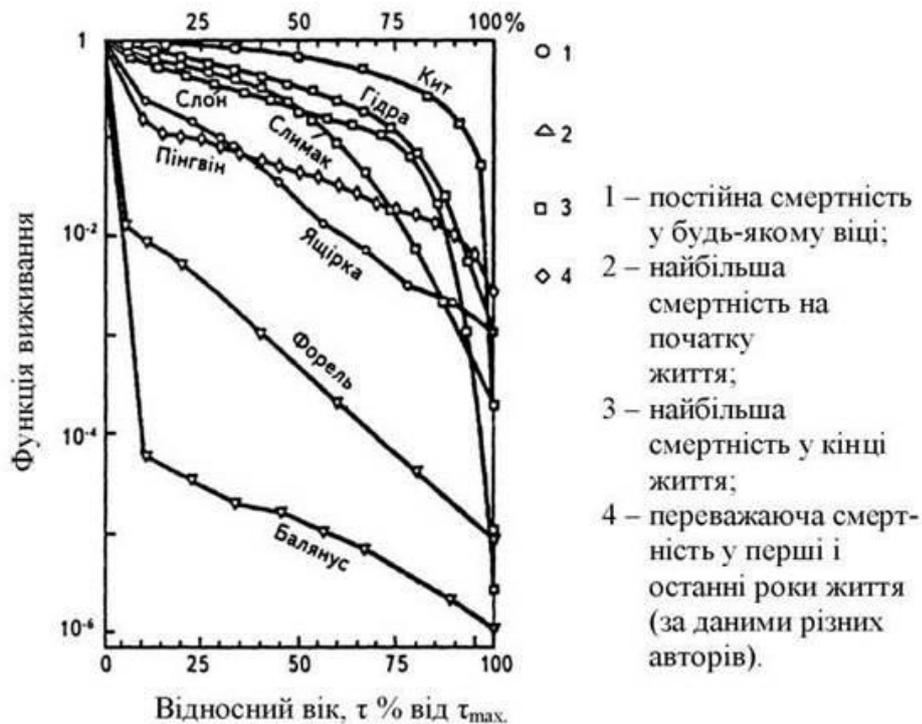
3) **народжуваність** - число нових особин, що з'явилися за одиницю часу в результаті розмноження.

Розрізняють декілька типів народжуваності: *максимальну*, яка виявляється в ідеальних умовах, при відсутності факторів, що лімітують; *екологічну*, що діє при фактичних умовах; *абсолютну*; *питому* - на одну особину в популяції (в демографії на 1 жінку репродуктивного віку).

4) **смертність** - кількість загиблих в популяції особин за певний відрізок часу.

Розрізняють *екологічну* (в даних умовах) і *мінімальну* (в ідеальних умовах). Часто замість смертності (M) використовують термін - виживаність (1-M). При вивченні популяції складають таблиці виживання, враховують вік

особин і питому виживання в кожному віці. На підставі таблиць будують криві виживання.



Форма кривої залежить від турботи про потомство, від щільності популяції. У людей протягом майже всієї історії була висока дитяча смертність, яка різко знизилася з успішним розвитком медицини. Це призвело до зміни типу кривої виживання в поколіннях і стрімкого збільшення чисельності населення Землі, який отримав назву демографічного вибуху.

5) **приріст популяції** - різниця між народжуваністю і смертністю. Якщо теоретично популяцію не лімітують фактори зовнішнього середовища, то вона здатна до необмеженого росту чисельності і в такому випадку швидкість зростання популяції залежить тільки від величини біотичного потенціалу, властивого виду. Це теоретичний максимум нащадків від однієї особини за одиницю часу.

$$r = \frac{\Delta N}{N_0 \cdot \Delta T},$$

де ΔN - максимально можливий приріст популяції, ΔT - відрізок часу, N_0 - початкова чисельність популяції.

Величина r , наприклад, у козулі = 10-15 потомків, бджоли - 50тис.яець, риби - до декількох мільярдів ікринок.

Різницю між максимальним r і швидкістю зростання, що спостерігається в реальних польових або лабораторних умовах, часто використовують як міру опору середовища, яка характеризує суму всіх факторів середовища, що лімітують і перешкоджають реалізації біотичного потенціалу.

б) **темп росту** - середній приріст за одиницю часу.

2. Динамічні характеристики популяції.

7) криві росту.

Характер збільшення чисельності популяції може бути різним, і в зв'язку з цим виділяють різні типи росту популяції: J - подібний і S - подібний (сігмоїдний).

При **J - подібній кривій** щільність швидко зростає по експоненті, але потім, коли, починають діяти опір середовища або інший фактор, що лімітує, зростання швидко припиняється. Цей тип росту описується рівнянням:

$$\frac{\Delta N}{\Delta T} = rN,$$

Де ΔN - зміна кількості організмів, ΔT - проміжок часу, N - кількість організмів.

При цьому швидкість росту буде постійною, а її величина – пропорційною величині біотичного потенціалу r . **J-подібний** ріст характерний для видів, ріст чисельності яких не залежить від щільності популяції. Тобто для них відсутні обмежуючі чинники, сила яких проявляється зі збільшенням щільності особин у просторі. Відповідно, в таких популяціях відсутній механізм зворотного зв'язку, який забезпечує саморегуляцію чисельності популяції.

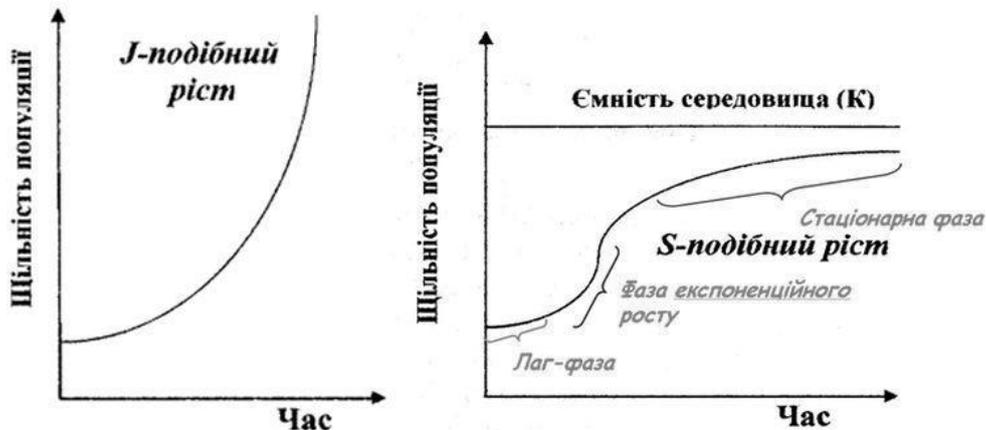


Рисунок 8. Типи росту популяцій.

Такий тип росту чисельності часто є характерним для популяцій при заселенні організмами вільного субстрату (бактерії на поживному середовищі, бур'яни на перелозі), або при виникненні сприятливих кліматичних умов (тепла волога погода, що сприяє розвитку борошнистої роси або фітофтори).

Проте жодна природна популяція не може збільшувати свою чисельність нескінченно. У певний момент відбудеться насичення простору особинами, або умови середовища зміняться на несприятливі. Це призведе до обмеження швидкості розмноження, інтенсифікує процеси еміграції особин. Найчастіше у природі при зростанні чисельності організмів включаються специфічні механізми зворотного зв'язку, які починають поступово пригнічувати народжуваність. Такими механізмами можуть бути зменшення трофічних

ресурсів, накопичення токсичних метаболітів у середовищі, інформаційні механізми пригнічення розмноження при груповому способі існування. В результаті на певному етапі швидкість росту чисельності популяції знижується. При цьому чисельність популяції стабілізується на певній величині, що відповідає максимально можливій. Ця величина отримала назву **ємності середовища** – максимальна можлива чисельність популяції, потреби якої можуть бути задоволені ресурсами даної екосистеми. Така крива росту чисельності характеризується **S-подібною** формою. З математичної точки, така крива описується логістичним рівнянням

$$\frac{\Delta N}{\Delta T} = rN \frac{(K - N)}{K}$$

Така форма кривої обумовлена поступовим посиленням (з наростанням щільності популяції) дії несприятливих чинників (опір середовища) на відміну від J - образного росту, при якому популяція починає відчувати опір середовища майже в кінці свого росту. Тобто сигмоїдний ріст ще називають ростом, обумовленим щільністю.

8) гомеостаз популяції і регуляція чисельності.

Гомеостаз популяції - це підтримка певної чисельності. Регуляція чисельності буває незалежна від чисельності (сильні бурі, раптові падіння температури) або залежна від чисельності (конкуренція, паразитизм і інші біотичні фактори, які призводять у одних видів до загибелі надлишку особин, а у інших до зниження плодючості на основі умовних рефлексів).

До жорстких форм можна віднести, наприклад, явище самозрідження у рослин: при великій щільності сходів частина рослин неминуче гине в результаті пригнічення фізіологічно більш сильними сусідами, має значення температура появи сходів, деталі мікрооточення.

У рослин регуляція щільності може також здійснюватися шляхом зміни вегетативної потужності кожної особини (відбувається стабілізація не чисельності особин в популяції, а загальної листової фотосинтезуючої поверхні).

У тварин жорсткі форми регуляції щільності популяції виявляються лише в тих випадках, коли запаси їжі, води або інших ресурсів різко обмежені (канібалізм у окуня при відсутності інших видів риб; самки наїзників відкладають яйця в дрібних господарів, які представляють собою невеликий запас корму, переважно незапліднені яйця, з яких у перетинчастокрилих розвиваються самці, що впливає на чисельність наступного покоління).

Механізмом, що затримує ріст популяції, можуть бути хімічні взаємодії особин (наприклад, один великий пуголовок *Rana pipiens* може затримати зростання всіх інших в акваріумі на 75 літрів). Інший механізм - прояв при

збільшенні щільності інстинктів масової міграції (у попелиць збільшення щільності викликає поява крилатої фази і розліт).

Найбільш ефективний механізм стримування зростання чисельності на певній території - територіальна поведінка тварин (мічення і охорона ділянок не допускають розмноження на них чужих особин). Надлишкова частина популяції висилається, іноді це набуває характеру навалу.

При перенаселеності у ссавців в результаті гормональних змін (відповідь на стрес) знижується плодючість, падає народжуваність, підвищується агресивність і рівень смертності. При стабілізації чисельності фізіологічний стан нормалізується.

3. Структура популяції.

Популяції властива певна організація:

а) **просторова структура** – характер розподілу особин по території.

Розподіл особин в популяції може бути випадковим - 1, рівномірним - 2, випадково груповим - 3, рівномірним груповим - 4, груповим, з утворенням скупчення груп.

Рівномірний розподіл зустрічається там, де між особинами дуже сильна конкуренція або існує антагонізм, що сприяє рівномірному розподілу в просторі. Розподіл випадкового типу можна очікувати в природі в тих випадках, коли на популяцію одночасно впливають численні, але слабкі фактори. Груповий розподіл виникає в результаті того, що всі особини прагнуть до якогось одного місця.

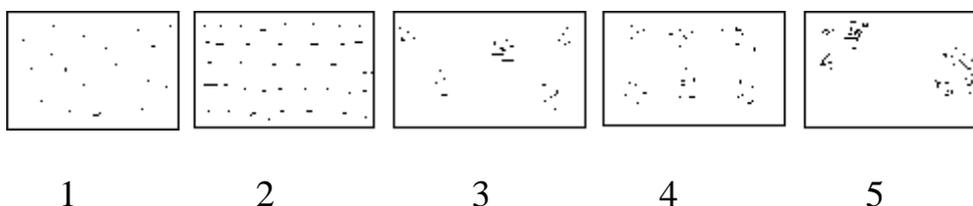


Рис.8. Типи просторової структури популяцій.

У кожному конкретному випадку тип розподілу в займаному просторі виявляється пристосувальним, тобто дозволяє оптимально використовувати ресурси.

Агрегація може посилювати конкуренцію між особинами за компоненти мінерального живлення, їжу або простір, але це часто більш ніж врівноважується підвищенням життєздатності групи, оскільки група володіє великими можливостями для свого захисту, виявлення ресурсів або зміни мікроклімату. Наприклад, група рослин здатна краще протистояти вітру або ефективніше зменшувати втрату води, ніж окремі особини. Бджоли в вуликах виділяють і зберігають досить тепла для виживання всіх особин при температурі, при якій гинуть окремі особини.

Недонаселеність, як і перенаселеність можуть мати обмежуючий вплив. Це **принцип Оллі** - найбільш сприятлива популяція середніх розмірів.

За типом використання простору все рухливі тварини діляться на дві групи: **осілі** і **кочові**. При осілому існуванні тварини протягом більшої частини життя використовують досить обмежену ділянку середовища і часто мають розвинене відчуття дому - хомінг (голуби). Біологічні переваги - на добре знайомій території тварина вільно орієнтується, витрачає менше часу на пошуки корму, найкоротшим шляхом рятуються в відомі йому укриття, створює систему запасів (білки створюють серії комор). Однак осілий спосіб життя таїть в собі загрозу швидкого виснаження ресурсів в разі перенаселення.

Перевага кочового способу життя полягає в тому, що тварини залежать від запасів корму на конкретній території. Постійні пересування одиночних особин, проте, збільшують ймовірність загибелі від хижаків. Тому кочовий спосіб життя практично не властивий одиночним тваринам, кочують групи, стада, зграї.

б) вікова структура – співвідношення вікових груп.

Для рослин вікова група - це етап онтогенезу, на якому вони характеризуються певними відносинами із середовищем. Так, *проростки* мають змішане харчування; *ювенільні* переходять до самостійного харчування, але зберігають просту одновісьову організацію; *іматурні* рослини мають перехідні ознаки до дорослих *вегетативних* (типова для виду структура підземних і надземних органів); потім слідує стадія молодих *генеративних*, середньовікових *генеративних*, старих *генеративних*, старих *вегетативних* (*субсенільних*), *сенільних* і *відмираючих* особин.

Співвідношення цих груп називається **віковим спектром популяції**, який дозволяє виділити наступні типи: - *інвазійна* (тільки насіння або молоді особини) - *нормальна* (всі вікові групи), здатна до само підтримки, *регресивна* (старі генеративні, синільні).

У тварин можна виділити три екологічні вікові групи: *дорепродуктивна*, *репродуктивна*, *пострепродуктивна*. Співвідношення різних вікових груп (вікова піраміда) в популяції визначає її здатність до розмноження в даний момент і показує, чого можна очікувати в майбутньому: в швидко зростаючих значну частку складають молоді особини; в стабільних віковий розподіл більш рівномірний; в популяції, чисельність якої знижується, буде міститися велика частка старих особин.

Розрізняють три типи вікових пірамід: **прогресивний**, **стаціонарний** та **регресивний**.

Прогресивний тип характеризується значною часткою в популяції молодих особин і низькою представленістю особин старших поколінь і за формою нагадує трикутник. Такий тип вікової піраміди може характеризувати як позитивні процеси у популяції, коли популяція швидко збільшує свою чисельність, і тому основну частину її складають особини репродуктивного віку та їх нащадки. Проте, подібний тип піраміди буде характеризувати популяції, в яких спостерігається швидке відмирання старших вікових груп.

Стаціонарний тип характеризується врівноваженим співвідношенням особин, які складають запас популяції та їх нащадків. Форма піраміди більша

нагадує дзвін. Для таких популяцій характерно коли у пари особин в середньому народжується не більше 3-х нащадків.

Регресивний тип характеризується переважанням особин старших вікових груп над частою молодих. Форма нагадує кубок. Такий тип не обов'язково відповідає популяціям, що вимирають. Наприклад для організмів, зі високою плодючістю та значною тривалістю життя регресивний тип вікової піраміди є звичайним явищем. Наприклад, у зрілій діброві більшість дерев будуть являти собою старші вікові групи. Молоді дуби будуть зустрічатися як виключення на галявинах, що залишилися після відмирання окремих старих дерев.

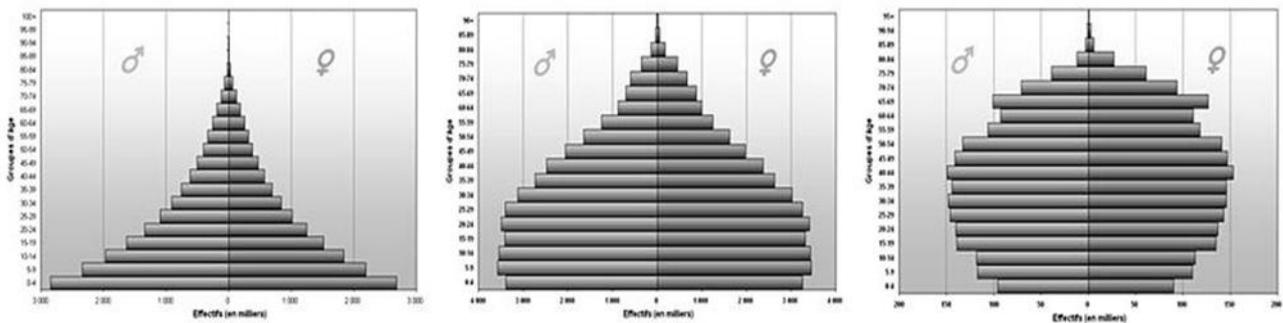


Рис. 9. Вікові піраміди

в) статеві структура популяції – співвідношення особин різної статі в популяції.

Співвідношення чоловічої і жіночої статей в популяції має важливе екологічне значення, оскільки воно безпосередньо пов'язане із потенціалом розмноження, а отже – впливає на життєдіяльність усієї екосистеми. Це пов'язано з тим, що чоловіча особина може запліднити декілька самок. Тому чисельність жіночих особин у популяції має більш важливе значення для існування популяції, ніж її загальна чисельність.

У тваринному світі переважають роздільностатеві види, зрідка такі види трапляються і в рослин (тополі, мохи). Також зустрічається явище гермафродитизму, тобто наявність в одному організмі чоловічих і жіночих органів розмноження. Більш характерний для безхребетних тварин та вищих рослин.

Існують одностатеві популяції які складаються лише з жіночих особин і розмножуються партеногенезом (попелиці, коловертки, деякі спорові і насінні рослини). Як виключення зустрічаються партеногенетичні популяції деяких видів риб, амфібій та рептилій.

Співвідношення статей - це відношення кількості самців до кількості самок. Завдяки генетичній детермінації статі у більшості живих організмів кількість самців і самок у хордових тварин майже однакова (1:1).

Первинне співвідношення статей визначається сполученням статевих хромосом у процесі мейозу і звичайно буває близько 1:1. Відомо декілька основних шляхів хромосомного визначення статі у тварин. У окремих при

сполучень статевих хромосом гетерогаметною статтю виявляються самці, а в інших — самки.

Порушення теоретичного співвідношення статей 1:1 при утворенні зигот може бути пов'язано з різницею в інактивації X та Y спермійв. Статистично доведена менша тривалість існування спермійв у людини та великої рогатої худоби, які несуть Y-хромосому. Також показано, що у молодих самиць багатьох ссавців частіше народжуються особини чоловічої статі, у середньовікових самиць збільшується частка самок, у самиць старшої вікової групи знову переважають самці.

Вторинне співвідношення статей - визначається після народження особин. Варіює у не менш широких межах, ніж первинне. При цьому виявляється, що на вторинне співвідношення статей можуть впливати різні екологічні фактори. Так, наприклад, у багатьох видів черепах, ящірок, крокодилів та змій стать потомства залежить від температури інкубації яєць (температура впливає на активність ферментів, що відповідають за синтез статевих гормонів). Найчастіше низькі температури призводять до народження самців.

На визначення статі особини можуть впливати й хімічні фактори. Наприклад, личинка кільчастого черва *Bonellia viridis* розвивається в самку, якщо після періоду вільного життя вона осідає на дно моря. Якщо ж їй вдається прикріпитися до іншої особини – з неї утвориться самець (який фактично паразитує у статевих протоках самиці, будучи в сотні разів менше за неї).

Третинне співвідношення статей – це співвідношення на момент настання статевої зрілості. Звичайно структура популяції може змінюватись за рахунок елімінації тих чи інших статевих груп (наприклад, самці у ссавців живуть менше, ніж самки). У багатьох живих організмів стать визначається не генетичними механізмами, а зовнішнім середовищем. Наприклад, декоративна рослина арізема японська *Arisaema japonica* – дводомна рослин. Чи буде це жіноча рослин чи буде це чоловіча рослин залежить від маси бульб: найбільші бульби дають рослини з жіночими квітками (бульба містить запас поживних речовин, необхідний для формування плодів).

г) етологічна структура популяції.

Закономірності поведінки тварин складають предмет окремої науки – етології. Поведінка тварин по відношенню до інших членів популяції залежить передусім від того, поодинокий або груповий спосіб життя властивий для виду.

Поодинокий спосіб життя, за якого особини у популяції незалежні і відокремлені одна від одної, характерний для багатьох видів. Але абсолютно поодинокого існування організмів у природі не зустрічається, тому що при цьому було б неможливим здійснення їх основної життєвої функції – розмноження. Такий спосіб існування вважають властивим для багатьох комах (сонечко, жуки-туруни).

Подальше ускладнення відносин всередині популяції призводить до утворення груп: сімей, колоній, зграї і стад. В міру ускладнення таких відносин виникає злагоджена складна поведінкова організація, де кожна особина має

свій ранг. Ранг кожної особини у стаді визначається багатьма чинниками. Мають значення вік, фізична сила, досвід і спадкові якості тварини. Більш сильні і досвідчені, зі стійким типом нервової системи, як правило, домінують над більш слабкими. Домінування проявляється в перевазі при споживанні їжі, праві на розмноження, порядку пересування в групі і т. п.

? Питання для самоконтролю:

- 1) Екологічна щільність популяції – це:
 - a) середня кількість особин на одиницю всього зайнятого простору;
 - b) середня кількість особин на одиницю фактично зайнятої площі;
 - c) середня кількість особин на одиницю фактично незайнятої площі;
 - d) середня кількість особин на одиницю території, на яку розселяється група за сприятливих умов.
- 2) Криві виживання характеризують:
 - a) загальний характер смертності популяції залежно від віку;
 - b) здатність популяції до виживання за різних умов існування;
 - c) середню тривалість життя особин залежно від умов;
 - d) співвідношення фаз розвитку протягом життя.
- 3) Популяція бактерій або найпростіших, яка лише заселяє територію, має:
 - a) сигмоїдальний тип росту;
 - b) циклічний тип росту;
 - c) експоненціальний тип росту.
- 4) Біотичний потенціал – це:
 - a) кількість нащадків від однієї самиці за рік незалежно від умов існування;
 - b) кількість нащадків від однієї самиці за фактичні умови існування;
 - c) теоретичний максимум нащадків від однієї самиці на одиницю часу;
 - d) теоретичний мінімум нащадків від однієї самиці на одиницю часу.
- 5) Гомеостаз популяції – це:
 - a) підтримання постійної чисельності протягом тривалого часу;
 - b) підтримання постійного ареалу протягом тривалого часу;
 - c) підтримання певних зв'язків з навколишнім середовищем;
 - d) підтримання певної ієрархічної організації між особинами в популяції.
- 6) Принцип Оллі:
 - a) стосується типу росту популяції;
 - b) стосується співвідношення різних за віком груп;
 - c) стосується статеві структури популяції;
 - d) стосується оптимальних розмірів та характеру агрегації популяції.
- 7) Вікові піраміди:
 - a) характеризують співвідношення особин різного віку у популяції;
 - b) дозволяють зробити прогноз стосовно розвитку популяції;
 - c) характеризують зміну кількості особин в популяції з віком;
 - d) дозволяють врахувати долю потенційних мігрантів та емігрантів на певну територію.

- 8) Популяція, особи якої утворюють непостійні за складом, але можливо довготривалі групи для ліпшого захисту та розмноження, ведуть образ життя:
- а) родинний;
 - б) колоніальний;
 - в) зграйний;
 - г) стадний.
- 9) Для K -стратегів характерна:
- а) турбота про нащадків;
 - б) високо конкуруюча здатність;
 - в) велика кількість нащадків;
 - г) значна швидкість розмноження.
- 10) Для r -стратегів характерна:
- а) турбота про нащадків;
 - б) високо конкуруюча здатність;
 - в) велика кількість нащадків;
 - г) значна швидкість розмноження.

Питання для поглибленого вивчення теми:

1. Дайте оцінку (на конкретних прикладах) конкуренції як механізму підтримання гомеостазу популяції. Яким чином відбувається розмежування екологічних ніш східних за екологічними вимогами видів.
2. Дайте оцінку кривих виживання та поясніть від чого залежить форма кривої.
3. Проаналізуйте фактори, від яких залежить форма кривої росту популяції.
4. Обґрунтуйте той факт, що разом з досить складними екологічними угрупованнями типу стада та зграї, існують колонії, родини і навіть особи, що ведуть поодинокий образ життя.
5. У чому полягає екологічний сенс періодичних флуктуацій чисельності популяцій та як відбувається регуляція чисельності популяції?
6. Дайте оцінку ефективності залежної та незалежної від щільності популяції регуляції чисельності (на конкретних прикладах).
7. Проаналізуйте зв'язок між поняттям біотичний потенціал та опір середовища.
8. За якими статистичними характеристиками можна отримати найбільш повну картину популяції? Чи досить всього комплексу статистичних показників для повної екологічної характеристики популяції.
9. Проаналізуйте переваги та недоліки різних типів просторових структур популяції (поодинокі, групова та ін.) та типів використання цього простору (оселі та кочові тварини).
10. Дайте оцінку основним стратегіям розвитку популяції.
11. Дайте оцінку вікової структури популяції з точки зору оцінки перспектив її розвитку.

Лекція 8. ЕКОЛОГІЯ БІОЦЕНОЗІВ

Мета: набути уявлення та отримати систему знань щодо біотичного компоненту екосистем – біоценозів, їх складу, структури та взаємозв'язків між компонентами.

План:

1. Визначення та границі біоценозів.
2. Видова структура біоценозу.
3. Просторова структура біоценозу.
4. Екологічна структура біоценозу.
5. Взаємодія між популяціями в біоценозах.

Ключові терміни та поняття: видова структура, види-домінанти та едифікатори, «пограничний» ефект, різноманіття – основа стійкості, консорції, ярусність, мозаїчність, трофічні, топічні, форичні, фабричні взаємовідносини, фізіологічний та синекологічний оптимум.

1. Визначення та границі біоценозів.

Угрупування організмів, що спільно мешкають і взаємно пов'язані називають **біоценозами**. Пристосованість членів біоценозу до спільного життя виражається в певній схожості вимог до найважливіших абіотичних умов середовища і закономірних відносинах один з одним.

Термін «біоценоз» на суші частіше вживають стосовно населення територіальних ділянок відносно однорідної рослинності (зазвичай по межах рослинних асоціацій). Наприклад, біоценоз ялиниці - кисличника, біоценоз суходільного луку, біоценоз ковилового степу, пшеничного поля і т. д. При цьому мається на увазі вся сукупність живих істот - рослин, тварин, мікроорганізмів, пристосованих до спільного проживання на даній території.

У водному середовищі розрізняють біоценози, що відповідають екологічним умовам частин водойм, наприклад біоценози прибережних галькових, піщаних або мулистих ґрунтів, абісальних глибин.

2. Видова структура біоценозу.

Під **видовою структурою** біоценозу розуміють різноманітність в ньому видів і співвідношення їх чисельності або маси.

Розрізняють бідні і багаті видами біоценози. У полярних арктичних пустелях і північній тундрі при крайньому дефіциті тепла, в безводних жарких пустелях, в водоймах, сильно забруднених стічними водами, всюди, де один або відразу декілька чинників середовища далеко ухиляються від середнього оптимального для життя рівня, спільнота сильно збіднена, тому що лише деякі види можуть пристосуватися до таких крайніх умов.

Скрізь, де умови абіотичного середовища наближаються до оптимальних для життя, виникають надзвичайно багаті видами угруповання. Прикладами можуть служити тропічні ліси, коралові рифи з їх різноманітним населенням, долини річок в аридних посушливих районах і т. п.

Видовий склад біоценозів, крім того, залежить від тривалості їх існування. Молоді угруповання, які тільки формуються, зазвичай включають менший набір видів, ніж давно сформовані, зрілі. Біоценози, створені людиною (поля, городи, сади) також біднішими видами, ніж подібні з ними природні системи (лісові, степові, лукові). Однак навіть найбідніші біоценози включають щонайменш кілька десятків видів організмів, що належать до різних систематичних і екологічних груп.

У деяких умовах формуються біоценози, в яких немає рослин (наприклад в печерах або водоймах нижче фотичної зони), або такі, що складаються тільки з мікроорганізмів (в анаеробному середовищі, на дні водойм, в гниючому мулі).

Багаті видами природні угруповання включають тисячі і навіть десятки тисяч видів, що об'єднуються складною системою взаємозв'язків. Вплив різноманітності умов на різноманітність видів проявляється, наприклад, в так званому «пограничному» ефекті або ефекту узлісся. Загальновідомо, що на узліссях зазвичай пишніше і багатіше рослинність, гніздиться більше видів птахів, зустрічається більше видів комах, павуків і т. п., ніж в глибині лісу. Тут різноманітніше умови освітленості, вологості, температури.

Чим сильніше відмінності двох сусідніх біотипів, тим різноманітнішими є умови на їх кордонах і тим сильніше виявляється пограничний ефект. Видове багатство сильно зростає в місцях контактів лісових і трав'янистих, водних і сухопутних угруповань та ін. **Різнманіття – ознака стійкості.**

Крім числа видів, що входять до складу біоценозу, для характеристики його видової структури важливо визначити їх **кількісне співвідношення**. Для оцінки кількісного співвідношення видів в біоценозах в сучасній екологічній літературі часто використовують **індекс різноманітності**, який вираховується за формулою **Шеннона**:

$$H = -\sum p_i \log_2 p_i,$$

де \sum - знак додатку, p_i - доля кожного виду в угрупованні (за чисельністю або за масою), $\log_2 p_i$ - двоїчний логарифм p_i .

Види, що переважають за чисельністю, є **домінантами** угруповання. Наприклад, в соснових лісах серед дерев домінує ялина, в трав'яному покриві - кислиця і інші види, серед пташиного населення - корольок, зарянка, вівчарик-ковалик, серед мишоподібних гризунів - руда і червоно-сіра полівки і т.п.

Однак не все домінантні види однаково впливають на біоценоз. Серед них виділяються ті, які своєю життєдіяльністю найбільшою мірою створюють середовище для всього угруповання і без яких тому існування більшості інших видів неможливо. Такі види називають **едифікаторами**. Основними едифікаторами наземних біоценозів виступають певні види рослин: в ялинових лісах - ялина, в соснових - сосна, в степах – дернові злаки (ковила, типчак та ін.).

У деяких випадках едифікаторами можуть бути і тварини. Наприклад, на територіях, зайнятих колоніями бабаків, саме їх діяльність визначає в основному характер ландшафту, мікроклімат, умови проростання рослин.

Крім відносно невеликого числа видів-домінантів, до складу біоценозів входить безліч **малочисельних і рідкісних** форм. Вони створюють його видове багатство, збільшують різноманітність біоценотичних зв'язків і служать резервом для поповнення і заміщення домінантів, тобто **надають біоценозу стійкість** і забезпечують надійність його функціонування за різних умов. Чим більше резерв подібних другорядних видів в угрупованні, тим більша ймовірність того, що серед них знайдуться такі, які зможуть виконати роль домінантів при будь-яких змінах середовища.

Чим специфічніше умови середовища, тим бідніше видовий склад угруповання і вище чисельність окремих видів. У найбільш багатих біоценозах практично всі види нечисельні.

Різноманітність біоценозу тісно пов'язана з його стійкістю: чим вище видове різноманіття, тим стабільніше біоценоз. Діяльність людини сильно скорочує різноманітність в природних угрупованнях.

Для оцінки ролі окремого виду в видовий структурі біоценозу використовують різні показники, засновані на кількісному обліку. **Кількість виду** - це число особин даного виду на одиницю площі або обсягу займаного простору. Наприклад число дрібних ракоподібних в 1 дм³ води у водоймі або число птахів, що гніздяться на 1 км² степової ділянки і т. п. Іноді для розрахунку кількості виду замість числа особин використовують значення їх загальної маси.

Частота зустрічальності характеризує рівномірність або нерівномірність розподілу виду в біоценозі. Вона розраховується як процентне відношення кількості проб або облікових майданчиків, де зустрічається вид, до загальної кількості таких проб або майданчиків. Чисельність і зустрічальність виду не пов'язані прямою залежністю. Вид може бути численним, але з низькою зустрічальністю або нечисленним, але зустрічається достатньо часто.

Ступінь домінування - показник, що відображає відношення числа особин даного виду до загальної кількості всіх особин даного угруповання. Так, наприклад, якщо з 200 птахів, зареєстрованих на даній території, 80 становлять зяблики, ступінь домінування цього виду серед пташиного населення дорівнює 40%. Природно, що у всіх біоценозах чисельно переважають найдрібніші форми - бактерії та інші мікроорганізми. Тому при порівнянні різнорозмірних видів показник домінування за чисельністю не може відобразити особливості спільноти. Його розраховують не для спільноти в цілому, а для окремих угруповань, в межах яких різницею в розмірах окремих форм можна знехтувати. Такі угруповання можуть бути виділені за різними ознаками: систематичною (птахи, комахи, злаки, складноцвіті), еколого - морфологічними (дерева, трави), або безпосередньо по розмірному (мікрофауна, мезофауна і макрофауни ґрунтів, мікроорганізми в цілому і т.п.).

Для характеристики видової структури біоценозів використовують *криві домінування різноманітності (крива значущості видів)*. По "у" - в логарифмічному масштабі відкладають кількість особин (біомаса, продуктивність) кожного виду, а по осі "х" - ранжована послідовність видів від найбільш рясного до найменш рясного.

У біоценозі можуть формуватися **консорції** - групи різнорідних організмів, що поселяються на або в тілі особини якогось певного виду – центрального члена консорції. Сосна з її мікорізними грибками, епіфітними мохами і лишайниками на стовбурі і гілках, з усією безліччю членистоногих, що її населяють - це дуже складний консорцій. Полівка з її ектопаразитами, гельмінтами, з найпростішими, бактеріями, що населяють її внутрішні органи, знову є цілий консорцій.

3.Просторова структура біоценозу.

Просторова структура біоценозу визначається перш за все складом його рослинної частини - фітоценозу, розподілом наземної і підземної маси рослин. Фітоценоз часто набуває чіткої **ярусної** будови: асиміляційні надземні органи рослин і підземні їх частини розташовуються в кілька шарів, по-різному використовуючи і змінюючи середовище.

Ярусність особливо добре помітна в лісах помірного пояса. Наприклад, в ялинових лісах чітко виділяються деревний, трав'янисто-кустарничковий і моховий яруси. 5-6 ярусів можна виділити і в широколистяних лісі: перший, або верхній, ярус утворений деревами першої величини (дуб звичайний, липа серцеподібна, клен платановидний, в'яз гладкий та ін.); другий - деревами другої величини (горобина звичайна, дикі яблуні і груші, черемха, верба козяча та ін.); третій ярус складає підлісок, утворений чагарниками (ліщина звичайна, крушина ламка, жимолость лісова, бересклет європейський та ін.); четвертий складається з високих трав (борці, бор розлогий, чистець лісовий та ін.); п'ятий ярус складається з трав більш низьких (снить звичайна, осока волосиста, проліска багаторічна та ін.); в шостому ярусі - найбільш низькі трави, такі, як копитняк європейський. У лісах завжди є і між'ярусні (позаярусні) рослини - це водорості і лишайники на стовбурах і гілках дерев, вищі спорові і квіткові епіфіти, ліани та ін.

Ярусність дозволяє рослинам повніше використовувати світловий потік: під пологом високих рослин можуть існувати тіньовитривалі, аж до тіньлюбних, рослини, перехоплюючи навіть слабке сонячне світло. Яруси рослинності можуть бути різного розміру: деревний ярус, наприклад, товщиною кілька метрів, а трав'яний покрив - всього кілька сантиметрів. Кожен ярус відіграє певну участь в створенні фітоклімату і пристосований до певного комплексу умов.

Підземна ярусність фітоценозів пов'язана з різною глибиною вкорінення рослин, з розміщенням активної частини кореневих систем. У лісах нерідко можна спостерігати кілька (до шести) підземних ярусів.

Тварини також переважно приурочені до того чи іншого ярусу рослинності. Деякі з них взагалі не покидають відповідного ярусу. Наприклад, серед комах виділяють наступні групи: мешканці ґрунту - *геобій*, наземного, поверхневого шару - *герпетобій*, мохового ярусу - *бріобій*, травостоя - *філлобій*, більш високих ярусів - *аероби*.

Розчленованість біоценозу в горизонтальному напрямку називається **мозаїчністю**. Мозаїчність обумовлена низкою причин: неоднорідністю мікрорельєфу, ґрунтів, середоутворюючим впливом рослин і їх екологічними

особливостями. Вона може виникнути в результаті діяльності тварин (утворення викидів ґрунту і їх наступне заростання, утворення мурашників, витоптування та виїдання травостою копитними та ін.) або людини (вибіркова рубка, кострища та ін.). внаслідок вивалів деревостану під час ураганів та т. і. Зміни середовища під впливом життєдіяльності окремих видів рослин створюють так звану фітогенну мозаїчність.

4. Екологічна структура біоценозу.

Різні типи біоценозів характеризуються певним співвідношенням екологічних груп організмів, яке виражає **екологічну структуру** угруповання. Біоценози подібної екологічної структурою можуть мати різний видовий склад, так як в них одні й ті ж екологічні ніші можуть бути зайняті подібними за екологією, але далеко не родинними видами.

Такі види, які виконують одні й ті ж функції в подібних біоценозах називають **вікаруючими**. Явище екологічного вікаріату широко поширене в природі. Наприклад, одну і ту ж екологічну нішу займають куниця в європейській і соболь в азіатській тайзі, бізони в преріях Північної Америки, антилопи в саванах Африки, дикі коні і кулани в степах Азії.

Екологічна структура біоценозів в певних кліматичних і ландшафтних умовах суворо закономірна. Так, наприклад, в біоценозах різних природних зон закономірно змінюється співвідношення фітофагів і сапрофагів. В степових, напівпустельних і пустельних районах тварини-фітофаги переважають над сапрофагами, в лісових спільнотах помірного пояса навпаки, більше представлені сапрофаги.

Основний тип харчування тварин в глибинах океану - хижацтво, тоді як в освітленій, поверхневій зоні пелагіалі багато фільтраторів, які споживають фітопланктон.

Екологічну структуру угруповання відображає також співвідношення таких груп організмів, як гігрофіти, мезофіти і ксерофіти серед рослин або гігрофіли, мезофіл і ксерофіли у тварин. Цілком природно, що в сухих посушливих умовах рослинність характеризується переважанням склерофітів і сукулентів, а в сильно зволжених біотопах переважають гігро- і навіть гідрофіти.

5. Відносини між організмами в біоценозах.

Основу виникнення та існування біоценозів являють відносини організмів, їх зв'язки, в які вони вступають один з одним, населяючи один і той же біотоп. Ці зв'язки визначають основні умови життя видів у співтоваристві, можливості добування їжі і завоювання нового простору. Виділяють:

а) **трофічні зв'язки**; виникають, коли один вид харчується іншим (або живими особинами, або їх мертвими залишками, або продуктами життєдіяльності). Бабки, що ловлять на льоту інших комах, і жук-гноювик, що харчуються послідом великих копитних, і бджоли, що збирають нектар рослин, вступають в прямий трофічну зв'язок з видами, які надають їм їжу.

У разі конкуренції двох видів через об'єкти харчування між ними виникає непрямий трофічний зв'язок, тому що діяльність одного відбивається на постачанні корму іншому. Будь-який вплив одного виду на поїдання іншого або доступність для нього їжі слід розцінювати як непрямий трофічний зв'язок між ними. Наприклад, гусениці метеликів-монашок, об'їдаючи хвою сосен, полегшують короїдам доступ до ослаблених дерев.

б) **топічні зв'язки** характеризують будь-яку, фізичну чи хімічну зміну умов проживання одного виду в результаті життєдіяльності іншого.

Ці зв'язки вкрай різноманітні. Вони полягають у створенні одним видом середовища для іншого (наприклад, внутрішній паразитизм або норувий коменсалізм), в формуванні субстрату, на якому поселяються або, навпаки, уникають селитися представники інших видів, у впливі на рух води, повітря, зміну температури, освітленості навколишнього простору, в насиченні середовища продуктами виділення і т.п.

Під пологом лісу підлісок, ґрунтовий покрив, а також все тваринне населення знаходяться в умовах більш вирівняний температур, більш високої вологості повітря і т. п.

У результаті негативних або позитивних топічних взаємин одні види визначають або виключають можливість існування в біоценозі інших видів.

Топічні і трофічні зв'язки мають найбільше значення в біоценозі, складають основу його існування. Саме ці типи відносин утримують один біля одного організми різних видів, поєднуючи їх в досить стабільні угруповання різних масштабів.

в) **форичні зв'язки**; Це участь одного виду в поширенні іншого.

У ролі транспортувальників виступають тварини. Перенесення тваринами насіння, спор, пилку рослин називають *зоохорією*, перенесення інших більш дрібних тварин - *форезією*.

Тварини можуть захоплювати насіння рослин двома способами: пасивним і активним. Пасивне захоплення відбувається при випадковому зіткненні тіла тварини з рослиною, насіння або супліддя якого мають спеціальні зачіпки, гачки, вирости (череда, лопух). Активний спосіб захоплення - поїдання плодів і ягід. Насіння, яке не піддається перетравленню, тварини виділяють разом з послідом.

Форезія тварин поширена переважно серед дрібних членистоногих, особливо у різноманітних груп кліщів. Вона являє собою один із способів пасивного розселення і властива видам, для яких перенесення з одного біотопу в інший життєво необхідне для збереження або процвітання. Жуки-гнойовик іноді повзають з піднятими надкрильцями, які не в змозі скласти через щільно розташованих на тілі кліщів. Серед великих тварин форезія майже не зустрічається.

г) **Фабричні зв'язки**. Це такий тип біоценотичних відносин, в які вступає вид, який використовує для своїх споруд (фабрикацій) продукти виділення або мертві залишки, або навіть живих особин іншого виду.

Так, птаці використовують для побудови гнізд гілки дерев, шерсть ссавців, траву, листя, пух і пір'я інших видів птахів і т.п. Бджола-мегахіла

розташовує яйця і запаси в стаканчики, які споруджує з м'якого листя різних кустарників (шипшини, бузку, акації і т. п.).

Через складність міжвидових відносин кожен конкретний вид може процвітати далеко не скрізь, де складаються відповідні для нього умови фізичного середовища. Розрізняють фізіологічний і синекологічний оптимум в поширенні виду. **Фізіологічний оптимум** - це сприятливе для виду поєднання всіх абіотичних факторів, при якому можливі найбільш швидкі темпи зростання і розмноження. **Синекологічний оптимум**- це таке біотичне оточення, при якому вид відчуває найменший тиск з боку ворогів і конкурентів, що дозволяє йому успішно розмножуватися. Синекологічний і фізіологічний оптимум далеко не завжди збігаються.

? Питання для самоконтролю:

- 1) Розташуйте угруповання за розміром від найбільшого до найменшого:
 - a) біом;
 - b) синузії;
 - c) біоценоз;
 - d) консорції.
- 2) Біоценоз – це:
 - a) уся сукупність популяцій одного виду у межах загального видового ареалу;
 - b) угруповання особин різних видів, що мешкають на спільній території та взаємно пов'язані;
 - c) безпосереднє оточення живої істоти;
 - d) сукупність абіотичних та біотичних умов існування певної популяції.
- 3) Які з наведених ознак характеризують біоценоз як надорганізмний рівень організації?
 - a) частина угруповань можуть бути замінені;
 - b) частина угруповань унікальна та не можуть бути замінені без шкоди для всієї системи;
 - c) розміри біоценозу запрограмовані та не можуть бути змінені внаслідок дії зовнішніх чинників;
 - d) розміри біоценозу визначаються зовнішніми причинами.
- 4) Видовий склад біоценозу залежить від:
 - a) тривалості існування біоценозу;
 - b) від комплексу абіотичних умов існування;
 - c) від різноманіття умов існування в межах біоценозу;
 - d) від кількості хижаків та паразитів.
- 5) Граничний ефект або ефект «узлісся»:
 - a) пояснюється різноманітністю середовища;
 - b) має місце тільки у лісах;
 - c) свідчить про тривалість існування біоценозу;
 - d) виникає у місцях контакту між двома або більшою кількістю угруповань.
- 6) Рідкісні та мало чисельні види:

- a) не мають значення для існування біоценозу;
 - b) приречені на вимирання;
 - c) є потенційним резервом стійкості біоценозу при зміні умов існування;
 - d) збільшують різноманіття біоценотичних зв'язків.
- 7) Види – едифікатори – це:
- a) усі домінуючі види;
 - b) домінуючі види, що забезпечують формування мікроклімату угруповання;
 - c) найбільш пристосовані до умов біоценозу види;
 - d) види з дуже незначною кількістю особин.
- 8) У найбільш багатих біоценозах:
- a) практично усі види малочисельні;
 - b) дуже велика кількість видів;
 - c) практично усі види багато чисельні;
 - d) загальна кількість видів незначна.
- 9) Вікаруючі види - це:
- a) часто мігруючі види;
 - b) постійні мешканці любого біоценозу;
 - c) види, які займають однакові екологічні ніші у різних біоценозах;
 - d) види, які займають протилежні за трофічними потребами екологічні ніші в одному біоценозі.
- 10) Відносини між організмами біоценозу, коли один вид бере участь у розповсюдженні іншого називаються:
- a) топічні;
 - b) трофічні;
 - c) фабричні;
 - d) форичні.

Питання для поглибленого вивчення теми:

1. Визначте спільні риси та відмінності у поняттях “екологічна ніша” та “місце існування”.
2. Порівняйте екологічні терміни - біом, асоціація, консорцій, екосистема, біоценоз, біогеоценоз.
3. Визначте, яка з характеристик видової структури біоценозу (кількість видів, кількість особин певного виду, ступінь домінування та ін.) є визначальною для порівняльної оцінки та прогнозування розвитку.
4. Обґрунтуйте існування явища пограничного ефекту або ефекту узлісся.
5. Обґрунтуйте твердження “різноманіття – показник стійкості” на прикладі біоценозів.
6. Дайте оцінку просторовій структурі біоценозу (ярусність та мозаїчність) як показника розподілу життя в межах біоценозу.
7. Обґрунтуйте значення біологічного компоненту екосистем у формуванні мікроклімату.
8. Дайте оцінку екологічній структурі декількох екосистем за співвідношенням екологічних груп організмів у межах фіто- та зооценозів.

9. Визначте, які з можливих типів відношень організмів у межах біоценозу є визначальними: трофічні, топічні, форичні, фабричні.
10. Яким чином формується мікроклімат біоценозу та яка в цьому роль видів едифікаторів?

Лекція 9. ДИНАМІЧНИЙ РОЗВИТОК ЕКОСИСТЕМИ. СУКЦЕСІЇ

Мета: набути уявлення та отримати систему знань щодо динамічних сукцесійних змін в екосистемах, їх типах та наслідках.

План:

1. Основні тенденції сукцесійного розвитку.
2. Типи сукцесій.
3. Кліматичний клімакс.

Ключові терміни та поняття: сукцесія: первинна, вторинна, аутогенна, галогенна, гетеротрофна, автотрофна, циклічна, клімакс, дисклімакс.

1. Основні тенденції сукцесійного розвитку.

Динамічний розвиток екосистеми або **екологічна сукцесія** полягає в зміні видової структури і біоценотичних процесів з плином часу.

Сукцесія відбувається в результаті зміни угруповань фізіологічного середовища і взаємодій конкуренція - співіснування на популяційному рівні. Таким чином, сукцесія контролюється спільнотою, незважаючи на те, що фізичне середовище визначає характер і швидкість зміни, а часто і обмежує межі розвитку.

Якщо сукцесійні зміни визначаються переважно внутрішніми взаємодіями, то кажуть про **аутогенну** сукцесію. Якщо ж на зміни впливають або контролюють їх зовнішні сили середовища (пожежі, шторми), то таку сукцесію називають **алогенною** (спричиненою ззовні).

Аутогенна сукцесія при заселенні нових територій (що виникли в результаті виверження вулкана, осушення боліт) зазвичай починається з незбалансованого угруповання, і в міру її розвитку спостерігаються такі тенденції зміни основних характеристик екосистеми:

1. Енергетика екосистеми: зростає біомаса (В) і кількість органічного детриту; зростає валова продукція (Р) за рахунок первинної; зменшується чиста продукція; збільшується дихання (R); співвідношення Р / R наближається до одиниці (рівноваги); співвідношення В / Р зростає.

2. Кругообіг біогенних елементів: стає все більш замкнутим; збільшується час обороту і запас важливих елементів; утримується і зберігається більше біогенних елементів.

3. Види і структура угруповання: змінюється видовий склад; зростає видове багатство, як компонент різноманітності; r-стратегі в широких

масштабах заміщуються К-стратегами; ускладнюються і подовжуються життєві цикли; збільшується величина організмів і (або) їх стадій розселення; значною мірою розвивається взаємовигідний симбіоз.

4. Стабільність: зростає резистентна стійкість; знижується пружна стійкість.

5. Загальна стратегія: зростає ефективність використання енергії та біогенних елементів.

Привнесені речовини або енергія, геологічні сили, антропогенні порушення можуть змінити, порушити або повернути назад розглянуті тенденції. Наприклад, в результаті внесення добрив на поля або евтрофікації озера в результаті водозбору (надходження в озеро біогенних елементів з ґрунту) в успішному відношенні така система відкидається назад до більш молодого стану.

2. *Типи сукцесій.*

Якщо в силу періодичних змін середовища або внаслідок характеру розвитку самого угруповання порушення відбуваються через більш-менш регулярні проміжки часу, то екосистема зазнає **циклічної сукцесії**. У будь-який момент тут представлені всі стадії сукцесії, які надають безліч місць проживання тваринам і більш дрібним рослинам. Крім того, наявність різних стадій сукцесій створює безліч прикордонних зон, що сприяє збільшенню видової різноманітності диких тварин.

Сукцесія, що починається на ділянці, яка раніше не була зайнята (на потоці застиглий лаві), називається **первинною сукцесією**, тоді як сукцесія, що починається на площі, з якої видалено колишнє угруповання (лісова вирубка, занедбане поле), називається **вторинною сукцесією**.

Послідовність угруповань, що змінюють одне одного в даному просторі називається **сукцесійною серією**. Відносно недовговічні перехідні угруповання називаються серіальними або піонерними стадіями. Термінальна стабілізована система відома під назвою **клімаксу**, який існує до тих пір, поки його не порушують сильний зовнішній вплив.

Характерна риса більшості сукцесійних серій - більш-менш безперервна зміна видів у часі. Зміна видового складу рослинності називається флористичною естафетою, тварин - фауністичною естафетою.

Первинна сукцесія на ранніх стадіях протікає повільно і для досягнення стаціонарного стану, що характеризує зрілість системи, буде потрібно багато часу. Класичний приклад первинної сукцесії - піщані дюни, які утворюються в результаті відступання кордонів озера. Перші поселенці на дюнах - це прибережні злаки, верба, довгоногі жуки-скакуни, що бігають по піску, павуки, коники, що живуть в норах. Слідом за спільнотою перших поселенців слідує ліси з сосни, потім чорного дуба і, нарешті, на самих останніх стадіях - вологі ліси з бука і клена. Незважаючи на те, що розвиток угруповання починається в дуже сухому і ненасиченому життєм місці, воно в кінцевому рахунку призводить до вологого і холодного зімкнутого лісу. Багатий на гумус ґрунт,

населений дощовими черв'яками і равликами, контрастує з сухим піском, на якому він утворився.

Вторинна сукцесія в степових районах складається зі стадій: 1) стадія однорічних бур'янів (2-5 років); 2) стадія короткоживучих злаків (3-10 років); 3) рання стадія багаторічних злаків (10-20 років); 4) клімаксна стадія багаторічних злаків (досягається за 20-40 років). Таким чином природі потрібно 20-40 років, щоб почавши на голому або переораному ґрунті, побудувати степовий клімакс. Точні терміни залежать від лімітуючих впливів таких факторів, як вологість, випас і т.п. Кілька посушливих років поспіль або надмірний випас викликає повернення сукцесії до стадії однорічних бур'янів.

Складні взаємини аутогенної і аlogenної сукцесій спостерігаються наприклад при створенні водосховищ. Коли при цьому затоплюються огрядні ґрунти або ділянка з великою кількістю органічної речовини, першою стадією буває високопродуктивна стадія цвітіння (інтенсивне розкладання, велика кількість біогенних елементів, швидкий і інтенсивний ріст риби). Однак після того, як біогенні елементи розсіюються, а запаси їжі виявляються витраченими, водойма стабілізується на деякому більш низькому рівні продуктивності і зниженому врожаї риби.

Сукцесія, що починається з стану $P > R$ - це **автотрофна сукцесія**; навпаки якщо сукцесія починається з стану $P < R$, то це **гетеротрофна сукцесія**. Як приклад гетеротрофної сукцесії можна привести сукцесію в сінному відварі. Якщо дати постояти культуральному середовищу, виготовленому з сінного відвару, то розвивається пишна культура бактерій. Якщо потім до неї додати трохи ставкової води, що містить посівний матеріал різноманітних найпростіших, будемо спостерігати сукцесій ну серію зі зміною домінантних форм. Якщо не додавати свіже культуральне середовище або не переводити систему в автотрофний режим, то вона припиняє своє існування і всі організми гинуть або утворюють стадії, що покояться. Така система радикально відрізняється від автотрофної сукцесії, в якій потік енергії підтримується невизначено довго.

На ранніх стадіях сукцесії переважає r -добір, тобто успішніше вселяються види з високою швидкістю розмноження і росту. Навпаки, на пізніх стадіях екологічної сукцесії тиск відбору сприяє K -стратегам, тобто видам з низьким потенціалом зростання, але більш високою здатністю до виживання в умовах конкуренції.

Дрібні організми володіють селективною перевагою в середовищі, багатому на біогени і компоненти мінерального живлення. Однак з розвитком екосистеми неорганічні біогенні елементи виявляються все більш і більш зв'язаними в біомасі, так що селективна перевага переходить до більших організмів, здатність до запасання речовин у яких вище і життєвий цикл складніше. Завдяки цим властивостям вони адаптуються до використання сезонних або періодичних надходжень біогенів або інших ресурсів.

3. Кліматичний клімакс.

Термінальним або стабільним угрупованням сукцесійної серії є **клімаксне угруповання**. Воно підтримує саме себе невизначено довго, всі його внутрішні компоненти врівноважені між собою, і воно знаходиться в рівновазі з фізичним середовищем. В клімакських екосистемах, на відміну від таких, що розвиваються, річна продукція і імпорт врівноважується річним споживанням і експортом.

Для визначеної області розрізняють: 1) єдиний **регіональний** або **кліматичний клімакс**, що знаходиться в рівновазі із загальними кліматичними умовами; 2) різне число **локальних** або **едафічних клімаксів**, відповідних місцевим умовам субстрату (рельєфу, вологості і т.п.).

Людина сильно впливає на хід сукцесії і досягнення клімаксу. Коли стабільне угруповання, що не представляє собою кліматичний або едафічний клімакс для даної місцевості, підтримується людиною, його позначають як **антропогенний субклімакс** (дисклімакс). Наприклад, надмірний випас може привести до утворення пустельної спільноти там, де за умовами мікроклімату міг би зберегтися степ. Пустельна екосистема в даному випадку - дисклімакс, а степ - кліматичний клімакс.

? Питання для самоконтролю:

- 1) Алогенною називають сукцесію:
 - a) спричинену зовнішніми факторами;
 - b) спричинену внутрішніми взаємодіями;
 - c) таку, що починається на незайнятому життєм просторі;
 - d) таку, що починається без запасу доступної органічної речовини.
- 2) До якого типу можна віднести сукцесійні зміни, що відбуваються у лісі на місці пожежі тау відварі сіна у лабораторії?
 - a) гетеротрофна;
 - b) автотрофна;
 - c) первинна;
 - d) вторинна.
- 3) Які тенденції змін характеристик екосистем спостерігаються при сукцесійному розвитку?
 - a) зменшується чиста продуктивність;
 - b) кругообіг біогенних елементів стає більш відкритим;
 - c) збільшується кількість взаємовигідних зв'язків між організмами;
 - d) збільшується кількість r- стратегів порівняно з K-стратегами.
- 4) Які ознаки має клімаксова екосистема?
 - a) є максимальною за розмірами;
 - b) є найбільш продуктивною;
 - c) є максимально збалансованою;
 - d) є максимально стійкою.
- 5) Який вислів є правильним?

- a) у клімаксовій екосистемі чиста продукція біоценозу наближається до нуля;
 - b) при збільшенні видового різноманіття зменшується кількість взаємовигідних відносин і переважає конкуренція;
 - c) кожен біоценоз має лише один шлях розвитку;
 - d) при сукцесійному розвитку флористична естафета відбувається значно довше ніж фауністична.
- 6) Який вислів є правильним?
- a) агроекосистеми є клімаксовими з точки зору сукцесійного розвитку;
 - b) в межах кліматичної зони може існувати декілька едафічних клімаксів;
 - c) людина не може змінювати хід сукцесійного розвитку природних екосистем;
 - d) стабільність екосистеми не пов'язана з видовим різноманіттям у ньому.
- 7) Агроекосистеми з точки зору сукцесійного розвитку є:
- a) молодими;
 - b) клімаксовими;
 - c) стабільними;
 - d) нестабільними.

Питання для поглибленого вивчення теми:

1. Проаналізуйте, за якими характеристиками відбуваються зміни в екосистемах під час сукцесійних процесів.
2. Дайте оцінку різним типам сукцесійних змін (первинні, вторинні, аутогенні, алогенні).
3. Обґрунтуйте існування на певній території одного кліматичного та багатьох едафічних клімаксів.
4. Визначте основні стадії первинної сукцесії на прикладі формування вологого лісу та луку при відходженні границі озера.
5. Визначте основні стадії формування вторинних сукцесій у степових районах.
6. Порівняйте молоду та клімаксові екосистеми за основними енергетичними, стратегічними та іншими характеристиками.
7. Порівняйте авто- та гетеротрофні сукцесії.

Лекція 10. СУЧАСНІ ПРОБЛЕМИ ЕКОЛОГІЇ

Мета: набути уявлення про сучасний стан екологічних проблем, с поглибити, розширити та закріпити знання щодо форм антропогенного впливу на природні екосистеми.

План:

1. Антропогенний вплив на ґрунти.
2. Зведення лісів.
3. Антропогенний вплив на біорізноманіття.

4. Забруднення повітря.
5. Антропогенний вплив на Світовий океан
6. Проблема біоконцентрації.

Ключові терміни та поняття: антропогенний вплив, ксенобіотики, біорізноманіття, забруднення, біоконцентрація, парниковий ефект, озоновий шар, дампінг, смог, кислотні опади.

Діяльність людини часто супроводжується різким посиленням активного втручання суспільства в хід природних процесів. В останні роки людство почало усвідомлювати величезну кількість проблем, пов'язаних з нашим впливом на навколишнє середовище. Розглянемо деякі з них.

1. Антропогенний вплив на ґрунти.

Не дивлячись на те, що площа суходолу в чотири рази менша площі, яку займає океан, на ній зосереджено біля 57 % біомаси планети. Окрім того – це головний постачальник продуктів харчування для людей і більшості тварин. Від кількості і стану придатних до використання у господарстві ґрунтів в багатьох чому залежить вирішення продовольчої проблеми на планеті.

Значні негативні зміни стану земної поверхні в цілому викликано саме нераціональними діями людей. Це - втрата плодючих земель внаслідок їх виснаження, ерозії, вилучення для промислових. Потенційно оброблюваних площ на планеті є 3,2 млрд га, з них половина вже обробляється. Причому вже 6,8 % оброблюваних земель вже втрачено для сільського господарства через неправильне господарювання. Часто землі виснажуються за рахунок того, що засаджуються щорічно однією чи схожими культурами, і вже за два – три роки спостерігається збідніння таких земель на іони одних елементів і перенасичення в них інших. Такий дисбаланс призводить до потреби внесення певних добрив (зазвичай неорганічного походження), а також пестицидів.

В першому випадку може спостерігатися порушення кругообігів за рахунок надлишкового внесення певних елементів або вимивання частини добрив у підземні води, що призводить до забруднення та тимчасової евтрофікації водойм.

У другому випадку небезпечною особливістю використання більшості пестицидів є те, що вони зазвичай відносяться до **ксенобіотиків** і не мають природної системи розкладання. А отже здатні до накопичення і біоконцентрації при передачі по харчових ланцюгах.

За останні десятиріччя значно погіршилися показники земельного фонду України. Спостерігаємо стійке виснаження та деградацію ґрунтів. Зростає хімічне забруднення земельних ресурсів. Продовжується значне вилучення цінних сільськогосподарських земель під промислове та інше будівництво, що становить понад 100 тис. га щорічно.

2. Зведення лісів

Ліс – легені нашої планети, джерело кисню, регулятором вологості повітря і скарбниця живої природи водночас. За останні 2 – 3 тисячоліття людство знищило біля половини лісових масивів.

Причиною страшних повеней на Закарпатті, що мали місце останніми роками, було визнано занадто варварське і хижацьке знищення великих обсягів лісу на схилах гір. Ці ліси не лише затримували вологу, а й перешкоджали розливам рік і руйнуванню гірських схилів.

Щодо тропічних екваторіальних лісів, які зазнали наймасштабніших варварських вирубок (кожного року відбувається винищення тропічного лісу на площі від 150000 до 200000 квадратних кілометрів, це десь приблизно площа Уругваю), то окрім суттєвого зменшення кількості вологи у регіонах (ліси транспірують величезну кількість води, підтримуючи водний баланс території, кількість опадів), то наразі серед наслідків спостерігаємо суттєве зменшення біологічного різноманіття. Вологі тропічні ліси займають не більше 3 % загальної площі нашої планети, але в них проживає щонайменше 50 % всіх видів.

Окрім вирубки лісів, людина є причиною 94% пожег. Також поширено заснування несанкціонованих звалищ побутового сміття в лісових районах.

3. Антропогенний вплив на біорізноманіття.

Люди є невід’ємною частиною живої природи і всіляко від неї залежимо. За день на свої потреби людство використовує в середньому більш як 40000 біологічних видів.

За оцінками багатьох вчених, в найближчі 75 років з лиця Землі може зникнути половина всіх видів рослин і тварин. Швидкість зникнення окремих видів може в 10000 раз перевищувати швидкість їх так названого природного зникнення. Причинами цього є:

а) руйнування природного середовища життя;

Це основна причина вимирання біологічних видів. Сюди включається заготовка деревини, добування корисних копалин, вирубка лісу під пасовища, будівництво дамб і автомагістралей на місці незайманих ділянок дикої природи. Порушуються маршрути міграцій. Генетичне різноманіття бідніє. Популяції тварин і рослин не можуть протистояти хворобам та іншим несприятливим факторам. Зникнення окремих видів може викликати цепну реакцію: руйнування одного з компонентів природного комплексу не проходить безслідно для інших його компонентів.

б) навмисна чи випадкова інтродукція;

Коли людина ввозить в будь – яку екосистему чужорідні біологічні види, вони можуть зайняти екологічні ніші, що до того належали іншим видам. Іноді чужорідні види змінюють всю екосистему настільки, що витісняють інші види, або приносять із собою такі хвороби, проти яких у них немає імунітету.

в) надмірна експлуатація природних ресурсів;

Деякі біологічні види гинуть саме з цієї причини. Наприклад, бізони на рівнинах Північної Америки були повністю знищені. А кожен втрачений вид – це унікальна генетична комбінація, яка створювалась природою протягом всього еволюційного розвитку і на її повторне виникнення за умов необхідності природним шляхом потрібна така ж сама величезна кількість часу.

г) глобальне потепління;

Згідно оцінкам Міжурядової комісії з кліматичних змін, протягом останнього століття температура на Землі може підвищитися на 3,5 градуса за Цельсієм. Підвищення температури води – одна з причин загибелі коралових рифів, які слугують середовищем життя багатьох морських організмів.

Також підняття рівня Світового океану на один метр може призвести до затоплення великих прибережних ділянок заболочених земель, багатих різноманітною флорою та фауною.

4. *Забруднення повітря.*

Один з основних видів забруднення атмосфери – автомобільний транспорт. У викидах автомобілів знаходяться такі шкідливі речовини як угарний газ, окиси азоту, тверді частинки та летючі органічні з'єднання. На автотранспорт приходить 90 % **чадного газу**, що взагалі викидається в атмосферу.

Основним забруднювачем повітря є промислові викиди. Вуглекислий газ, що викидається в повітря внаслідок згоряння палива є основною причиною **парникового ефекту**, який викликає **глобальне потепління**.

Летючі органічні речовини, такі як поліароматичні вуглеводні та бензол, призводять до утворення **смогів**. Фотохімічний формується в результаті дії сонячного ультрафіолетового випромінювання на вуглеводороди та окиси азоту. Через температурні інверсії смог висить над містом і не розсіюється.

Окиси азоту і сірки з повітряними масами переміщуються на значні відстані і, з'єднуючись з водою, випадають у вигляді **кислотних дощів**, забруднюючи земляні угіддя, водойми, руйнуючи різні будови.

У процесі виробництва пластмас у атмосферу попадають хлоро-фтор-вуглеці, які **руйнують її озоновий шар**.

При спалюванні великої кількості побутового сміття, виникає дим, у якому знаходяться діоксини, які мають канцерогенні властивості.

5. *Антропогенний вплив на Світовий океан.*

Води океану займають дві третини поверхні Землі майже чотирьохкілометровим шаром. Води усіх річок складають 5 % від маси води океану. Океан – колыска життя на Землі і домівка половини існуючих нині видів організмів. Окрім того, це буферна система доквілля, яка володіє механізмами підтримки сталого складу біосфери.

Забруднення блокує діяльність цих механізмів, що призводить до різких кліматичних коливань, які порушують природні ритми життя водних і наземних

організмів, призводять до загибелі морських тварин, рослин і мікроорганізмів та в кінцевому рахунку завдають шкоди самій людині. Основні забруднювачі – нафтопродукти та пластик. Тонна нафти покриває здатна покрити тонкою плівкою 12 км акваторії океану і забруднює майже 1 млн. тонн води.

Ще одне джерело забруднення океану – скидання неочищених відходів – дампінг. Небезпека полягає в тому, що якими б безпечними і міцними не були ємності, в яких захоронено відходи, завжди існує небезпека їх розгерметизації в наслідок дії зовнішніх хімічних агентів, великого тиску на морських глибинах тощо.

6. Проблема біоконцентрації.

Організми в екосистемах пов'язані насамперед трофічними зв'язками. Отже, якщо елемент чи сполука, яка надходить до організму, не утилізується в метаболічних реакціях, вона схильна до накопичення, що носить кумулятивний ефект.

Мова йде насамперед про пестициди та важкі метали. Наприклад, для розчинних сполук свинцю біоконцентраційний фактор становить від 13 до 100000 залежно від виду організму та умов довкілля.

У планктоні зміст диметил ртуті складає приблизно 0.01 мкг/г, в м'язовій тканині хижих риб досягає 1.5, а у птахів-риболовів-3-14мкг/г.

? Питання для самоконтролю:

- 1) Кислотні дощі:
 - a) гальмують міграцію елементів;
 - b) прискорюють міграцію елементів;
 - c) не впливають на міграцію елементів.
- 2) Чому не відбувається значного збільшення концентрації вуглекислого газу в атмосфері при суттєвому збільшенні його надходження внаслідок згоряння?
 - a) бо надлишкова кількість поглинається рослинами;
 - b) бо надлишкова кількість розчиняється у океанах;
 - c) бо надлишкова кількість не є токсичною для живих істот;
 - d) бо надлишкова кількість виводиться за межі біосфери.
- 3) Основною причиною збільшення частки ультрафіолетового випромінювання на Землі є:
 - a) вирубка лісів;
 - b) руйнація озонового шару;
 - c) парниковий ефект;
 - d) забруднення довкілля пестицидами.
- 4) Основною причиною обміління малих річок є:
 - a) потепління клімату;
 - b) підняття рівня Світового океану;
 - c) викиди транспорту та промисловості;
 - d) зведення лісів.

- 5) На якому трофічному рівні буде максимальна концентрація ртуті за умов потрапляння її у екосистему?
- a) редуцентів;
 - b) первинних консументів;
 - c) хижаків;
 - d) продуцентів.

Питання для поглибленого вивчення теми:

1. Охарактеризуйте основні напрямки впливу людини на довкілля?
2. Поміркуйте про можливі шляхи вирішення основних екологічних проблем людства.
3. Охарактеризуйте всі можливі типи забруднювачів довкілля, ранжував їх за згубним впливом.
4. Наведіть приклади екологічних катастроф, спричинених людиною.
5. Поміркуйте, чи може людина гармонізувати свої відносини з природою.
6. Чи можна та чи потрібно запобігати інтродукції?
7. Наведіть приклади можливого застосування основних біоекологічних законів у соціальній сфері.

ВИКОРИСТАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Кучерявий В.П. Екологія / Володимир Панасович Кучерявий . - Львів: Світ, 2001. – 500с.
2. Кучерявий В. П. Урбоекологія: підручник / Володимир Панасович Кучерявий. - Львів: Світ, 2001 -440с.
3. Чернова Н.М. Экология/ [Н.М. Чернова, А.М. Былова].– М.: Дрофа, 2004. – 416 с.
4. Степановских А.С. Экология: учебник для вузов/ Степановских Анатолий Сергеевич — М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2001. - 703 с.
5. Білявський Г.О. Основи екології: підручник для студентів вищих навчальних закладів затв. МОНУ / Білявський Георгій Олексійович - К.: Лібра, 2004. - 368 с.
6. Білявський Г.О. Основи екології, теорія та практикум / [Г.О. Білявський, Л.І. Бутченко]. - К.: Лібра, 2004. - 368 с.
7. Одум Ю. Экология / Ю.Одум. - М.: Мир, 1986, в 2-х томах.

Навчальне видання
(українською мовою)

Войтович Олена Миколаївна

ЗАГАЛЬНА ЕКОЛОГІЯ

Конспект лекцій
для здобувачів ступеня вищої освіти бакалавра спеціальності
«Біологія» освітньо-професійної програми «Біологія»

Рецензент *Н.І. Костюченко*
Відповідальний за випуск *В.О. Лях*
Коректор *О.М.Войтович*