

## 6 Лекція. ЕКОСИСТЕМИ

1. Концепція екосистеми.
2. Енергетична структура екосистем.
- 3 Біопродуктивність екосистем.

### 1. Концепція екосистеми.

Екосистема є центральним об'єктом сучасної екології. Саме визнання екосистеми головним об'єктом екології кладе край усім дискусіям про предмет цієї науки, а відтак екологічним є будь-яке дослідження, метою якого є з'ясування місця і ролі того чи іншого процесу, явища чи об'єкта в екосистемі. В усіх інших випадках екологія сприймається як щось «комплексне», міждисциплінарне, а її межі виявляються розмитими до практично повної невизначеності.

**Екосистема** – об'єкт, біотичні й абіотичні компоненти якого функціонують як єдине ціле завдяки колообігу речовин, що здійснюється з використанням зовнішнього джерела енергії і призводить до створення певної структури, або, іншими словами – це система, елементами якої є біотичні та абіотичні компоненти, пов'язані речовинно-енергетичними та інформаційними потоками, відмежована від аналогічних утворів колообігом речовин певного ступеня замкненості та характерною інформаційною структурою.

Стефан Форбс, досліджуючи озеро з усіма його мешканцями та абіотичними компонентами, першим розглядав природний комплекс організмів та їхнього абіотичного оточення як цілісну систему, яку він назвав «**мікроекосмом**». Форбс підкреслював, що вплив на окремі компоненти неминуче тягне за собою і зміни всього цілого; водночас аналіз цілого є необхідною умовою задовільного розуміння будь-якої його частини (*S. Forbs*, 1887). Таким чином, «**мікроекосм**» **Форбса досить близький сучасному поняттю «екосистема»**.

У водоймах цілісна взаємодія біотичних і абіотичних факторів виявляється особливо виразно, тому не випадково саме в гідробіології наприкінці ХІХ – початку ХХ століття почали успішно розроблятися проблеми взаємодії біоценозу і біотопу як компонентів єдиного цілого (*Hensen*, 1887; *Jonson*, 1919).

Поряд з терміном «екосистема» часто використовують термін «біогеоценоз». Причому різні автори вкладають у це поняття дещо різний зміст, часто ототожнюючи ці два поняття (зокрема, як синоніми, їх розглядав Ю. Одум (1986). Тому варто чітко розуміти відмінності між цими термінами. Термін «біогеоценоз» запропонував відомий російський вчений В.М. Сукачов (1940), причому найбільш вичерпне визначення дано ним у вступі до відомої книги «Основы лесной биogeоценологии» (1964): «**біогеоценоз** – сукупність на певному протязі земної поверхні однорідних природних явищ (атмосфери, гірської породи, рослинності, тваринного світу і світу мікроорганізмів, ґрунту і гідрологічних умов), що мають свою особливу специфіку взаємодій цих складових їх компонентів і певний тип обміну речовиною і енергією їх між собою і з іншими явищами

природи, що являють собою внутрішньо діалектично протирічливу єдність, що знаходиться у постійному русі, розвитку».

Таким чином, поняття «екосистеми» і «біогеоценозу» істотно відрізняються між собою: будь-який біогеоценоз можна назвати екосистемою, проте мало яку екосистему можна коректно назвати біогеоценозом. Це лише:

1. Виключно природні екосистеми;
2. Чітко просторово відмежовані від інших;
3. Значного розміру (межі визначаються водозбірним басейном, кліматичними, едафічними та біоценотичними особливостями, а також відносно замкненими біогеохімічними колообігами та особливостями енергетичної структури).

Отже, **біогеоценози** – це крупні природні блоки біосфери (екосистеми), які історично склалися і чітко відмежовані від аналогічних утворів.

Слід відзначити, що необхідність синтетичного підходу до вивчення наземних екосистем була вперше усвідомлена і сформульована у вигляді головної концепції вченими, які працювали над дослідженням ґрунту – природного тіла, в утворенні якого в нерозривній єдності сплелися біотичні та абіотичні фактори. Це відбулося наприкінці ХІХ століття, коли із закликком розгорнути міждисциплінарні комплексні дослідження цілісних природних систем виступив видатний російський вчений В.В. Докучаєв.

«Вивчалися, головним чином, окремі тіла, – мінерали, гірські породи, рослини і тварини, – і явища, окремі стихії, вогонь (вулканізм), вода, земля, повітря, в чому, повторюємо, наука і досягла, можна сказати, дивних результатів, але не їх відносини та генетичний, віковичний, і завжди закономірний зв'язок, що існує між мертвою і живою природою, між рослинними, тваринними і мінеральними царствами, з одного боку, людиною, її побутом і навіть духовним світом – з іншого. Саме ці співвідношення, ці закономірні взаємодії і складають суть пізнання істинної натурфілософії, – кращу і вищу розкіш Природознавства!» (Докучаєв В.В., 1949).

Початок практичного здійснення цієї широкої програми щодо наземних природних комплексів пов'язано з ім'ям Г.Ф. Морозова – засновника вчення про ліс. Він підкреслював, що ліс і його територія повинні зливатися для нас в єдине ціле, в географічний індивідуум або ландшафт. «Ліс – це цілий гуртожиток не лише рослинних, але і тваринних форм, що існують під владою зовнішнього географічного середовища і у зв'язку з ним. Таке цілісне уявлення про ліс передбачає необхідність вивчати як власне сам ліс, як такий, так і різні сторони його життя з умовами, що їх породжують» (Морозов, 1925).

Схожі ідеї висловлював Р.І. Аболін (1914) на основі вивчення боліт. Він вважав, що поверхнева оболонка Землі, названа ним «*епігенемою*» (що майже відповідає поняттю про екосферу чи біогеоценотичну оболонку) складається з окремих ділянок, які він називав «*епіморфами*» (приблизно відповідає поняттю про біогеоценози). В межах епіморфи рельєф, ґрунт, земля і рослинність поєднуються і взаємодіють між собою, причому всередині її характер взаємодій зберігається відносно однорідним.

**Екосистеми** (як і будь-які системи), характеризуються складом, структурою, зовнішнім середовищем і законом функціонування. Для характеристики складу і

структури екосистем використовують три групи показників: речовинні, енергетичні та інформаційні. Нормальне функціонування екосистем можливе лише за умови адекватної взаємодії та тісної спряженості речовинно-енергетичних й інформаційних процесів. Будь-яке розкорелювання цих процесів призводить до всіляких порушень і може врешті рещт призвести до патологічного стану екосистеми.

На сучасному етапі розвитку екології найповніше досліджена енергетична структура екосистем, речовинні потоки вивчені значно гірше, а щодо інформаційних процесів у екосистемах різного типу, то це – найменш досліджена царина, яка активно вивчається лише останнім часом.

## 2. Енергетична структура екосистем.

Енергію визначають як здатність виконувати роботу. Властивості енергії описуються двома законами термодинаміки. **Перший закон термодинаміки, чи закон збереження енергії**, проголошує, що енергія не зникає і не створюється заново, вона лише може переходити з однієї форми в іншу. **Другий закон термодинаміки, або закон ентропії**, формулюється по різному, зокрема: процеси, пов'язані з перетворенням енергії, можуть протікати самоплинно лише за умови, що енергія переходить з більш концентрованої форми до більш розсіяної, тобто деградує. **Ентропія** (від грецького *entropia* – перетворення) – величина кількості зв'язаної енергії, яка стає недоступною для використання. Термін «**ентропія**» був запропонований Рудольфом Клаузіусом (1822–1888) в 1863 р. Цей термін також використовується як міра зміни невпорядкованості системи, що відбувається при деградації енергії. Цей же закон можна сформулювати і так: будь-яке перетворення енергії з однієї форми в іншу неминуче супроводжується розсіюванням її частини у формі, недоступній для подальшого використання. Одним з наслідків цього є неможливість створення вічного двигуна. **Негентропія** (від англ. *negative entropy*) – функція термодинамічного стану системи, яка характеризує ступінь її впорядкованості; міра, протилежна ентропії за знаком.

Енергетичний підхід до вивчення екологічних процесів виявився одним з найбільш плідних в екології, значною мірою сприяв формуванню екології як науки, оскільки саме він дав змогу вивчати дивовижне розмаїття життя в усіх його проявах шляхом встановлення кількісних закономірностей як міжорганізмових, так і міжпопуляційних взаємин, визначати енергетичні баланси біосистем і екосистем різного рівня організації й інтеграції.

Для врахування впливу якості середовища на певний продукційно-енергетичний параметр біоти були введені поняття «**норми**» і «**патології**» екосистем. У цьому аспекті першочерговим завданням слід визнати розробку кількісних критеріїв, які спроможні давати об'єктивну оцінку стану якості середовища за ступенем його адекватності особливостям живої матерії.

Завдання вивчення продуктивності полягає у з'ясуванні швидкості, з якою різні біосистеми за тих чи інших умов синтезують (чи можуть синтезувати) подібну собі речовину, використовуючи для цього асимільовані сполуки та енергію. Будь-яка біологічна система існує лише за безперервного обміну речовин з навколишнім середовищем.

Згідно з *принципом максимізації енергії Лотки–Одума–Пінкертона* – у «суперництві» з іншими екологічними об'єктами виживають (зберігаються) ті з них, які найкращим чином сприяють надходженню енергії і використовують максимальну її кількість найбільш ефективним способом. З цією метою система:

- 1) створює накопичувачі (сховища) високоякісної енергії;
- 2) витрачає певну кількість накопиченої енергії для забезпечення надходження нової енергії;
- 3) забезпечує колообіг різноманітних речовин;
- 4) створює механізми регулювання, які підтримують стійкість системи і її здатність пристосовування до умов існування, що змінюються;
- 5) встановлює з іншими системами обмін, необхідний для забезпечення потреб в енергії спеціальних видів (Г. Одум, Ю. Одум, 1978).

Слід відзначити, що цей принцип справедливий і у відношенні інформації, а от максимальне надходження речовини як такої не гарантує успіху екологічному об'єкту в конкурентній боротьбі з іншими аналогічними об'єктами. В основі функціонування будь-якої екосистеми лежить її біопродуктивність, яка забезпечує потоки речовини і енергії та призводить до формування певної структури.

### 3. Біопродуктивність екосистем.

Продуктивність біосистеми – її здатність виробляти подібну собі речовину. Всі біосистеми характеризуються продуктивністю, і системи одного типу можна порівнювати за рівнем їх продуктивності (швидкості продукування) за величинами продукційних показників. До основних продукційних показників належать *продукція і питома продукція* (Заика, 1983). **Продукція** – вся вироблена даною біосистемою за певний проміжок часу речовина з урахуванням витрат на обмін. Мова йде про органічну речовину, синтезовану системою. Оцінка продукції найчастіше здійснюється в показниках «живої маси», включаючи скелетні та інші подібні утвори (Заика, 1983). *Питома продукція* виражається у величинах продукції за певний відрізок часу в розрахунку на одиницю біомаси. Так, якщо величина добової питомої продукції дорівнює 10%, то це означає, що дана біосистема щодоби виробляє продукцію, яка складає 10 відсотків від наявної біомаси.

При визначенні *біопродукції* та розрахунку складових біопродукційного процесу необхідно враховувати притаманні біосистемам різного рівня організації особливості. Адже, знаючи продукцію кожної популяції, що входить до екосистеми, продукцію всього угруповання розрахувати неможливо. Це можна здійснити лише шляхом використання адекватних для рівня угруповання методів. Розглянемо особливості визначення продукції різнорівневих систем.

#### *Продукція особини.*

Зовні до організму надходить речовина і енергія зі швидкістю  $I_1$ , частина якої ( $A$ ) засвоюється (асимілюється), в той час як  $I_2$  видаляється у вигляді незасвоєної частини (у гетеротрофних організмів цю частину часто позначають як  $D$ ). Частина асимільованої речовини і енергії витрачається (розсіюється) у процесі дихання ( $R$ ), що є витратами на енергетичний обмін, тоді як різниця між  $A$  і  $R$  буде величиною індивідуальної продукції

(P). Втрати речовини і енергії ( $V_e$ ), відбуваються у вигляді виділень залоз, відторгнутих покривних структур, продуктів статевих залоз тощо (рис. 1):

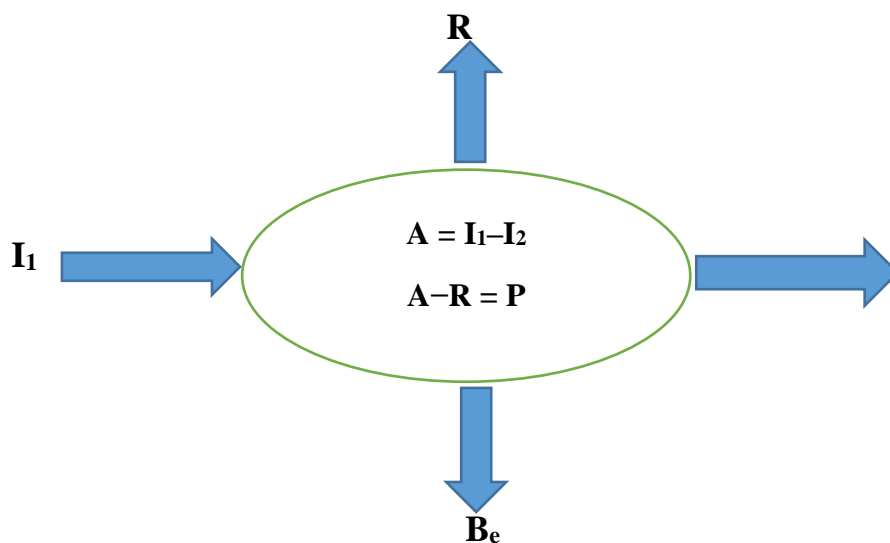


Рис. 1 – Складові енергетичного балансу організму

Таким чином, у стані термодинамічної рівноваги (коли біомаса і накопичена в ній енергія лишається на відносно постійному рівні) для організму маємо:

$$\begin{aligned} I_1 &= I_2 + R + V_e; \\ A &= I_1 - I_2; \\ P &= A - R; \\ P &= I_1 - I_2 - R; \\ P - V_e &= (A - R - V_e) = 0. \end{aligned}$$

Виходячи з балансового підходу, обов'язковою умовою росту організму є:

$$P - V_e = (A - R - V_e) > 0.$$

При  $P < V_e$  біомаса зменшується на величину  $\Delta B$ , що відповідає умові:

$$P - V_e = (A - R - V_e) < 0.$$

У випадку, коли асимільована їжа лише покриває витрати на обмін, маємо:

$$\begin{aligned} A - R &= 0, \\ -\Delta B &= V_e, \end{aligned}$$

тобто біомаса зменшується на величину  $V_e$ .

Однією з найважливіших характеристик продукційного процесу є *питома продукція (p)*, яку розраховують за формулою:

$$p = (\ln B_2 - \ln B_1) / (t_2 - t_1).$$

Якщо  $p = 0,10$ , то це означає, що за даний відрізок часу (зазвичай за добу, місяць рік тощо) біосистема синтезує 1/10 (тобто 10%) від своєї біомаси.

Одним з найбільш вдалих математичних виразів процесу збільшення маси особини є рівняння Л. Берталанфі. В його розробці брали участь різні вчені – А. Пюттер (Pütter, 1920), Л. Берталанфі (Bertalanffy, 1938), С. Тейлор (Taylor, 1960). Проте загальновідоме рівняння швидкості росту маси тіла зазвичай пов'язують з ім'ям Берталанфі, внесок якого у його розробку вважається найвагомим. У загальному вигляді рівняння має вигляд:

$$dm/dt = a_1 m^{b_1} - a_2 m^{b_2};$$

де:  $m$  – маса особини,  $dm/dt$  – швидкість росту маси (приріст),  
 $a_1, a_2, b_1, b_2$  – коефіцієнти.

За Берталанфі, в правій частині рівняння член  $a_1 m^{b_1}$  відображає «анаболізм», величина якого пропорційна поверхні тіла тварини, тому

$$b_1 = 2/3$$

Другий член  $a_2 m^{b_2}$  відображує «катаболізм», який пропорційний масі тіла ( $b_2=1$ ).

Відповідно, рівняння Берталанфі зазвичай використовується у вигляді:

$$dm/dt = a_1 m^{2/3} - a_2 m.$$

### ***Продукція популяції.***

На популяційному рівні розрахунок продукції найчастіше проводять за рівнянням Бойсен-Йенсена (1919):

$$P_t = B_2 - B_1 + V_e,$$

де:  $P_t$  – продукція за час  $t$ ,  $B_2$  – біомаса в кінці періоду,  $B_1$  – біомаса на початку даного періоду;  $V_e$  – величина елімінованої за час  $t$  біомаси. За проміжок часу  $\Delta t = t_2 - t_1$ :

$$\begin{aligned} \Delta P &= \Delta B + V_e, \\ \Delta B &= B_2 - B_1. \end{aligned}$$

Для використання рівняння Бойсен-Йенсена необхідна інформація з чисельності особин та їх середньої маси:

$$\begin{aligned} V_1 &= m_1 \times N_1, \\ V_2 &= m_2 \times N_2, \\ V_e &= (m_2 + m_1)/2 \times (N_1 - N_2). \end{aligned}$$

Друга схема розрахунків продукції запропонована Г. Кларком і співавторами (Clarke, Edmondson, Ricker, 1946). За нею продукція визначається як різниця між швидкістю асиміляції їжі популяцією і швидкістю витрат на обмін. На практиці цей спосіб розрахунку практично не використовується, оскільки визначити загальну асиміляцію практично неможливо. Однак для теоретичних розрахунків ця схема має важливе значення.

Третя схема базується на використанні даних з росту особин і вікової структури популяції. Ця схема використовується найчастіше. Згодом ця схема доповнилася врахуванням продукції за рахунок розмноження.

Четверта схема базується на динаміці чисельності популяції. Для спрощення аналізу росту і вікової структури всім особинам приписують деяку середню масу. Тоді продукція визначається за швидкістю розмноження.

Корисним є використання швидкості оборту чисельності, біомаси, накопиченої системою енергії тощо.

### **Продукція угруповання.**

Розрахувати продукцію угруповання, виходячи з відомостей про продукцію навіть всіх його популяцій практично неможливо. Тому єдиний шлях – холистичний підхід до розрахунку окремих складових біопродукційного процесу угруповання в цілому.

Ще на початку XIX ст. американський лімнолог Едвард Бьордж намагався кількісно оцінити «*дихання озера*», тобто динаміку процесів кисневого обміну, в якому беруть участь як фізичні, так і біологічні процеси. В 30-х роках значні успіхи у дослідженні трансформації речовини і енергії в озерах були досягнуті на Косинській лімнологічній станції під Москвою в рамках так званого «*балансового підходу*», основні ідеї якого були сформульовані Леонідом Леонідовичем Россолімо, який очолював тоді роботу станції. Саме за його ініціативою на Косинських озерах в 1932 р. починає свої дослідження (які потім стали класичними) з оцінки первинної продукції Георгій Георгійович Вінберг. Тоді він застосував метод «*темних і світлих склянок*» (склянковий метод), який став класичним.

Суть його досить проста і полягає в тому, що проба води, взята з певної глибини, яка містить організми фіто- і зоопланктону, розливалась у дві невеликі, герметично замкнені склянки, з яких одна була прозорою, а інша – темна, що не пропускає світла. Склянки підвішували на мотузці на тій самій глибині, з якої було взято проби води. Після добової експозиції їх виймали на поверхню і в кожній визначали вміст розчиненого кисню. Очевидно, що в світлій склянці відбувалося як дихання всіх організмів, так і фотосинтез фітопланктону; в темній же – лише дихання. За кількістю кисню, що

виділяється в світлій склянці, можна розрахувати величину *чистої продукції*. Зменшення концентрації кисню в темній склянці характеризує величину *загального дихання* (деструкції).

Якщо до величини чистої продукції додати величину дихання, отримаємо величину валової продукції. Таким чином, матимемо всі основні продукційно-деструкційні показники: валову і чисту продукцію та загальну деструкцію.

Загалом всі розрахунки продукційного процесу угруповання з  $n$  трофічних рівнів ґрунтуються на такій схемі:

$$P = A_1 - R_1 - R_2 - \dots - R_n;$$

де:  $P$  – чиста продукція угруповання;  $A_1$  – асимільована першим трофічним рівнем (рівнем продуцентів) енергія;  $R_1$  – кількість енергії, яка розсіюється в процесі дихання першим трофічним рівнем;  $R_2$  – другим трофічним рівнем;  $R_n$  –  $n$ -ним трофічним рівнем.

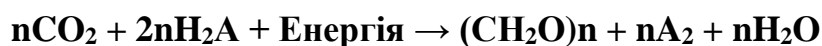
Таким чином, «внесок» консументів усіх трофічних рівнів у формування продукції угруповання полягає в ентропізації енергії, яка пропорційна величині їхнього дихання.

У більшості випадків між величиною первинної та вторинної продукції існує пряма залежність. Водночас слід мати на увазі, що в біотичному угрупованні консументи всіх порядків істотно впливають на рівень біопродукційного процесу попереднього трофічного рівня: за оптимального режиму експлуатації біосистеми характеризуються максимальною продуктивністю.

Одна з найважливіших термодинамічних характеристик біосистем та екосистем і біосфери в цілому – здатність створювати і підтримувати високий рівень внутрішньої впорядкованості, тобто стану з низьким рівнем ентропії. Це досягається постійним і ефективним розсіюванням енергії, яка доступна для використання (енергія світла, неорганічних та органічних речовин) і перетворенням її в тепло. Впорядкованість екосистеми підтримується за рахунок дихання усього угруповання, яке постійно «відкачує» з нього невпорядкованість.

Таким чином, еко- і біо-системи є відкритими нерівноважними термодинамічними системами, що постійно «відкачують» ентропію з себе за рахунок зростання ентропії зовні згідно законів термодинаміки.

Енергетична структура екосистеми знаходить свій прояв у особливостях трофічної мережі, ланцюгів живлення, співвідношенні трофічних рівнів. Сучасна енергетика біосфери ґрунтується, головним чином, на фотосинтетичному відновленні діоксиду карбогену. В процесі його відновлення утворюються органічні речовини та молекулярний кисень. Цей процес – один з кількох, які описуються загальним рівнянням:





У цій реакції донором водню  $H_2A$  може бути сірководень (у фотосинтезуючих сіркобактерій), вода (у ціанобактерій і зелених рослин), або різноманітні органічні сполуки (у пурпурових бактерій).

Енергія на вході (енергія Сонця чи хімічних сполук) – **продуценти (фотоавтотрофи чи хемотрофи)** – консументи 1-го, 2-го і n-го порядків. Графічне чи числове зображення співвідношення трофічних рівнів – **трофічна (екологічна) піраміда**. Розрізняють **піраміди чисельності, біомас, продукції та енергії**. Найбільш правильну форму мають піраміди енергії та продукції.

#### **Закон Ліндемана (правило 10%).**

У 1942 р. в журналі «*Ecology*» публікується стаття Раймонда Ліндемана «Трофодинамічний аспект екології». Він зазначав, що перехід енергії з одного трофічного рівня на інший (тобто кожний акт перетворення енергії) супроводжується її розсіюванням у формі теплової енергії (що є проявом другого закону термодинаміки). Причому при переході енергії на кожний наступний трофічний рівень її розсіюється майже 90%. Ця закономірність і дістала назву **закону Ліндемана**, чи правила 10 відсотків.

Варто згадати, що ще в 1918 році К. Петерсен проводить розрахунки, які показали, що одиниця маси споживача створюється за рахунок близько 10 одиниць їжі.