

КАБІНЕТ МІНІСТРІВ УКРАЇНИ  
НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ БІОРЕСУРСІВ  
І ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ

В.А. ГАЙЧЕНКО, Й.В. ЦАРИК

# ЕКОЛОГІЯ ТВАРИН

Навчальний посібник

*Рекомендований Міністерством освіти і науки,  
молоді та спорту України, як навчальний посібник  
для студентів вищих навчальних закладів*

ПП «Олді-плюс»  
ТОВ «Видавництво Ліра-К»  
2012

УДК 574.4  
ББК 45.28  
Е 457  
ISBN 978-966-2393-55-2  
ISBN 978-966-2609-20-2

*Рекомендовано до друку Вченою радою  
Національного університету біоресурсів  
і природокористування України.  
Гриф наданий Міністерством освіти і науки,  
молоді та спорту України. Лист № 1/11-1609  
від 06.02.2012 р.*

**В.А. Гайченко, Й.В. Царик**

Екологія тварин: Навчальний посібник. Гайченко В.А.,  
Е 457 Царик Й.В., Херсон: Олді-плюс, Київ: Ліра-К, 2012. – 232 с.  
Іл. 30.

### Рецензенти:

**М.Ю. Євтушенко** – член-кореспондент НАН України, доктор біологічних наук, професор (Національний університет біоресурсів і природокористування України);

**В.І. Парпан** – доктор біологічних наук, професор (Чернівецький національний університет імені Федьковича);

**О.Є. Пахомов** – доктор біологічних наук, професор (Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара).

В основу навчального посібника покладені курси лекцій, прочитані авторами для студентів факультетів екології та біотехнологій НУБіП України та біологічного факультету Львівського національного університету імені Івана Франка. Розглядаються фундаментальні проблеми екології тварин як важливої складової загальної екології. Викладені основні механізми і закономірності стійкого існування угруповань тварин та їх зв'язки в екосистемах. Висвітлені закономірності відповіді тварин і їх угруповань на мінливі умови абіотичного і біотичного середовища існування, а також особливості структури і динаміки популяцій тварин.

ISBN 978-966-2393-55-2 (Олді-плюс)  
ISBN 978-966-2609-20-2 (видавництво Ліра-К)

© Гайченко В.А.,  
Царик Й.В., 2012;  
© ПП Олді-плюс, 2012;  
© ТОВ «Видавництво  
ліра-К», 2012

## ВСТУП

---

За останні десятиріччя стан навчальної літератури з екології істотно змінився. З'явився широкий спектр вітчизняних видань, призначених для студентів різних категорій навчальних закладів, а також ряд фундаментальних перекладних видань. У більшості вітчизняних видань екологія розглядається в її розширеному значенні – не тільки як наука про взаємозв'язок живого й неживого в єдиній системі, але як вся сфера проблем людства, пов'язаних із його діяльністю. При такому широкому підході до розуміння екології, що є невірним, за великої кількості навчальних видань у студентів виникають труднощі щодо вибору необхідної і достатньої інформації для систематизованого вивчення окремих, але не менш важливих, ніж загальний курс з екології, проблем екології відповідних груп живих організмів. На жаль, у вітчизняній літературі відсутні навчальні посібники та підручники з проблем екології тварин. Це стало поштовхом підготовки даного видання. Перед авторами стояли завдання відібрати матеріали, необхідні і достатні для ознайомлення студентів з найбільш фундаментальними основами даної наукової області; пов'язати їх з тим колом знань про живу і неживу природу, які забезпечуються курсами загальної екології та охорони природи.

Готуючи видання автори не ставили перед собою завдання повної переробки змісту курсу загальної екології. Фундаментальні положення будь-якої природничої науки не застарівають, проте нові знання міняють аспекти розгляду окремих проблем, розширюють і поглиблюють погляди на складну і динамічну систему взаємодії і коеволюції живого. Разом з тим, автори враховують сучасні вимоги міжнародних стандартів в галузі екології, охорони оточуючого середовища і екологічного менеджменту.

У додатку до навчального посібника вміщені основні екологічні закони і правила, знання яких дозволить студентам повніше осягнути навчальний матеріал.

## Розділ 1. СИСТЕМНИЙ ПІДХІД В ЕКОЛОГІЇ

---

Видана 1971 року і перекладена російською мовою 1975 р. книга Юджіна Одума "Основи екології" стала першою монографічною роботою, в якій був описаний об'єкт і предмет досліджень та визначені методи та підходи до розв'язання екологічних проблем. В основу екологічних досліджень Ю.Одум ставив системний підхід.

Ще більша увага системному підходу була приділена Ю.Одумом в його двотомнику "Екологія", який був опублікований у 1983 році, а перекладений на російську мову у 1986 році. У 1984 році Г.С. Розенберг опублікував працю "Моделі у фітоценології", в якій з системних позицій розглядав різні моделі функціонування рослинних угруповань. Слід вказати, що системний підхід не всі екологи розглядають, як базовий, зокрема, це стосується робіт американського еколога Роберта Макінтоша.

Б.М.Міркін і Л.Г.Наумов вважають, що "системний підхід" зараз так часто вживається, що приносить більше зла, ніж користі. Але, не зважаючи, на різні погляди щодо системного підходу в екології, цей підхід є надзвичайно актуальним і необхідним. А.А.Ляпунов у 1970 році вважав, що принципи конструктивного системного підходу допомагають створювати нові програми вивчення, орієнтовані на розкриття суті процесів трансформації енергії, передачі речовини і інформації в екосистемах.

### Система. Загальні визначення

З середини ХХ століття поняття "система" (від грецьк. systema — ціле, складене з частин) стає одним з ключових філософсько-методологічних і спеціально-наукових понять. Правда, це поняття в системології склалося ще не до кінця і багато дослідників, трактуючи його, вводять у визначення свої критерії. Традиційним є наступне визначення: система — це сукупність елементів, які взаємодіють між собою і творять нову якість. Слід відразу відзначити відносність цього визначення. Так, практично завжди елемент системи внаслідок ієрархічної

структури світу сам є системою зі своїми елементами. Система ділить світ на дві частини — на систему і середовище. При цьому сила зв'язків елементів усередині системи є більшою, ніж між елементами й середовищем їх існування.

Проте, наведене визначення не є конкретним, на основі якого можна класифікувати системи. Це визначення загального характеру. Підтвердженням цьому може бути, класифікація степової рослинності за домінантним принципом.

Так, за цим принципом, угруповання зі схожим флористичним складом (*Poa stepposa*, *Helictotrichon desertorum*, *Stipa zaleskii*, *Phleum phleoides*, *Anemone sylvestris* і ін.) і схожою взаємодією видів можуть бути віднесені не тільки до різних асоціацій, але і до різних формацій (овсецево-степовом'ятликова і степовом'ятликово-заліськоковилова) залежно від того, який вид домінує в угрупованні. У випадку "домінування" і виступає як (закон) **композиції**, що дозволяє цьому виділити і встановити межі різних систем рослинних угруповань. Вибір іншого закону композиції (наприклад, флористичних критеріїв) дасть можливість об'єднати ті ж самі об'єкти в іншу систему.

Таким чином, знання законів композиції під час визначення меж систем та для теоретичних узагальнень має дуже велике значення, особливо при побудові теорії даного класу систем. Формалізація законів композиції сприяє коректному визначенню "сильніших" відносин між елементами системи в порівнянні з відносинами з іншими елементами або системами.

### Складна система

Кожна система визначається певною структурою (елементи і взаємозв'язки між ними) і поведінкою (зміни системи в часі).

Для системології ці поняття є такими ж фундаментальними, як "простір" і "час" для фізики. В системології під структурою розуміється інваріантна в часі фіксація зв'язків між елементами системи, що формалізується, наприклад, математичним поняттям "графа". Під поведінкою системи розуміється її функціонування в часі. Зміни структури системи

в часі можна розглядати як її сукцесію або еволюцію. Розрізняють *неформальну структуру системи* (в якості елементів цієї структури фігурують "первинні" елементи, аж до атомів) і *формальну структуру* (в якості елементів цієї структури фігурують системи нижчого ієрархічного рівня).

Складність системи на структурному рівні задається числом її елементів і зв'язків між ними. Дати визначення складності в цьому випадку вкрай важко: дослідник має справу з так званим "ефектом купи" (одна куля — не купа, дві кулі — не купа, три — не купа, а ось сто куль — купа, дев'яносто дев'ять — купа; то де ж межа між "купою" і "не купою"?). Крім того, відносність поняття "структура" (поділ на формальну і неформальну структури) примушує взагалі відмовитися від нього при визначенні складності системи.

Визначити, що таке "складна система" на "поведінковому рівні" представляється реалістичнішим. Б.С.Флейшман запропонував *п'ять принципів ускладнення поведінки систем* (рис. 1.1).

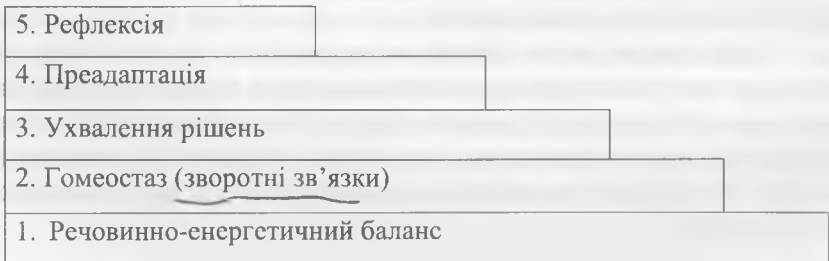


Рис. 1.1. Принципи поведінки систем, що ускладнюються.  
 1 – 2 прості системи  
 3 – 5 складні системи

На *першому рівні* знаходяться системи, складність поведінки яких визначається лише *законами збереження* в рамках балансу речовини і енергії (наприклад, камінь, що лежить на дорозі); *такі системи вивчає класична фізика*.

На *другому рівні* розташовуються системи зі складнішою поведінкою. Для них справедливі закони першого рівня, але їх особливістю є

наявність зворотних зв'язків, що і обумовлює складнішу поведінку; функціонування таких систем вивчає кібернетика. Принцип гомеостазу зберігається для всіх систем.

Ще складнішою поведінкою характеризуються системи *третього рівня*: вони складаються з речовини і енергії, мають зворотні зв'язки, але їх особливістю є здатність "ухвалювати рішення", тобто здатність здійснювати деякий вибір (випадковий, оптимальний або інший) з ряду варіантів поведінки ("стимул — реакція").

Системи *четвертого рівня* виділяються за здатністю здійснювати перспективну активність або проявляти випереджуючу реакцію ("реакція — стимул"). Цей тип поведінки виникає на рівні біосистем, складніших, ніж найпростіші, але ще не таких, які мають інтелект. Рівень їх складності повинен перевершувати рівень складності середовища, і вони повинні мати достатньо могутню пам'ять (наприклад, генетичну). "Пам'ятаючи" результати своїх взаємодій з середовищем до даного моменту часу і "покладаючись" на те, що "завтра буде приблизно те ж, що і сьогодні", такі біосистеми можуть заздалегідь підготувати свою реакцію на можливий майбутній вплив середовища. Для особин цей принцип відомий як ефект перспективної активності. для популяцій — як ефект *преадаптації*.

У останньому випадку гарним прикладом може слугувати "дзвоновидний" характер розподілу чисельності популяції уздовж деякого градієнта середовища: значна частина популяції, близька до модального класу, "пам'ятає" про типові зміни даного чинника, крайні (нечисленні) класи — про різкіші і значніші зміни.

Нарешті, вищий (на сьогоднішній день) — *п'ятий* — *рівень* складності об'єднує системи, зв'язані поведінкою інтелектуальних партнерів, засновані на міркуваннях типу "він думає, що я думаю" і так далі (класичний приклад — шахова партія і розрахунок суперниками можливих варіантів її розвитку). Мабуть, для екології цей тип поведінки не має безпосереднього відношення, але він стає визначальним при раціональному природокористуванні і особливо при врахуванні соціальних аспектів взаємодії "Людина — Природа", тобто для соціосистемології (Голубець, 2005).

Системи, що включають в якості хоча би однієї підсистеми систе-

му, що має здатність до вирішення завдання (поведінці якої властивий акт рішення), називатимемо складними (системи 3—5-го рівнів; *такі системи вивчає системологія*). Прагнення системи досягти властивого для неї стану називатимемо *цілеспрямованою поведінкою*, а цей стан — її *метою*.

## Основний об'єкт екології

*Концепція екосистем* за Ю.Одумом є провідною в сучасній екології — саме на вивченні властивостей структури і динаміки екосистем повинні бути сконцентровані зусилля екологів. З цієї точки зору слід проаналізувати ряд визначень природних об'єктів, які, на думку дослідників, можуть претендувати на роль основних об'єктів, що вивчає екологія.

За визначенням Ю. Одума екосистемою є будь-яка одиниця, що включає всі спільно функціонуючі організми на даній ділянці і взаємодіє з фізичним середовищем таким чином, що потік енергії створює чітко визначені біотичні структури і кругообіг речовини між живою і неживою частинами (Одум, 1976, с. 24).

Подальший розвиток уявлень про екосистему й біогеоценоз призвів до класифікації екосистем, де біогеоценоз є окремим ступенем організації екосистем, який маркується фітоценозом (Голубець, 2005). Біогеоценоз — екосистема в межах конкретного фітоценозу.

Поряд із визначенням екосистеми в колишньому СРСР екологи широко використовували поняття "біогеоценоз". Цей тип біотичної системи виділив В.М.Сукачов. За його визначенням, **біогеоценоз** — це сукупність на певній ділянці земної поверхні однорідних природних ланок (атмосфери, гірської породи й гідрологічних умов), яка має свою особливу специфіку взаємодії компонентів із котрих вона складається, тип обміну речовиною та енергією і їх між собою та іншими явищами природи і являє собою внутрішню діалектичну єдність, що знаходиться в постійному русі, розвитку (Сукачов, 1964, с. 23).

Підводячи підсумок цьому короткому порівнянню, відзначимо, що всі розглянуті об'єкти є системами взаємодіючих біоценотичних і ското-



пічних складових, а відмінності спостерігаються лише у визначенні меж цих систем в природі.

З іншого боку, точне задання меж, наприклад, біогеоценозу, має на увазі розділення безперервного за своєю природою простору екоценотичних чинників на своєрідні дискретні "соти", що відображає організаційні аналогії на противагу сучасним континуальним уявленням про екологічні об'єкти.

**Все це змушує розглядати поняття "екосистема" у визначенні Ю.Одума як основний об'єкт екологічного дослідження.** І нижню межу екосистеми можна встановити за наявністю біогенного кругообігу речовин. Біом і Біосфера – це тіні екосистеми, тому верхня межа екосистеми єдина й унікальна.

Екологію традиційно поділяють на аутоекологію (об'єктом досліджень є особина), демоекологію (об'єкт досліджень популяція), синоекологію (об'єкт досліджень угруповання, екосистеми). М.А.Голубець (2000) виділив четвертий розділ екології – екосистемологію (об'єкт досліджень екосистеми різних рангів організації від консорції до біосфери). За розділом синоекологія М.А.Голубець залишив вчення про функціонування угруповань (біоценозів).

### Контрольні запитання до розділу 1

1. Що таке система.
2. Що дає можливість визначити відносини між елементами системи в порівнянні з відносинами з іншими елементами або системами.
3. Які існують складові частини складних систем.
4. Що таке формальна і неформальна структура системи.
5. Назвіть п'ять принципів ускладнення поведінки систем за Б.С. Флейшманом.
6. Що таке екосистема з точки зору Ю. Одума.
7. Чи є біогеоценоз є окремим ступенем організації екосистем, який маркується фітоценозом.
8. Чи є відмінності між поняттями "біогеоценоз" та "екосистема".
9. Яким чином можна встановити нижню межу екосистеми.

## Розділ 2. РІЗНОМАНІТТЯ ЖИВИХ СИСТЕМ

---

Жива речовина — сукупність всіх форм життя в біосфері. Результати інтегрованої активності різних живих організмів виявляються не лише у вигляді їх пристосування до проживання в різних умовах, але й в зворотній дії на середовище, що призводить до зміни його характеристики. У основі цього лежить процес обміну речовин, як специфічна властивість життя.

### Роль живої речовини в утворенні середовища існування

Сучасне середовище як сукупність абіотичних складових (атмосфери, клімату, тощо) в значній мірі зумовлене життєдіяльністю організмів, що мешкають в ньому. Живі організми, діючи та накопичуючись у вигляді мертвої органіки впродовж геологічної історії планети, корінним чином змінили початкові хімічні і фізичні властивості середовища у бік, сприятливий для стійкого існування життя.

Як відомо, походження і властивості ґрунту в основному обумовлені діяльністю живих організмів. Тільки вони виробляють і розкладають органічну речовину, без якої гірські породи не мають специфічних властивостей ґрунту, зокрема родючості. Діяльність мікроорганізмів, рослин і тварин формує структуру ґрунтів, їх хімізм, сприяє процесу подальшого ґрунтоутворення.

У водному середовищі яскраво виражений вплив живих організмів на хімічний склад води. Різні групи організмів постійно виводять у водне середовище продукти метаболізму, зокрема іони солей, органічні кислоти, азотисті речовини, сірководень і ін.

Рослини — мешканці еуфотичної зони — виділяють кисень, який частково залишається в розчиненому стані. Тварини-фільтратори, маса яких дуже велика, безперервно пропускають через свої організми величезні кількості води, вилучаючи з неї зважені органічні частинки і розчинені солі. Підраховано, що фільтратори Великого Бар'єрного рифу

(Австралія) впродовж 5 років профільтровують весь об'єм Тихого океану. Масштаби водообміну, що створюється фільтраторами, нерідко перевершують природні гідрологічні процеси. Так, коефіцієнт водообміну Дніпровсько-Бузького лиману — 1,8, а молюски, що населяють його, протягом теплого сезону профільтровують воду лиману 5 разів!

Характерна для багатьох гідробіонтів вибірковість вилучення певних речовин з середовища, а також здатність накопичувати їх в організмі ведуть не тільки до зміни хімізму середовища, але і до формування специфічних особливостей рельєфу і властивостей морського дна (наприклад, утворення коралових рифів, атолів, органогенних мулів і ін.). Рельєф дна формується і під впливом крупних тварин: відомо, наприклад, що в північно-східній частині Берингова моря тихоокеанські моржі і сірі кити, живлячись бентосом, створюють на дні ями і жолоби в такій кількості і таких розмірів, що за своїм впливом на рельєф вони можуть бути порівняні з геологічними процесами. Підраховано, що, харчуючись на глибині 30-50 м, сірі кити "переробляють" до 5,6 % площі району нагулу.

Багатьом тваринам властиве накопичення певних солей, які акумулюються у складі скелетних утворень (Ca, Si, Mg, P і ін.). Відмираючи, ці організми утворюють потужні відкладення вапняків, доломіту, кремнезему, формуючи таким чином геологічну структуру морського дна. Виникнення органогенних донних відкладень призводить до того, що ці речовини випадають із біотичного кругообігу і стають складовою частиною літосфери.

Якщо життя в активній формі проникає в літосферу відносно неглибоко, то породжені нею шари осадових порід мають потужність порядку декілька десятків кілометрів (В.І. Вернадський. 1965).

Сучасний газовий склад *атмосфери* практично цілком визначається діяльністю живих організмів, головним чином через фотосинтез і дихання. Історія формування сучасної атмосфери достатньо складна. Вільний молекулярний кисень виділявся і в добіологічний період історії Землі. Його джерелом був процес фотодисоціації водяної пари. Але накопичення кисню в атмосфері в цей час не відбувалося; він негайно з'єднувався з оксидом вуглецю вулканічних газів і з іншими речовинами, а частково створював у верхніх частинах атмосфери озоновий шар, який перешкодив подальшому наростанню фотолізу пари.

Не виключено, що з появою перших фотосинтезуючих організмів (мабуть подібних до сучасних ціанобактерій), що мешкали у водоймах докембрійського періоду, зберігався той же механізм регуляції вмісту кисню в атмосфері, а отриманий в результаті фотосинтезу кисень повністю розчинявся у воді. В усякому разі, в період до початку палеозою накопичення кисню в атмосфері йшло поволі і не перевищувало 10 % сучасного рівня. Тільки з появою наземної рослинності починається помітне підвищення рівня кисню в атмосфері; одночасно шар озону і накопичення у верхніх частинах атмосфери  $\text{CO}_2$  і водяної пари поступово екранували короткохвильову частину сонячного випромінювання і усували можливість подальшого утворення кисню шляхом фотолізу води.

Діоксид вуглецю ( $\text{CO}_2$ ) на ранніх етапах розвитку Землі мав переважно вулканічне походження, і вміст його в атмосфері був вище сучасного. В даний час значна частина  $\text{CO}_2$  атмосфери має біологічне походження: він виділяється головним чином в процесі дихання живих організмів. Показано, наприклад, що на 1 га пшеничного поля за добу продукується 135 кг  $\text{CO}_2$ , зокрема 75 кг мікроорганізмами і 60 кг корінням пшениці.

Вулканічний  $\text{CO}_2$  становить лише соті долі відсотка; проте постійне надходження в атмосферу абіогенного діоксиду вуглецю, на думку деяких вчених, компенсує високий рівень споживання його в біологічних процесах.

Сучасні властивості газової оболонки Землі мають істотне значення в її тепловому балансі. Значна частина сонячної енергії досягає поверхні Землі у видимій частині спектру. Земля відбиває отримане випромінювання, але (як холодніше тіло) головним чином в інфрачервоній (довгохвильовій) частині спектру. Інфрачервоне випромінювання Землі екранується парами води,  $\text{CO}_2$  і озоном. Це запобігає надмірній втраті тепла поверхнею Землі випромінюванням і сприяє підвищенню температури на поверхні планети. Підраховано, що без цього "парникового ефекту" температура в навколосемному шарі була б приблизно на  $40^\circ\text{C}$  нижчою, ніж реєстрована нині. Природно, така температурна ситуація не сприяла б розвитку життя, принаймні в тих формах, в яких вона відома на Землі.

Поступове збільшення концентрації  $\text{CO}_2$  в атмосфері, що відбува-

ється в наші дні, пов'язане з промисловими викидами, і може бути причиною наростання "парникового ефекту" і потепління клімату. В той же час, часткове руйнування озонового екрану, що спостерігається зараз, може певною мірою компенсувати цей ефект за рахунок збільшення витрат тепла з поверхні Землі. Одночасно збільшиться потік короткохвильового ультрафіолетового випромінювання, що небезпечно для багатьох живих організмів. Зрозуміло, що антропогенне "втручання" в структуру атмосфери породжує непередбачувані і небажані наслідки.

На рівні конкретних екосистем формуються важливі деталі клімату. Відома роль рослинності в створенні певного режиму температури і вологості. Наприклад, активна транспірація рослинами лісів і луків вологи впливає на кількість опадів. Так, в Німеччині саме за рахунок транспірації рослинами лісів кількість опадів збільшується.

Рослинність впливає також на вітровий режим, умови залягання сніжного покриву й інші важливі кліматичні параметри. Загалом, на тлі фундаментальних географічних особливостей клімату, що визначаються астрономічними чинниками, рельєф і тип рослинності утворюють особливості мезо- і мікроклімату, що має велике значення у формуванні складних багатовидових угруповань живих організмів. У континентальних водоймах аналогічний ефект досягається за рахунок впливу рослинності на швидкість течії, температурний режим і хімізм водойми.

Таким чином, сукупна діяльність всіх форм життя активно перетворює властивості основних середовищ його існування: повітряного, наземного, підземного, водного.

Сучасна біосфера (сфера живого) це продукт взаємодії живого й неживого (літосфери).

### **Біосфера як цілісна система**

Біосфера – це складна за генезисом, історією й будовою глобальна система. Згідно з визначенням М.А.Голубця (2006), яке базується на аналізі праць В.І.Вернадського, М.І.Будика, М.С.Гілярова, В.А.Ковун, Б.С.Соколова та багатьох інших, біосфера – це загальнопланетна оболонка, до складу якої належать нижні шари атмосфери, ціла гідросфера і

верхні шари літосфери. Її склад і будова зумовлені сучасною і минулою життєдіяльністю всієї сукупності живих організмів (живої речовини). Вони є наслідком взаємодії її живих і неживих компонентів, акумуляції та перерозподілу в ній величезної кількості енергії, термодинамічною, відкритою, самоорганізованою, саморегульованою, динамічно врівноваженою, стійкою, мозаїчною (дисиметричною) глобальною системою (Голубець, 2000, с.102).

Важлива функція біосфери — стійке підтримання життя, яке ґрунтується на безперервному кругообігу речовин, пов'язаному з направленими потоками енергії. Біологічний кругообіг відбувається, як на рівні окремих екосистем, так і кругообіги на рівні біосфери об'єднуються в біогенні цикли, час існування яких визначається тисячами, мільйонами років.

Живі організми і надорганізмні системи біосфери активно беруть участь у формуванні особливостей клімату, типів ґрунтів, варіантів ландшафту, характеру циркуляції вод і в багатьох інших процесах, які на перший погляд не відносяться до категорії біогенних. Зрештою, різноманітні форми життя в їх глобальному взаємозв'язку визначають унікальні властивості біосфери як саморегулюючої системи, гомеостаз якої запрограмований на всіх рівнях організації живої матерії. Найтісніші функціональні зв'язки біологічних систем різних рівнів перетворює дискретні форми життя на інтегровану глобальну систему — біосферу (І.О. Шилов, 1988; В.Є. Соколов, І.О. Шилов, 1989).

Біосфера, за В.І. Вернадським, як цілісна система має певну організованість та механізми саморегуляції. Це виражається в регуляції постійності газового складу атмосфери (а через озоновий екран — і фізичних умов на поверхні Землі), стійкого складу і концентрації солей Світового океану, і таке інше.

Основа механізмів саморегуляції, організованості закладена в процесах біологічної природи: фотосинтез, дихання, регуляція водного і сольового обміну організмів і ін. У найбільш загальній формі можна вважати, що ці механізми ґрунтуються на таких фундаментальних властивостях життя, як його різноякісність (різноманітність) і системність. Саме на цих властивостях ґрунтується і глобальна функція життя в біосфері — підтримання біогенного кругообігу речовин.

## Різноманітність форм життя і біогенний круговорот.

Специфічна властивість життя — *обмін речовини з середовищем*. Будь-який організм повинен отримувати із зовнішнього середовища речовини як джерела енергії, так і матеріал для побудови власного тіла. Продукти метаболізму, вже непридатні для подальшого використання, виводяться назовні. Таким чином, кожен організм або безліч однакових організмів (популяція, вид) змінюють умови свого життя. Якщо б були відсутні інші організми, які використовують продукти метаболізму інших організмів, то це призвело б до вимирання особин, популяцій і виду, але цього не спостерігається.

*Фізіологічна різноманітність* живих організмів є фундаментальною умовою стійкого існування життя як планетарного явища. Теоретично можна уявити виникнення життя в одній формі, але в цьому випадку запрограмована скінченність життя як явища: видоспецифічність обміну речовин неминуче призведе до вичерпання ресурсів і "забруднення" середовища продуктами життєдіяльності, які неможливо використовувати повторно.

Стойке існування життя можливе лише при багатоманітності, різноманітності його форм, специфіка обміну яких забезпечує послідовне використання продуктів метаболізму, що виділяються в середовище, формує генеральний біогенний кругообіг речовин, який забезпечується *продуцентами, консументами і редуцентами*. Спільна діяльність цих груп організмів забезпечує вилучення певних речовин із зовнішнього середовища, їх трансформацію на різних рівнях трофічних ланцюгів і мінералізацію органічної речовини до складових, доступних для чергового включення в кругообіг. **Таким чином, основними біогенними елементами, мігруючими по ланцюгах біологічного кругообігу, є вуглець, водень, кисень, азот, калій, кальцій, кремній, фосфор і ін.**

**Продуценти** — це живі організми, які здатні синтезувати органічну речовину з неорганічних складових з використанням зовнішніх джерел енергії. (Відзначимо, що отримання енергії ззовні — загальна умова життєдіяльності всіх організмів; за енергетикою всі біологічні системи — відкриті). Їх називають також *автотрофами*, оскільки вони самі забезпечують себе органічною речовиною. У природних угрупованнях



продуценти виконують функцію виробників органічної речовини, що накопичується в тканинах цих організмів. Органічна речовина служить і джерелом енергії для процесів їх життєдіяльності; зовнішня енергія використовується лише для первинного синтезу.

Всі продуценти за характером джерела енергії для синтезу органічних речовин поділяються на *фотоавтотрофів* і *хемоавтотрофів*. Перші використовують для синтезу енергію сонячного випромінювання в частині спектру з довжиною хвилі 380—710 нм. Це головним чином зелені (хлорофілоносні) рослини, але до фотосинтезу здатні і представники деяких інших царств органічного світу. Серед них особливе значення мають ціанобактерії (синьо-зелені водорості), які, мабуть, були першими фотосинтетиками в еволюції життя на Землі. Здатні до фотосинтезу також багато бактерій, які, правда, використовують особливий пігмент, — бактеріохлорин — і не виділяють в процесі фотосинтезу кисень. Основні речовини, що використовуються для фотосинтезу, — діоксид вуглецю і вода (основа для синтезу вуглеводів), а також азот, фосфор, калій і інші елементи мінерального живлення.

Створюючи органічні речовини на основі фотосинтезу, фотоавтотрофи, таким чином, зв'язують використану сонячну енергію, немов би акумулюючи її. Подальше руйнування хімічних зв'язків призводить до вивільнення акумульованої енергії. Це відбувається не лише під час їх використання рослиною на її ріст, розмноження, тощо, але передається у вигляді їжі по трофічних ланцюгах і призводить до потоку енергії в екосистемі та кругообігу речовин.

Хемоавтотрофи під час процесу окислення мінеральних речовин використовують енергію хімічних зв'язків. До цієї групи відносяться тільки прокаріоти: бактерії, архебактерії і частково синьо-зелені водорості.

При всьому різноманітті конкретних форм продуцентів-автотрофів їх біосферна функція полягає в залученні елементів неживої природи до складу тканин організмів і, таким чином, до загального біологічного кругообігу. Сумарна маса автотрофів-продуцентів становить більше 95 % маси всіх живих організмів в біосфері.

**Консументи.** Живі істоти, які не здатні будувати своє тіло на основі використання неорганічних речовин а вимагають надходження ор-

ганічної речовини ззовні, у складі їжі, відносяться до групи гетеротрофних організмів, що живуть за рахунок продуктів, синтезованих фото- або хемосинтетиками. Їжу, що вилучається тим або іншим способом із зовнішнього середовища, гетеротрофи використовують на побудову власного тіла і як джерело енергії для різних форм життєдіяльності. Таким чином, гетеротрофи використовують енергію, запасену автотрофами у вигляді хімічних зв'язків синтезованих ними органічних речовин. У потоці речовин, який відбувається під час кругообігу, вони займають рівень споживачів, облігатно пов'язаних з автотрофними організмами (консументи I порядку) або з іншими гетеротрофами, якими вони живляться (консументи II порядку).

До консументів відноситься величезна кількість живих організмів з різних таксонів. Їх немає лише серед ціанобактерій і водоростей. З вищих рослин до консументів відносяться безхлорофільні форми, паразитуючі на інших рослинах; частково положення консументів займають і рослини зі змішаним живленням (наприклад, комахоїдні рослини — росянки). Роль консументів у підтриманні постійного біогенного кругообігу дуже велика.

В процесі метаболізму гетеротрофи розкладають отримані у складі їжі органічні речовини і на цій основі будують речовини власного тіла. Трансформація первинно продукованих автотрофами речовин в організмах консументів призводить до збільшення різноманітності живої речовини. **В свою чергу різноманітність — це необхідна умова стійкості будь-якої кібернетичної системи на тлі зовнішніх і внутрішніх збурень** (принцип Ешбі).

Живі системи — від організму до біосфери в цілому — функціонують за кібернетичним принципом зворотних зв'язків. Тварини, які формують основну частину організмів-консументів, відрізняються рухливістю, здатністю до активного переміщення в просторі. Цим вони ефективно беруть участь в міграції живої речовини, дисперсії її по поверхні планети, що, з одного боку, стимулює просторове розселення життя, а з іншого — слугує своєрідним "гарантійним механізмом" на випадок винищення життя в якому-небудь місці через ті або інші причини. Це ж саме притаманне і автотрофам в першу чергу за рахунок насіння, яке завдяки різним чинникам поширюється на деякі відстані.

Прикладом такої "просторової гарантії" може слугувати широко відома катастрофа на о. Кракатау: в результаті виверження вулкану 1883 року життя на острові було повністю знищене, але впродовж лише 50 років відновилося. Заселення йшло головним чином за рахунок територій, які не постраждали від виверження: Яви, Суматри і сусідніх островів, звідки різними шляхами рослини і тварини знову потрапили на вкритий попелом і застиглими потоками лави острів. При цьому першими (вже через 3 роки) на вулканічному туфі і попелі з'явилися плівки ціанобактерій. Процес становлення стійких угруповань на острові продовжується; лісові ценози ще знаходяться на ранніх стадіях сукцесії і мають дуже спрощену структуру.

Надзвичайно важлива роль консументів і як регуляторів інтенсивності потоків речовини і енергії за трофічними ланцюгами.

**Редуценти.** До цієї екологічної категорії відносяться організми-гетеротрофи, які, використовуючи як трофічний субстрат мертву органічну речовину (труп, екскременти, рослинний опад і ін.), в процесі метаболізму розкладають його до неорганічних складових.

Частково мінералізація органічних речовин йде у всіх живих організмів. Так, в процесі дихання виділяється  $\text{CO}_2$ , з організму виводяться вода, мінеральні солі, аміак і інше. Істинними редуцентами, що завершують цикл розкладання органічних речовин, слід вважати лише такі організми, які виділяють до зовнішнього середовища тільки неорганічні речовини, готові до залучення до нового циклу.

До категорії редуцентів входять багато видів бактерій і грибів. За характером метаболізму це організми-відновники. Так, денітрифікуючі бактерії відновлюють азот до елементарного стану, сульфатредуючі бактерії — сірку до сірководню. Кінцеві продукти розкладання органічних речовин — діоксид вуглецю, вода, аміак, мінеральні солі. У анаеробних умовах розкладення йде далі — до водню; утворюються також вуглеводні.

Повний цикл редукції органічної речовини складніший і залучає більше число учасників. Він складається з ряду послідовних ланок, у низці яких різні організми-деструктори поетапно перетворюють органічні речовини спочатку в простіші форми і лише після цього в неорганічні складові під впливом бактерій і грибів. У наземному середовищі основна

частина процесу деструкції органічних речовин йде у підстилці.

Первинні стадії розкладення проходять за участю тварин, які подібною тканини харчових об'єктів, в процесі травлення розкладають складні молекули білків, вуглеводів і інших речовин на простіші, легко доступні для остаточної деструкції за допомогою бактерій і грибів. Біомаса найбільш активних тварин — учасників розкладення органіки — досягає значних величин.

Активна діяльність організмів-деструкторів призводить до того, що річний опад органічних речовин повністю розкладається в тропічних дощових лісах протягом 1—2 років, в листяних лісах помірної зони — за 2—4 роки, в хвойних лісах — за 4—5 років. У тундрі процес розкладення може тривати десятки років. Інтенсивність мінералізації багато в чому залежить від температури, вологості та інших чинників.

**Рівні організації живої матерії 21 ст.** Спільна діяльність продуцентів, консументів і редуцентів визначає безперервну підтримку глобального біологічного кругообігу речовин та потоку речовин в біосфері. Таким чином, розділення живих організмів на продуцентів, консументів і редуцентів — перший рівень біологічної різноманітності.

Цей процес забезпечується функціональними зв'язками між біотичними елементами біосфери, їхньою здатністю до саморегуляції, самовідновлення та розселення.

Будь-яка біологічна (у тому числі і екологічна) система характеризується специфічною функцією, впорядкованими взаємовідносинами між її елементами (субсистемами) і регуляторними механізмами, що ґрунтуються на цих взаємодіях, вони ж визначають цілісність і стійкість системи на тлі зовнішніх умов, що змінюються.

Не менш важливою екосистемою є біогеоценоз — угруповання різних видів мікроорганізмів, рослин і тварин, що заселяють певні місця існування і стійко підтримують біогенний кругообіг речовин.

Підтримка кругообігу в конкретних географічних умовах — основна функція біогеоценозу. Вона базується на трофічних взаєминах видів, що формують впорядковану трофічну структуру біогеоценозу. До складу біогеоценозу переважно входять продуценти, консументи і редуценти, можливі випадки, коли продуценти відсутні — це біогеоценози печер.

У конкретних біогеоценозах ці три групи організмів представлені

популяціями багатьох видів, склад яких специфічний для кожного конкретного угруповання. Функціонально ж всі види утворюють декілька трофічних рівнів: продуцентів, консументів I порядку, консументів II порядку, редуцентів. Взаємовідносини між видами різних рівнів утворюють систему трофічних ланцюгів, що лежить в основі загальної трофічної структури біогеоценозу.

Обмін речовин є облігатно видоспецифічним. Тому різноманітність видів у складі кожного трофічного рівня, а, отже, і у складі екосистеми в цілому, має велике біологічне значення.

По-перше, цим забезпечується максимальна ефективність використання джерел і форм енергії для синтезу первинної продукції і трансформації речовини на різних етапах біогенного кругообігу, аж до повної мінералізації і повторного залучення до циклу.

По-друге, різноманіття подібних за функцією в біогеоценозі видів є одним із потужних механізмів стійкості в них потоків речовини і енергії по трофічних ланцюгах: у разі випадання окремих видів їх місце в перетворенні речовини і енергії може бути замінене "аналогами" з того ж трофічного рівня.

Таким чином, на рівні біогеоценозів біологічна різноманітність реалізується через розширення набору видів, що призводить до підвищення стійкості і ефективності функціонування біоценотичних систем.

Біогеоценоз – субсистема біосфери. Іншими словами, **біогеоценоз є системою взаємодіючих популяцій багатьох видів продуцентів, консументів і редуцентів (біоценоз), що функціонує в певному середовищі (біотоп) і постійно здійснює біогенний кругообіг речовин та потік енергії.**

Нижчим екосистемним рівнем, де досягається цілісність живого, є популяція. На рівні популяцій відбувається відтворення особин, їх еволюційна перебудова.

**Популяції.** Це природні угруповання особин одного виду, що заселяють спільні місця існування, і пов'язаних спільністю генофонду і закономірними функціональними відносинами. У сучасній екології популяцію розглядають як біологічну систему надорганізмального рівня, що характеризується специфічними функціями і структурою.

Функція популяції як системи неоднозначна. З одного боку, попу-

ляція є форма існування виду в конкретних умовах. У цьому плані основна її функція — збереження (виживання) і відтворення особин виду в даних умовах. Ця функція забезпечується загальною спрямованістю індивідуальних адаптацій складаючих популяцію особин (звідси спільність їх морфобіологічного типу) і формуванням закономірних взаємин, на основі яких підтримується і регулюється відтворення. Як наслідок, при безперервній зміні індивідів, що складають популяцію, вона як цілісна структурна одиниця практично безсмертна.

З іншого боку, популяція кожного виду входить до складу біогеоценозу як одна з його функціональних одиниць (субсистем). Біоценотична функція популяції — участь в біологічному кругообігу — визначається видоспецифічним типом обміну речовин.

Популяція у межах екосистеми представляє вид, а всі міжвидові взаємини в біогеоценозах відбуваються на рівні популяцій.

Особини в популяції при всій їх подібності (видовий морфофізіологічний тип) нерівноцінні за участю у загальнопопуляційних функціях. Можливості прояву властивих для виду форм життєдіяльності у особин у складі популяції певною мірою обмежені системою внутрішньопопуляційних відносин. Іншими словами, популяція структурована не тільки просторово, але й функціонально. Особини в популяціях постійно обмінюються інформацією, що є специфічним механізмом взаємодії живих організмів. Популяціям властиві авторегуляторні механізми, які функціонують на базі генетичної, а у вищих тварин — і поведінкової різноякісності особин, що їх складають.

Відмінна особливість популяційних систем полягає в тому, що всі форми взаємодії з середовищем, а також здійснення загальнопопуляційних функцій, опосередковується через фізіологічні реакції окремих особин. Це можливе лише при закономірних формах інтеграції діяльності окремих організмів: фізіологічні реакції здійснюються окремими індивідами, проте спрямованість їх така, що кінцевий ефект реалізується на рівні популяції як цілого. При цьому кінцевий ефект може бути інадаптивним для окремих особин. Іншими словами, фізіологія окремих організмів у складі популяції немов би вирішує подвійну задачу: фізіологічні процеси забезпечують, з одного боку, життя і адаптацію самої особини, а з іншого — стійку підтримку функцій цілісної популяції (ефект групи).

Отже, структурованість, інтегрованість складових частин (цілісність), авторегуляція і здатність до адаптивних реакцій — основні риси, властиві популяції як біологічній системі надорганізменного рівня.

**Організм.** Окремий організм (особина) входить до складу популяції як структурно-функціональна підсистема, що займає певне положення в популяційних взаємозв'язках і виконує відповідні цьому положенню функції в загальнопопуляційних процесах. Тільки організм є конкретною одиницею обміну речовин, і в цій функції він виступає як самостійна біологічна система, що знаходиться в тісних взаємозв'язках із зовнішніми умовами і з більшими біологічними системами.

Функція обміну речовин в організмі визначається узгодженою діяльністю різних систем органів, а регуляція метаболічних процесів лежить в основі адаптації життєдіяльності організму до мінливих умов середовища. Стійкість обмінної функції в глобальному масштабі визначена здатністю живих організмів до самовідтворення — унікальною функцією живої речовини.

В комплексі фізіологічних процесів на рівні організму можна виділити два типи реакцій, що розрізняються функціонально.

Перша група — це фізіологічні процеси, що складають суть життя: перетравлення і засвоєння їжі, клітинний метаболізм, дихання, водно-сольовий обмін і інше. Ці процеси в сумі забезпечують життя організму, а в глобальному масштабі — функціонування відповідної видовій специфіці обміну ланки в трофічних ланцюгах біогенного кругообігу. В реальних умовах середовища здійснення цих фундаментальних функцій організму ускладнюється внаслідок різнопланових і динамічних змін середовища.

Друга група фізіологічних процесів якраз і спрямована на виживання організму в складних умовах середовища. Це механізми адаптації до дії чинників, що впливають на протікання життєво важливих процесів, направлені на забезпечення безперебійного здійснення фундаментальних фізіологічних функцій в складному і мінливому середовищі.

**Інтегрований результат дії цих двох груп фізіологічних процесів виражений в підтримці гомеостазу організму, тобто в створенні відносної сталості умов його внутрішнього середовища.**

Здатність організму до гомеостазу створює передумови для використання його іншими живими істотами як місця постійного або тимчасового існування. Таким чином, жива речовина немов би створює для себе в біосфері ще одне, біотичне, місце існування.

Група живих організмів, що найповніше освоїла можливості проживання в інших організмах – віруси. Надзвичайна простота їх будови — явно вторинне явище, що виникло на базі освоєння особою внутрішньоклітинного середовища в організмах інших таксонів. Свідчення цьому — високий ступінь складності і різноманітності генетичної системи вірусів. Спрощення будови, що стало можливим завдяки облігатному зв'язку вірусів з хазяїнами, забезпечує стабільні умови життя і торкнулося навіть фундаментальних властивостей, характерних для переважної більшості форм життя: віруси не мають подразливості й позбавлені власного апарату синтезу білка. Вони не здатні до самостійного існування, їхній зв'язок з клітиною — це не тільки просторовий, але і жорсткий функціональний зв'язок, в якому клітина і вірус представляють певну єдність.

Широко використовують сприятливі умови внутрішнього середовища організму паразити з різних таксонів. Крім паразитів сприятливі умови для життя в організмах інших видів знаходять симбіонти. Взаємини з хазяїном в цьому випадку не такі однозначні: співмешканці можуть бути нейтральні для нього, частково використовувати його харчові ресурси або ж, навпаки, забезпечувати його організм продуктами живлення. У всіх випадках формуються певні взаємини, які можна охарактеризувати як коадаптації.

Можливість використання живого організму як місця існування інших живих істот немов би замикає коло загального взаємозв'язку на рівні біосфери як цілого. Виступаючи як перша ланка в циркуляції речовини в біологічних системах різного рівня, організм в той же час функціонує як специфічне середовище, в якому у свою чергу формуються і функціонують достатньо багаті угруповання живих організмів.



## Контрольні запитання до розділу 2

1. Дайте визначення поняттю "жива речовина".
2. Чи бере участь в утворенні середовища існування жива речовина.
3. Які властивості газової оболонки Землі мають істотне значення в її тепловому балансі.
4. Наведіть приклади впливу живих організмів на хімічний склад води.
5. Які існують гіпотези щодо утворення атмосфери в процесі еволюції живих організмів.
6. Яка роль рослинності в створенні на певній території особливостей мікроклімату.
7. Дайте сучасне синтетичне визначення поняття "біосфера".
8. Які основні механізми саморегуляції і організованості біосфери.
9. Що є фундаментальною умовою стійкого існування життя як планетарного явища.
10. В чому полягає закономірність, відома під назвою "принцип Ешбі".
11. Наведіть функціональні особливості будь-якої біологічної (у тому числі і екологічної) системи.
12. Яке значення має різноманітність видів у складі трофічного рівня і у складі екосистеми.
13. Дайте визначення поняття "популяція".
14. Яким чином на популяційному рівні відбувається взаємодія з оточуючим середовищем.
15. Що є першою ланкою в циркуляції речовини в біологічних системах різного рівня.

### Розділ 3.

## ЕКОЛОГІЯ УГРУПОВАНЬ (СИНЕКОЛОГІЯ) ТА ЕКОСИСТЕМОЛОГІЯ

---

Екологія розглядає взаємозв'язки з місцем існування живого й неживого на рівні угруповань та екосистем. Всі ці рівні є системами, тобто біосистемами. Розглянемо властивості системи.

Властивості систем можна розділити на дві групи: ті, які є сумою властивостей її частин, і ті, які виникають у системі, як у єдиного цілого. Назвемо ці властивості. Адитивні властивості системи (лат. *additio* — збільшення) є сумою властивостей її частин. Якісно нові властивості системи називаються емерджентними (від лат. *emergere* — спливати, з'являтися).

Об'єктом дослідження екології угруповань (синекології) є різноманіття угруповань рослин, тварин і мікроорганізмів, трофічні зв'язки між ними, чи ширше, речовинно-енергетичний обмін, форми симбіотичних, паразитичних, мутуалістичних чи протокоопераційного співіснування в системах типу "хижак-жертва", "паразит-господар", "продуцент-консумент" тощо (Голубець, 2000, с.28).

Окремим розділом синекології доцільно вважати фітоценологію, гідробіоценологію, паразитоценологію тощо.

### Регуляція біосистем

Життя ґрунтується на безперервній зміні, в якій, проте, зберігаються постійними більшість важливих властивостей живих систем. Так, всього за рік в тілі кожної людини змінюється більшість атомів, а сама людина залишається практично такою, як була. Впродовж сторіч в лісі змінюються всі організми, що населяють його, але важливі властивості лісу зберігаються постійними. Які властивості біосистем забезпечують таку стійкість в ході змін?

Для відповіді на це питання важливі кібернетичні поняття прямого і зворотного зв'язку. **Прямий зв'язок** — це вплив якогось чинника на систему, що вивчається, управління нею (приклад: повертаючи кермо,

водій змінює напрям руху автомобіля). **Зворотний зв'язок** — залежність управляючого впливу від стану самої системи (приклад: зміна руху автомобіля впливає на повороти водієм керма). Таким чином, зворотний зв'язок — це управління системою з урахуванням її стану, залежність управляючої дії від її результатів.

Виділяють два типи зворотних зв'язків. Позитивні зворотні зв'язки підсилюють відхилення регульованої величини від початкового стану, а негативні повертають систему до попереднього стану. Інакше кажучи – позитивні зворотні зв'язки — це взаємна стимуляція двох процесів, а зворотні — пригнічення відхилень керованого процесу.

Розглянемо класичний приклад: над вогнищем, що жарко горить, кипить казанок з водою. Якщо вогонь горить дуже сильно, частина води вихлюпується, частково заливає вогнище і зменшує інтенсивність горіння. Коли вогонь затухає, вихлюпування припиняється, і вогонь поступово розгорається знову. У даному прикладі відхилення регульованої величини (інтенсивності горіння) викликає така зміна дії регулюючого чинника (вихлюпування), яка здійснює на регульовану величину дію, протилежну (негативну за знаком) початковому відхиленню. Значить, в даному випадку ми маємо справу з негативним зворотним зв'язком.

А в якому випадку в наведеному прикладі зворотний зв'язок виявиться позитивним? Якщо в казанку замість води буде газ! При цьому чим яскравіше горітиме вогнище, тим сильніше вихлюпуватиметься газ, що ще більше підсилуватиме горіння вогнища.

Істотно, що в прикладі з казанком позитивні зворотні зв'язки швидко виведуть систему з її початкового стану (казанок спорожніє), а негативні (якщо в казанку — вода) приведуть до збереження її властивостей відносно постійними. **Негативні зворотні зв'язки стабілізують систему, а позитивні — переводять її в інший стан** (тобто "руйнують" колишню структуру взаємозв'язків). Наявність альтернативних режимів функціонування біосистем визначається комбінаціями двох типів зворотних зв'язків: негативні стабілізують кожен режим, а позитивні забезпечують перемикання між такими режимами.

## Екосистеми і біогеоценози

Екосистеми взагалі, а біогеоценози зокрема, як окремий ступінь організації екосистем вивчає екосистемологія, об'єктом досліджень якої є екосистеми усіх розмірів і ступенів складності – від консортивних до біосферної, тобто живі системи, в котрих сукупність живих істот й абіотичного середовища їх існування творять функціональну єдність (Голубець, 2000, с.29).

**Екосистема** — це "сукупність комплексів організмів з комплексом фізичних чинників, які їх оточують, тобто чинників місцезживання в широкому сенсі" (А. Тенслі).

Розвиваючи підхід Тенслі, ми можемо сказати, що екосистема — це сукупність живих організмів і місця їх існування, в рамках якого здійснюється кругообіг речовин і перетворення потоку енергії. Екосистема складається з угруповання біоценозу і місця існування (або біотопу, неживої частини).

Поняття "біогеоценоз" введене видатним радянським ботаніком, екологом і лісоводом Володимиром Миколайовичем Сукачовим. Для створення нового терміну у В.М. Сукачова були певні підстави. Уявлення про біогеоценоз витікало з досліджень рослинних угруповань, що мають певну протяжність і цілісність. В.М. Сукачов скористався терміном "біоценоз", який був запропонований для опису взаємозв'язаних сукупностей живих організмів ще в XIX столітті, і розробив концепцію біогеоценозу.

**Біогеоценоз** — це сукупність на відомому просторі однорідних природних явищ (атмосфери, гірської породи, рослинності, тваринного світу і світу мікроорганізмів, ґрунту і гідрологічних умов), що має свою особливу специфіку взаємодії цих компонентів, що складають її, і певний тип обміну речовинами і енергією між собою і іншими явищами природи і що є внутрішньо суперечливою єдністю, що знаходиться в постійному русі, розвитку (В.М. Сукачов, 1964).

На відміну від підходу Тенслі, Сукачов звертає особливу увагу на взаємообумовленість і відносну однорідність компонентів біогеоценозу.

Структурно біогеоценоз складається з біоценозу і екотопу (рис. 3.1). Біоценоз, за Сукачовим, складається з фітоценозу, зооценозу і мікробоценозу, едафотопу (з компонентів, пов'язаних з ґрунтом і підстилаючими породами) і кліматопу (компонентів, пов'язаних з атмосферою і гідросферою).



Рис. 3.1. Загальна схема біогеоценозу за В.М. Сукачовим

Існує дві точки зору на співвідношення понять «екосистема» і «біогеоценоз». Іноді їх вважають ідентичними або вельми подібними. Проте правильніше вважати поняття екосистеми більш загальним, позамасштабним, а біогеоценозом називати екосистеми певного масштабу. Важлива думка, що належала В.М. Сукачову і його науковій школі, полягає в тому, що інтегруючим елементом біогеоценозу є його рослинність — фітоценоз. Раз так, межі біогеоценозів слід проводити по межах фітоценозів. "Біогеоценоз — це екосистема у межах фітоценозу" (Є.М. Лавренко, Н.В. Диліс, 1968).

### Учення про консорції

У пострадянській екології часто істотне значення надається консорціям — функціонально-структурним одиницям біогеоценозу (угруповання). Поняття незалежно запропоноване 1951 року В.М. Беклемішевим і 1952 року Л.Г. Раменським.

За Л.Г.Раменським консорції — це "поєднання різнорідних організмів, тісно пов'язаних один з одним в їх життєдіяльності певною спільністю їх долі"

В.М. Беклемішев ввів термін "консорції", розглядаючи його як сукупність організмів, пов'язаних з однією особиною виду-

**едифікатора.** Пізніше В.В. Мазінг запропонував виділяти у складі консорцій концентри. Особини першого концентра пов'язані з едифікатором прямо, другого — опосередковано через членів першого концентра і так далі. Найбільш характерні зв'язки едифікатора з членами першого концентра; для лісоутворюючих порід дерев число видів першого концентра може бути близько 1000.

Подальший розвиток учення про консорції призвів до поділу консорцій, що розвиваються на живих організмах і на неживих субстратах, на автотрофах і на гетеротрофах. Консорції, в центрі яких знаходяться автотрофи, можна вважати повночленними, інші — неповночленними. Зазвичай розглядаються популяційні консорції (сукупності пов'язаних популяцій), але можуть розглядатися і індивідуальні консорції.

Н.В. Диліс зазначав: "З біогеоценологічної точки зору, консорції є функціональні структури біоти, що відображують у своїй сукупності різноманітність шляхів переміщення і трансформації речовини і енергії від первинних продуцентів біогеоценозу до усіх консументів, що беруть участь в цьому біогеоценозі, і деструкторів".

Таким чином, галузь екології, яка вивчає екосистеми взагалі доцільно назвати екосистемологією, а в її межах можна виділити – біогеоценологію, як окремий напрям досліджень, об'єктом якого є біогеоценози.

### Компоненти екосистем

Грунтуючись на наведеному вище визначенні екосистеми не складно уявити, що вони, як складні системи, складаються з цілого ряду складних підсистем, що отримали назву компоненти. На які ж компоненти можна розділити екосистему? Можна використовувати той же поділ, що і у біогеоценозі: біогеоценоз – це (фітоценоз + зооценоз + мікробоценоз) + (едафотоп + кліматоп), а можна і інший: неорганічні речовини, які використовуються в біологічному кругообігу (наприклад,  $H_2O$ ,  $CO_2$ ,  $NH_4^+$  і ін.). У такій класифікації основна увага звертається на походження окремих компонентів.

А якщо більшою мірою цікавитися функціонуванням екосистеми, можна виділити в її складі наступні компоненти:

- 1) органічна речовина (детрит);

- 2) середовище (повітряне, водне, субстратне);
- 3) продуценти (організми, що синтезують органічну речовину з неорганічної);
- 4) консументи (організми, основна роль яких полягає в перетворенні органічної речовини з однієї форми в іншу);
- 5) редуценти (організми, основна роль яких полягає в руйнуванні органічної речовини до неорганічного).

### Приклади екосистем

Екосистемами є ставок і лука, поле, ліс, болото, пустеля, парк, скелі, море, океан тощо. Живі організми і середовище їхнього існування у всіх екосистемах знаходяться у тісній функціональній взаємозалежності.

У воді домінують мікропродуценти, а на суходолі — макропродуценти (значна частина організму складається з транспортної і опорної тканин). Органічні рештки на суходолі важче руйнуються, і тому тут накопичується більша кількість детриту в порівнянні з водними системами.

Особливостями урбоекосистем (тобто екосистем, які є в місті – парки, сквери, водойми, квітники, окремі дерева тощо) є дуже інтенсивний обмін енергії, велика потреба в надходженні різноманітних речовин, потужний і різноманітний потік відходів. Так, щорічні енергетичні витрати на підтримку в необхідному стані квадратного метра галявинки перед будинком такі ж, як і на підтримку квадратного метра кукурудзяного поля. Площа забезпечення екосистем міста живленням повинна перевершувати площу самого міста в 30–100 разів і більше, а експлуатовані ним водозбірні басейни повинні бути ще більшими.

Екосистема поля відноситься до агроекосистем, які займають істотну частину площі планети (рослинництво — приблизно 10%, пасовища — ще 20%). Вони характеризуються вкрай нестабільними станами, які підтримуються вкладенням м'язової енергії (40% полів) або енергії викопного палива (60%). Основними відмінностями агроекосистем від природних екосистем є знижена різноманітність, наявність штучно створених компонентів.

## Класифікація біомів

Поняття «біом» вперше в біологічну літературу введене Ф.Клементсом (1916) для означення сукупності біоценозів територіальної одиниці – зони, області, регіону. Пізніше різні автори по-різному використовували цей термін і встановлювали для нього різні об'єми поняття.

Основною ознакою біому, завдяки якій їх можна розділяти, є життєва форма рослин (чагарник, трави, дерево, чагарничок) кліматичного клімаксу, а також його складові – едафічні клімакси, стадії розвитку рослинності, в яких можуть домінувати інші життєві форми, тваринне населення (Голубець, 2000, с.92).

Можна собі уявити, що **біом – це крупний тип біогеоценозів, що характеризується схожим характером рослинності і займає певні регіони планети. Біоми регулюються макрокліматом і, в першу чергу, — кількістю опадів і температурою.**

Біоми мають певну цілісність. Наприклад, між зонами листопадних лісів і степів розташована лісостепова зона, де зустрічаються біоми лісу і степу. При теперішньому кліматі на території лісостепу можуть бути стійкими обидва типи біогеоценозів. Ліс вимагає більшої кількості води, ніж степ, але лісовий ґрунт ефективніше утримує її, ніж степовий. Там, де вже існує ліс, в ґрунті затримується достатньо вологи для існування лісу. Там де розташовується степ для розвитку лісу води виявляється недостатньо. При зміні вологості або температури відбувається поступова зміна межі лісу і степу. Посушливий ліс змінюється степом, зволожений степ заростає лісом. Проте, залишається широка смуга, де мозаїчно чергуються два типи екосистем. Навколоводні ділянки, балки, низовини виявляються залісненими, а ділянки з піщаним ґрунтом, схили, що добре прогріваються, — покриваються степовою рослинністю. Характерний тип рослинності залежить від ґрунту і клімату і впливає на них, а також визначає практично весь склад угруповань, що розвиваються в тому або іншому місці.

Відповідно до розташування біомів вони мають величезне значення в продукції органічної речовини, тобто забезпечують круговорот речовини і енергії на планеті (табл. 3.1)

**Основні біоми Землі (рис. 3.2)**





Рис. 2. Основні біоми Землі  
Тундри, ▨ - Тайга, ▩ - Широколистяні ліси, ▧ - Степи, ▦ -  
Субтропічні ліси, ▨ - Савани, ▩ - Сухі тропічні ліси, ▧ - Вологі тропічні ліси, ▦ - Гори.

**Наземні біоми. Тундра.** Біом холодного вологого клімату, який характеризується негативними середньорічними температурами, кількістю опадів близько 200-300 мм на рік і, найчастіше, наявністю шару вічної мерзлоти. Виділяють арктичну зону, розташовану у високих широтах, і альпійську, розташовану у високогір'ях. Рослинність — низькорослі багаторічники: лишайники, мохи, трави і чагарнички.

Таблиця 3.1. Дані про біомасу і чисту первинну продукцію основних біомів (в перерахунку на суху органічну речовину) (Д.А. Шабанов, М.А. Кравченко, 2009)

Біоми	Площа, %%	Біомаса, г/м <sup>2</sup>	Продукція г/м <sup>2</sup> за рік	Всього, млрд. тон/рік
Дощовий тропічний ліс	11.4	45000	2200	37.4
Сезонний тропічний ліс	5.0	35000	1600	12.0
Листопадний ліс	4.7	30000	1200	8.4
Степ	6.0	1600	600	5.4
Пустелі	16.1	20	3	0.07
Озера і річки	1.3	20	250	0.5
Землі, що обробляються	9.3	1000	650	9.1
Сумарно для суходолу (29.2 % планети)		12300	773	115
Відкритий океан (пелагіаль)	92.1	3	125	41.5
Континентальний шельф	7.4	10	360	9.6
Зарості водоростей та рифи	0.15	2000	2500	1.6
Зони апвелінгу	0.1	20	500	0.2
Естуарії	0.35	1000	1500	2.1
Сумарно для океану (70.8 % планети)		10	152	65
Сумарно для Земної Кулі		333	170	170

**Тайга.** Лісовий біом холодного клімату з довгою тривалою багатосніжною зимою і кількістю опадів, що перевищує випаровування. Основні лісоутворюючі породи — шпилькові, видова різноманітність дерев невелика (1-2 домінуючих види).

**Листопадний ліс.** Ліс помірного поясу. Розвивається в регіонах з помірно теплим літом і відносно м'якою зимою з морозами. Характерний рівномірний розподіл опадів, відсутність посух, перевищення опадів над випаровуванням. Восени, у міру скорочення тривалості світлового дня, відбувається листопад. Листопадні ліси відносно багаті видами, характеризуються складною вертикальною структурою (наявністю декількох ярусів).

**Степ.** Територія трав'яної рослинності в напівпосушливій зоні помірного клімату. Найчисленніші трави — злаки і осоки, багато з яких утворюють щільну дернину. Потенційне випаровування перевищує кількість опадів. Характерні багаті органічною речовиною ґрунти — степові чорноземи. Синоніми — прерія, пампа, вельд.

**Савана.** Тропічні злаково-деревні угруповання, що розвиваються в областях із стійким чергуванням сухого і вологого сезонів. Окремі дерева або масиви чагарників розкидані між відкритими трав'яними ділянками.

**Пустеля.** Достатньо різноманітна група біомів, розташована в областях з вкрай посушливим кліматом або, у разі арктичної або альпійської пустелі, вкрай низьких температур. Відомі піщані, кам'янисті, глинисті, солончакові і інші пустелі. Типовим для пустель є або середньорічна кількість опадів менше 25 мм, або умови, що забезпечують дуже швидке випаровування вологи.

**Чапараль.** Твердолисті чагарникові зарості в середземноморському кліматі з м'якою дощовою зимою і посушливим літом. Характеризується значним накопиченням сухої деревини, що призводить до періодичних пожеж.

**Сезонний тропічний ліс.** Поширений в областях зі спекотним кліматом і великою кількістю опадів, в яких опади розподілені протягом року нерівномірно, з наявністю сухого сезону. Надзвичайно багатий видами.

**Вічнозелений дощовий ліс.** Найбагатший біом, розташований в регіонах з великою кількістю опадів (>2000 мм) і майже постійною тем-

пературою (біля 26°C). У цих лісах зосереджено 4/5 всіх видів рослин Землі, переважає деревна рослинність.

**Прісноводні біоми. Лентичні (стоячі) води.** Калюжі, стариці, природні і штучні ставки, озера і водосховища. Умови життя визначаються в першу чергу глибиною (і освітленістю) і кількістю біогенів. Обмін біогенами і газами між поверхнею і глибиною часто утруднений.

**Лотичні (текучі) води.** Струмки, потоки і річки. Умови залежать від швидкості течії. Здатні переміщувати значні кількості води і інших неорганічних і органічних речовин, тісно пов'язані з навколишніми наземними системами.

**Болота.** Водойми з великою кількістю органіки, розкладення якої уповільнюється внаслідок нестачі у воді кисню; в основному характерні для помірною і помірно холодного клімату.

**Морські біоми. Пелагіаль.** Відкритий океан і морські глибини далеко від узбережжя. Продуценти (в першу чергу, фітопланктон) зосереджені у відносно тонкому приповерхневому шарі води, куди легко проникає світло. Характерне безперервне опускання біогенів від поверхні на глибину.

**Континентальний шельф.** Прибережна зона морів і океанів, що доходить приблизно до глибини 200 м. Багаті видами і різноманітними морськими угрупованнями. Найрізноманітніші екосистеми характерні для коралових рифів, що також відносяться до континентального шельфу. "Гарячі плями" різноманітності характерні і для великих глибин — наприклад, для місць виходу в морську воду вулканічних газів ("чорні курці") і інші феномени.

**Зони апвелінга.** Відносно невеликі за площею зони океану, де відбувається підйом на поверхню глибинних вод, збагачених біогенами. Здійснюють винятковий вплив на продуктивність всього океану в цілому.

**Естуарії.** Зони змішування річкових і морських вод, що утворюються в морях навпроти гирл великих річок. Характеризуються значною кількістю органіки, яку виносять в моря річки, і постійними коливаннями солоності.

## Природа і характеристики угруповань

Природно, що найбільш різноманітним за складом і функціональними зв'язками в екосистемі є біоценоз (угруповання). Власне в межах угруповань взаємодіють популяції видів різних систематичних груп, утворюючи досить хитромудрі ланцюжки. Лише один приклад, що давно став класичним.

Ч. Дарвін виявив, що джмелі з їх довгим хоботком — єдині комахи, які здатні запилювати глибокі трубчасті квітки червоної конюшини. З цього він зробив висновок, що розповсюдження червоної конюшини в Англії пояснюється великою кількістю джмелів. При цьому, посилаючись на одну з ентомологічних робіт, він вказує, що частіше за все гнізда джмелів трапляються поблизу міст і сіл, де їх менше розоряють нориці, які поїдають личинок і лялечок. З іншого боку, чому ж в околицях міст і сіл мало нориць? Та тому, що там багато кішок, які сильно знижують чисельність популяцій нориць.

Один німецький учений продовжив це міркування наступним чином: "Якщо доведено, говорив він, що кішки відповідальні за поширеність в Англії конюшини — основного корму великої рогатої худоби, а конюшина екологічно пов'язана з британським морським флотом, оскільки яловичина — основна їжа моряків, то, отже, кішкам належить головна заслуга в тому, що Британія є великою морською державою". Наступний крок зробив Томас Гекслі: він стверджував, частково жартома — "Оскільки кішок в Англії тримають в основному старі діви, то британська могутність може бути логічно виведена з "кішколюбства" численних англійських стареньких" (П. Фарб, 1971).

В результаті спільної еволюції різні частини угруповання пристосовуються один до одного. Внаслідок цього багато типів угруповань мають характерний видовий склад і цілком певне співвідношення організмів, що належать до різних екологічних груп.

Чи є угруповання окремими об'єктами, що чітко відрізняються від інших? Зрідка — так, частіше — ні. На початку ХХ століття розгорілася дискусія про природу угруповань між американськими екологами.

Ф. Клементс і інші прихильники організменної концепції екосистем розглядали угруповання як надорганізми. Навпаки, Х. Глізон і інші

прихильники індивідуалістичної концепції розглядали угруповання як конгломерати видів зі схожими вимогами до середовища.

Суперечка не закінчена донині. З одного боку, градієнтний аналіз (тобто вивчення поширення видів уздовж градієнтів зміни якихось важливих, в першу чергу кліматичних, чинників) показав, що межі розповсюдження окремих видів не обов'язково співпадають з межами угруповань. Чим контрастніші градієнти умов, тим чіткіші межі розповсюдження видів. Межі розповсюдження видів-домінантів більш чіткі, ніж межі поширення випадкових видів. З іншого боку — оскільки угруповання мають здатність до саморегуляції, а їх межі визначити достатньо складно, то в природі ми в основному визначаємо межі поширення едифікаторних та характерних видів.

Угруповання є реальною екологічною системою, функціонування якої забезпечується взаємодією між собою і середовищем популяцій різних видів. Ефективність функціонування угруповання, його стабільність збільшується пропорційно тому, наскільки злагоджені, еволюційно "приспособлені" популяції, що складають його. Приклад такої "приспособленості" популяцій різних видів в угрупованні один до одного є реакція угруповань на інтродуцентів (вселенців). Частіше за все інтродуценти не можуть увійти до складу цілісних угруповань і вимирають, але іноді дають спалахи чисельності, змінюючи функціонування угруповань.

**Угруповання можуть бути повночленими (що включають продуцентів, консументів і редуцентів) і неповночленими.**

Для відображення взаємин між різними типами угруповань існує декілька способів, серед них два основні: — *ординація* (тобто розташування в якомусь просторі в певному порядку) і *класифікація* (тобто розподіл за відокремленими одна від одної групами — класами або таксонами). Ординація підкреслює континуальність змін властивостей, класифікація — дискретність розривів. Можлива і багаторівнева ієрархічна класифікація угруповань.

**Угруповання можна характеризувати також за рядом ознак:**

**Склад угруповання (видова структура)** — види, з представників яких складається угруповання. Часто тип угруповання визначається яким-небудь основним (або декількома основними) видом. Такі види називаються едифікаторами. Зазвичай навколо окремих особин видів-едифікаторів роз-

вивається комплекс з тісно пов'язаних з ним видів — консортів.

**Рясність** — число особин на одиницю площі або об'єму.

**Частота видів** — частка особин певного виду від загальної чисельності особин.

**Різноманітність** — видове багатство. Воно тим вище, чим більша кількість видів, і тим нижче, чим більше особин кожного виду трапляється в окремій вибірці.

**Просторова структура** — особливості розташування особин одна відносно іншої. Розрізняють вертикальну структуру, або ярусність, і горизонтальну — мозаїчність. Ярусність характерна для фітоценозів, що складаються з рослин, які розрізняються за висотою.

Приклад ярусності в лісі: I — дерева першої величини (ялина, сосна, дуб, береза, осика); II — дерева другої величини (горобина, черемха); III — підлісок з чагарників (ліщина, бересклет, черемха); IV — підлісок з високих чагарничків і крупних трав (багульник, буяхи, верес, аконіт, іван-чай); V — низькі чагарнички і дрібні трави (водяника, журавлина, кислиця); VI — мохи, надрунтові лишайники, печіночники.

**Екологічна структура** — співвідношення основних екологічних груп організмів, а також різних життєвих форм.

**Періодичність** — добова, сезонна, багаторічна, вікова.

### Екологічний баланс

І виникнення життя на Землі, і його підтримання — результат перетворення незначної частини сонячної енергії. Живі організми можуть існувати тільки використовуючи протікаючий через них потік енергії.

Головною групою організмів Землі, які мають здатність акумулювати сонячну енергію, можна вважати фототрофів — бактерії і рослини, здатні до фотосинтезу. Вони отримують необхідну їм енергію прямо з випромінювання Сонця і переводять її у форму, доступну для інших організмів. Для гетеротрофів (багатьох бактерій, грибів і тварин) основною формою отримання речовини та енергії є різноманітні органічні сполуки, які містять як автотрофи, так і гетеротрофи.

Складніші механізми існування хемотрофів. Розглянемо, наприклад, біоценоз "чорного курця" — місця виходу з надр Землі на дні океану гарячої

води, що містить сірководень. Там, де вода, що містить сірководень, змішується з океанською водою, що містить кисень, мешкають бактеріохемотрофи, які отримують енергію завдяки окисленню сірководня. Вони живуть не тільки у воді, а і населяють тіла крупних двостулкових моллюсків і багатоштинкових тварин з типу *Pogonophora* — рифтій. Цими і іншими тваринами харчуються ракоподібні і навіть риби. Чи можна прийти до висновку, що така екосистема існує незалежно від потоку сонячної енергії?

Звичайно, ні. Екосистема "чорного курця" використовує розчинений у воді кисень, який є результатом фотосинтезу. Використовуючи сонячну енергію, фототрофи створили різницю окислювально-відновних потенціалів між кисневою атмосферою і надрами, які носять відновний характер. Саме з цієї різниці хімічних потенціалів черпають енергію хемотрофи. Виходить, що якимось чином фототрофи "годуєть" хемотрофів.

**Оскільки автотрофи і гетеротрофи нерозривно пов'язані між собою, цим і забезпечується найважливіша характеристика біосфери: створення і розклад органіки. Це співвідношення називається екологічним балансом.**

**Фундаментальна властивість біосфери — позитивний підсумок балансу.** Киснева (тобто окислювальна), а не відновна атмосфера на Землі — результат зміщення балансу на користь переважання фотосинтезу. Частина кисню, що виділяється під час цього процесу, витрачається на окислення речовин-відновників, що надходять з надр Землі, а також розсіюється в космічному просторі.

Що ж відбувається з еквівалентною цьому кисню органікою? Вона накопичується в екосистемі у вигляді детриту (від лат. *deterere* — роздробляти) — органічної речовини в процесі розкладення. Компонентом детриту є гумус — один з продуктів розпаду органіки. Завдяки тому, що в екологічному балансі фотосинтез переважає над диханням, в Земній корі накопичилася значна кількість органіки, що має біогенне походження, а до атмосфери надійшла відповідна кількість кисню. Еквівалентний накопиченій органіці кисень витрачався на окислення різноманітних відновників, що були на земній поверхні, а також розсіювався в космосі. Це означає, що людство принципово не може спалити всі запаси органічних речовин, накопичені в земній корі, — йому просто не вистачить для цього кисню в атмосфері.



### Контрольні запитання до розділу 3

1. На які групи можна розділити властивості систем.
2. Що є об'єктом дослідження екології угруповань.
3. Що таке прямий зв'язок в системі.
4. Наведіть приклади зворотних зв'язків в системі.
5. Наведіть визначення поняття "екосистема" за А. Тенслі.
6. Що лежить в основі визначення біогеоценозу за В.М. Сукачовим.
7. Дайте визначення консорції.
8. Які консорції можна вважати повночленними, які — неповночленними.
9. На які компоненти можна розділити екосистему.
10. Які особливості характерні для урбоекосистем.
11. Що таке біом. Які основні типи біомів існують.
12. В чому полягають особливості "організменної" концепції екосистем.
13. За якими ознаками можна характеризувати угруповання.
14. Яка основна закономірність лежить в основі екологічного балансу.
15. Що є найважливішою загальною характеристикою біосфери.

## Розділ 4. ОРГАНІЗМ І СЕРЕДОВИЩЕ. ЗАГАЛЬНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ

---

### Екологічні фактори

*Місце існування (оселище)* – це та частина природи, яка оточує живий організм і з якою він безпосередньо взаємодіє. Складові частини і властивості середовища багатоманітні і мінливі. Будь-яка жива істота живе у складному, мінливому світі, постійно пристосовуючись до нього і регулюючи свою життєдіяльність відповідно до його змін.

Окремі властивості або елементи середовища, що впливають на організми, називаються *екологічними факторами* або *чинниками*. Вони можуть бути необхідні або, навпаки, шкідливі для живих істот, сприяти або перешкоджати виживанню і розмноженню. Екологічні чинники мають різну природу і специфіку дії. Серед них виділяють *абіотичні, біотичні і антропогенні*.

*Абіотичні чинники* – температура, світло, радіоактивне випромінювання, тиск, вологість повітря, сольовий склад води, вітер, течії, рельєф місцевості – це все властивості неживої природи, які прямо або побічно впливають на живі організми.

*Біотичні чинники* – це форми впливу живих істот одна на одну. Кожен організм постійно відчуває на собі прямий або непрямий вплив інших живих істот, вступає в зв'язок з представниками свого виду і інших видів – рослинами, тваринами, мікроорганізмами, залежить від них і сам впливає на них. Навколишній органічний світ – складова частина середовища кожної живої істоти. Взаємні зв'язки організмів – основа існування біоценозів і популяцій.

*Антропогенні чинники* – це наслідки діяльності людського суспільства, які призводять до зміни природи як місця існування інших видів або безпосередньо позначаються на їх житті. В процесі історії людства розвиток спочатку полювання, а потім сільського господарства, промисловості, транспорту сильно змінили природу нашої планети. Значення антропогенних впливів на весь живий світ Землі продовжує стрімко зростати.

Один і той же чинник середовища має різне значення в житті організмів різних видів, що спільно мешкають. Наприклад, сильний вітер взимку несприятливий для великих тварин, які мешкають на відкритих територіях, але не впливає на дрібніших, які ховаються в норах або під снігом. Сольовий склад ґрунту важливий для живлення рослин, але індиферентний для більшості наземних тварин і т. п.

Зміни чинників середовища в часі можуть бути:

1) регулярно-періодичними, такими, що змінюють силу впливу у певні періоди доби, або відповідно до сезону року, або до ритму припливів і відпливів в океані;

2) нерегулярними, без чіткої періодичності, наприклад, зміни погодних умов в різні роки, явища катастрофічного характеру – бурі, зливи, обвали;

3) спрямованими впродовж відомих, іноді тривалих, проміжків часу, наприклад, при похолоданні або потепленні клімату, заростанні водойм, постійному випасі худоби на одній і тій же ділянці.

Серед чинників середовища виділяють **ресурси і умови**. Ресурси навколишнього середовища організми використовують, споживають, тим самим зменшуючи їх кількість. До ресурсів відносять їжу, воду при її дефіциті, сховища, зручні місця для розмноження і т. п.

**Умови** – це такі чинники, до яких організми змушені пристосуватися, але вплинути на них зазвичай не можуть. Один і той же чинник середовища може бути ресурсом для одних і умовою для інших видів. Наприклад, світло – життєво необхідний енергетичний ресурс для рослин, а для тварин – умова зорової орієнтації. Вода для багатьох організмів може бути і умовою життя, і ресурсом.

### **Адаптації організмів**

Пристосування організмів до середовища носять назву адаптації. Під адаптаціями розуміються будь-які зміни в структурі і функціях організмів, які підвищують їх на виживання.

Здатність до адаптації – одна з основних властивостей життя взагалі, оскільки забезпечує і саму можливість його існування, можливість організмів виживати і розмножуватися. Адаптації виявляються на різних

рівнях: від біохімії клітин і поведінки окремих організмів до структури і функціонування угруповань і екологічних систем. Адаптації виникають і розвиваються під час еволюції видів.

Основні механізми адаптації на рівні організму:

- 1) біохімічні – виявляються у внутрішньоклітинних процесах таких, наприклад, як зміна роботи ферментів або зміна їх кількості;
- 2) фізіологічні – наприклад, посилення потовиділення особиною при підвищенні температури;
- 3) морфо-анатомічні – зміни будови і форми тіла, пов'язані зі способом життя;
- 4) поведінкові – пошук тваринами сприятливих жител, створення нір, гнізд, розпізнавання партнерів для розмноження тощо;
- 5) онтогенетичні – прискорення або уповільнення індивідуального розвитку сприяє виживанню при зміні умов середовища.

Екологічні чинники середовища здійснюють на живі організми різні впливи, тобто можуть впливати як подразники, що зумовлюють адаптивні зміни фізіологічних і біохімічних функцій, як обмежувачі, що обумовлюють неможливість існування в даних умовах, як модифікатори, що викликають морфологічні і анатомічні зміни організмів, як сигнали, що свідчать про зміни інших чинників середовища тощо.

Сприятлива сила впливу екологічного чинника називається зоною оптимуму екологічного чинника або просто оптимумом для організмів даного виду. Чим сильніше відхилення від оптимуму, тим більше виражена пригнічуюча дія даного чинника на організми (зона песимуму). Максимальні і мінімальні переносимі значення чинника – це критичні точки, за межами яких існування особин вже неможливе, наступає смерть. Межі витривалості між критичними точками називають екологічною валентністю живих істот за відношенням до конкретного чинника середовища (Рис. 4.1).

Не зважаючи на велику різноманітність екологічних чинників, в характері їх впливу на організми і у відповідних реакціях живих істот можна виявити ряд загальних закономірностей.

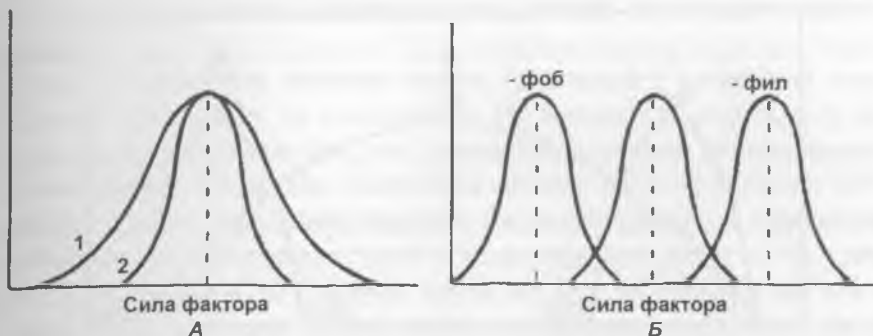


Рис. 4.1. Варіації відношення організму до змін сили діючого фактору (І.О. Шілов, 1985):

А – еврібіонтні (1) і стенобіонтні (2) до даного фактору форми;

Б – форми, що відрізняються положенням оптимуму.

### 1. Закон оптимуму.

Кожен чинник має певні межі позитивного впливу на організми. Результат впливу мінливого чинника залежить перш за все від сили його прояву. Одна і та ж сила впливу чинника може бути оптимальною для одного виду, песимальною – для іншого і виходити за межі витривалості для третього.

Широку екологічну валентність особин виду по відношенню до абіотичних чинників середовища позначають додаванням до назви чинника приставки «еврі». Еврітермні види – види, що витримують значні коливання температури, еврібатні – широкий діапазон тиску, еврігалінні – різний ступінь засолення середовища.

Нездатність переносити значні коливання фактора, або вузька екологічна валентність, характеризується приставкою «стено» – стенотермні, стенобатні, стеногалінні види тощо. Види, для існування яких необхідні певні екологічні умови, називають стенобіонтними, а ті, які здатні пристосовуватися до різної екологічної обстановки, еврібіонтними. Умови, що наближаються до критичних точок, називають екстремальними (Рис. 4.2).

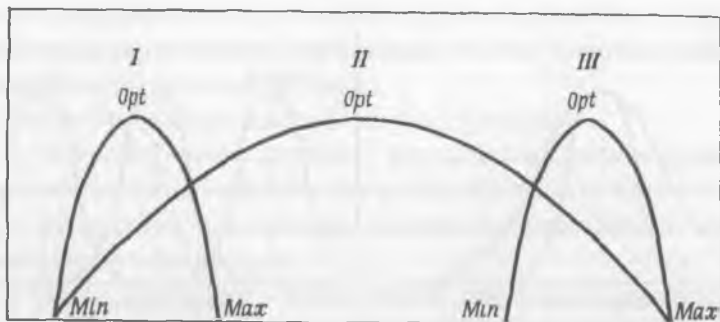


Рис. 4.2. Порівняння відносних меж толерантності стенотермних (I і III) та евритермних (II) організмів (Ю. Одум, 1975).

У стенотермних видів мінімум, оптимум і максимум зближені і навіть незначні коливання температури, які не відбиваються на евритермних видах, можуть стати для них критичними.

Положення оптимуму і критичних точок на градієнті чинника може бути в певних межах порушене впливом умов середовища. **Явище порушення оптимуму по відношенню до будь-якого чинника носить назву аклімація.** За впливом температури це добре відомий процес теплового гартування організму або температурна аклімація. Механізмом цього процесу є заміна в клітинах ферментів, що каталізують одні і ті ж реакції, але при різних температурах (так звані ізоферменти).

Аклімація, або гартування, спостерігається під час несприятливих умов, що поступово насуваються, або під час потрапляння тварини на територію з іншим кліматом. В останньому випадку аклімація є складовою частиною загального процесу **акліматизації.**

## 2. Неоднозначність впливу чинника на різні функції.

Кожен чинник неоднаково впливає на різні функції організму. Оптимум для одних процесів може бути песимумом для інших. Так, температура повітря від +40 до +45°C у холоднокровних тварин сильно збільшує швидкість обмінних процесів в організмі, але гальмує рухову активність, і тварини впадають в теплове заціпеніння. Для багатьох риб температура води, оптимальна для дозрівання статевих продуктів є несприятливою для нересту, який відбувається в іншому температурному інтервалі.

### 3. Різноманітність індивідуальних реакцій на чинники середовища.

Ступінь витривалості, критичні точки, оптимальні і песимальні зони окремих індивідуумів не співпадають. Ця мінливість визначається як спадковими якостями особин, так і статевими, віковими і фізіологічними відмінностями. Наприклад, у метелика *ефестія млинова* (*Ephestia sericarium*) – одного з шкідників борошна і зернових продуктів – критична мінімальна температура для гусені  $-7^{\circ}\text{C}$ , для дорослих форм  $-22^{\circ}\text{C}$ , а для яєць  $-27^{\circ}\text{C}$ . Мороз в  $-10^{\circ}\text{C}$  знищує гусінь, але не є небезпечний для імаго і яєць цього шкідника. Таким чином, **екологічна валентність виду завжди ширша за екологічну валентність кожної окремої особини.**

### 4. Відносна незалежність пристосування організмів до різних чинників.

Ступінь витривалості особин виду відносно одного якогось чинника не означає широку його екологічну валентність до дії інших факторів. Наприклад, види, що переносять широкі коливання температури, зовсім не обов'язково повинні також бути пристосованими до значних коливань вологості або сольового режиму. Еврітермні види можуть бути стеногалінними, стенобатними або навпаки. Це створює надзвичайне різноманіття адаптацій в природі. **Набір екологічних валентностей за відношенням до різних чинників середовища складає екологічний спектр виду.**

### 5. Неспівпадіння екологічних спектрів окремих видів.

Кожен вид специфічний за своїми екологічними можливостями. **Навіть у близьких за способами адаптації до середовища видів існують відмінності у відношенні до яких-небудь окремих чинників.** Це – правило екологічної індивідуальності видів, сформульоване російським ботаніком Л. Г. Раменським (1924) стосовно рослин, пізніше воно широко було підтвержене і зоологічними дослідженнями.

### 6. Взаємодія чинників.

Оптимальна зона і межі витривалості організмів по відношенню до якого-небудь чинника середовища можуть зміщуватися залежно від того, з якою силою і в якому поєднанні діють одночасно інші чинники. Ця закономірність отримала назву **взаємодії чинників.** Наприклад, спеку легше

переносити в сухому, а не у вологому повітрі. Загроза замерзання значно вища при морозі з сильним вітром, ніж у безвітряну погоду. Таким чином, **один і той же чинник у поєднанні з іншими здійснює неоднаковий екологічний вплив.** Навпаки, один і той же екологічний результат може бути отриманий різними шляхами. Наприклад, всихання рослин можна припинити шляхом як збільшення кількості вологи в ґрунті, так і зниженням температури повітря, що зменшує випаровування. Таким чином, відбувається ефект часткового взаємозаміщення чинників (Рис. 4. 3).

Разом з тим взаємна компенсація дії чинників середовища має певні межі і повністю замінити один з них іншим не можна. Повна відсутність води, або хоча би одного з основних елементів мінерального живлення, робить життя рослини неможливим, не зважаючи на найсприятливіші поєднання інших умов. Крайній дефіцит тепла в полярних пустелях не можна замінити ні великою кількістю вологи, ні цілодобовим освітленням.

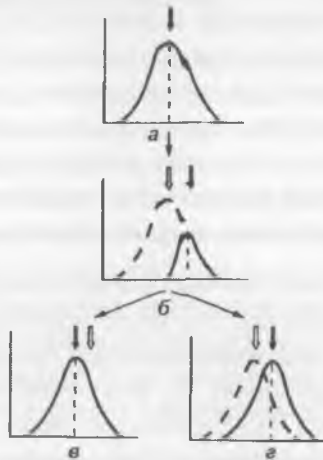


Рис. 4. 3. Варіювання адаптивної ознаки за зміни величини діючого фактору (І.О. Шилов, 1985)

а – середнє значення ознаки відповідає діючому фактору;

б – зміна сили фактору призводить до загибелі особин, властивості яких не відповідають новим умовам;

в – при відновленні норми умов повертається попередній (адаптивний) характер мінливості;

г – при стійкій зміні умов добір зміщує ознаку в напрямку, адаптивному до нових умов середовища.



Враховуючи у сільськогосподарській практиці закономірності взаємодії екологічних чинників, можна уміло підтримувати оптимальні умови життєдіяльності культурних рослин і домашніх тварин.

### 7. Правило обмежувачих чинників.

Можливості існування організмів у середовищі обмежують ті чинники, які найбільш віддалені від оптимуму. **Якщо хоча би один з екологічних чинників наближається або виходить за межі критичних величин, то, не зважаючи на оптимальне поєднання решти умов, особинам загрожує загибель.** Будь-які чинники, що істотно відхиляються від оптимуму, стають лімітуючими в житті виду або окремих його представників у конкретні проміжки часу.

Лімітуючі чинники середовища визначають географічний ареал виду. Так, просування виду на північ може лімітуватися нестачею тепла, в аридні райони – нестачею вологи або дуже високими температурами. Чинником, що обмежує поширення, можуть слугувати і біотичні відносини, наприклад зайнятість території сильнішим конкурентом або відсутність запилювачів для рослин.

## Принципи екологічної класифікації організмів

Сучасна систематика рослин і тварин побудована на основі єдиного головного критерію – ступеня спорідненості організмів. При цьому зовнішні особливості видів, що відносяться до однієї групи, часто можуть сильно відрізнятися. Так, наприклад, паразит крабів *sacculina* (*Sacculina carcini*), що нагадує безформний, набитий статевими продуктами мішок з сильно розгалуженою в тілі господаря мережею тяжів, зовні абсолютно не схожа на сидячих *морських жолудів* і *морських качечок*, які мають раковини, хоча всі вони відносяться до одного ряду вусоногих ракоподібних (*Cirripedia*). Про спорідненість цих видів говорить глибока внутрішня схожість, що простежується на перших етапах розвитку особин.

В екології різноманітність і різноплановість способів і шляхів адаптації до середовища створюють передумови для розділення багатьох класифікацій. Екологічні класифікації відображають схожість, що виникає у представників різноманітних груп, якщо вони використовують подібні

шляхи адаптації. В основу екологічних класифікацій можуть бути покладені найрізноманітніші критерії: способи живлення, пересування, відношення до температури, вологості, солоності середовища, тиску і т. п. Поділ всіх організмів на еврибіонтних і стенобіонтних за широтою діапазону пристосування до середовища є прикладом простої екологічної класифікації.

Наприклад, якщо ми класифікуємо тварин за способами руху, то до екологічної групи видів, що пересуваються у воді реактивним шляхом, потраплять такі різні за систематичним статусом тварини, як *медузи, головоногі моллюски, деякі інфузорії і джгутикові*, личинки ряду *бабок* і ін.

Інший приклад – поділ організмів на групи за характером живлення. Автотрофи -- це організми, що використовують як джерело для побудови свого тіла неорганічні сполуки. Гетеротрофи – всі живі істоти, що потребують їжі органічного походження. У свою чергу, автотрофи поділяються на фототрофів і хемотрофів.

Іншу класифікацію можна побудувати за способом здобування корму. Серед тварин виявляються, наприклад, такі групи, як фільтратори (*дрібні рачки, беззубка, кит* і ін.), форми, що пасуться (*копитні, жуки-листояди*), збирачі (*дятли, кроти, землерийки, куроподібні*), мисливці на рухому здобич (*вовки, леви, мухи-волочниці, бабки* та ін.) і цілий ряд інших груп. Наприклад, однаковий спосіб здобування здобичі відносить і левів і мух-волочниць до однієї трофічної групи мисливців на рухому здобич. Такий тип живлення призводить і до того, що в їх будові появляється ряд подібних рис: сухорлявості тіла, сильний розвиток мускулатури, здатність короткочасно розвивати велику швидкість руху тощо.

### Активна життєдіяльність і спокій

Обмін речовин – одна з найголовніших властивостей життя, що визначає тісний речовинно-енергетичний зв'язок організмів з середовищем. Метаболізм проявляє сильну залежність від умов існування. У природі ми спостерігаємо два основні стани життя: **активну життєдіяльність і спокій**. При активній життєдіяльності організми живляться, ростуть, пересуваються, розвиваються, розмножуються, характеризуючись при цьому інтенсивним метаболізмом. Спокій може бути різним за глибиною і тривалістю, багато функцій організму при цьому слабшають

або не виконуються зовсім, оскільки рівень обміну речовин падає під впливом зовнішніх і внутрішніх чинників.

В стані глибокого спокою, тобто зниженого обміну, організми стають менш залежними від середовища, набувають високого ступеня стійкості і здатні переносити умови, які не могли би витримати при активній життєдіяльності. Ці два стани, які чергуються в житті багатьох видів є адаптацією до життя в умовах нестабільного клімату, різких сезонних змін, що характерне для більшої частини планети.

Вперше явище "**уявної смерті**" було виявлене 1702 р. Антоні ван Левенгуком. Виявлені ним "**анімалькули**" (*коловертки*) під час висихання краплі води зморщувалися, виглядали мертвими і могли перебувати в такому стані тривалий час. Занурені знов у воду, вони набухали і переходили до активного життя. Левенгук пояснив це явище тим, що оболонка "**анімалькулів**", очевидно, "не дозволяє анінайменшого випаровування" і вони залишаються живими в сухих умовах.

У 70-х роках XVIII ст. явище "**воскресіння**" після висихання було виявлене і підтвержене численними дослідженнями інших дрібних організмів – пшеничних вугриць, вільноживучих нематод і тихоходок. У 1878 року Клод Бернал ввів у літературу поняття "**приховане життя**", яке він характеризував припиненням обміну речовин і "**перервою відносин між істотою і середовищем**".

Остаточно це питання було розв'язане лише в першій третині ХХ сторіччя. Досліди Р. Рама, П. Беккереля і інших учених показали можливість **повної зворотної зупинки життя**. У сухому стані, коли в клітинах залишалося не більше 2 % води у хімічно зв'язаному вигляді, такі організми, як коловертки, тихоходки, дрібні нематоди, насіння і спори рослин, спори бактерій і грибів витримували перебування в рідкому кисні (-218,4°C), рідкому водні (-259,4°C), рідкому гелії (-269,0°C) тобто, температурах, близьких до абсолютного нуля. При цьому вміст клітин стає твердим, відсутній навіть тепловий рух молекул, і обмін речовин, природно, припинений. Після повернення до нормальних умов ці організми продовжують дальший свій розвиток.

Повна тимчасова зупинка життя отримала назву **анабіозу**. Термін був запропонований В. Прейсером ще 1891 р. В стані анабіозу організми стають стійкими до найрізноманітніших впливів. Наприклад, *тихоходки*

витримували в експерименті рентгенівське опромінення до 570 тис. рентген протягом 24 годин. Зневоднені личинки одного з африканських *комарів-хірономусів* (*Polypodium vanderplanki*) зберігають здатність оживати після впливу температури в 102°C.

Анабіоз, проте, достатньо рідкісне явище. Він можливий далеко не для всіх видів і є крайнім станом спокою в живій природі. Здатність до анабіозу виявляється у видів, що мають просту або спрощену будову і мешкають в умовах різкого коливання, зокрема, вологості (пересихаючі дрібні водойми, верхні шари ґрунту, подушки мохів і лишайників і т. п.).

Набагато ширше поширені в природі інші форми спокою, пов'язані зі станом зниженої життєдіяльності в результаті часткового пригнічення метаболізму. Будь-який ступінь зниження рівня обміну речовин підвищує стійкість організмів і дозволяє економніше витратити енергію.

Форми спокою в стані зниженої життєдіяльності поділяють на **гіпобіоз** і **криптобіоз**, або **спокій вимушений** і **спокій фізіологічний**. При **гіпобіозі** гальмування активності, або заціпеніння, виникає під прямим тиском несприятливих умов і припиняється майже відразу після того, як ці умови повертаються до норми. Подібне пригнічення процесів життєдіяльності може виникати при нестачі тепла, води, кисню, при підвищенні осмотичного тиску. Відповідно до провідного зовнішнього чинника вимушеного спокою розрізняють **кріобіоз** (при низьких температурах), **ангідробіоз** (при нестачі води), **аноксидіоз** (у анаеробних умовах), **гіперосмобіоз** (при високому вмісті солей у воді).

Глибина і тривалість пригнічення метаболізму при гіпобіозі залежить від тривалості і інтенсивності дії відповідного чинника. Вимушений спокій настає на будь-якій стадії онтогенезу. Вигоди гіпобіозу – швидке відновлення активної життєдіяльності. Проте гіпобіоз це відносно нестійкий стан організмів і при значній тривалості може бути шкідливим внаслідок розбалансованості метаболічних процесів, виснаження енергетичних ресурсів, накопичення недоокислених продуктів обміну і інших несприятливих фізіологічних змін.

**Криптобіоз** – принципово інший тип спокою. Він пов'язаний з комплексом ендогенних фізіологічних перебудов, які відбуваються заздалегідь, до настання несприятливих сезонних змін, і організми виявляються до них готовими. Криптобіоз є адаптацією перш за все до се-

зонної або іншої періодичності абіотичних чинників середовища, їх регулярної циклічності. Він складає частину життєвого циклу організмів, виникає не на будь-якій, а на певній стадії індивідуального розвитку, приуроченій до переживання критичних періодів року.

Криптобіоз як стратегія виживання в періодично несприятливих для активного життя умовах – це продукт тривалої еволюції і природного добору. Він широко поширений в живій природі. Стан криптобіоза характерний для насіння рослин, цист і спор різних мікроорганізмів, грибів, водоростей. Діапауза членистоногих, сплячка ссавців, глибокий спокій рослин – також різні типи криптобіозу.

Стани гіпобіозу, криптобіозу і анабіозу забезпечують виживання видів у природних, часто екстремальних, умовах різних широт, дозволяють зберігати організми протягом тривалих несприятливих періодів, розселятися в просторі, розширювати межі живого в цілому.

### Контрольні запитання до розділу 4

1. Які окремі властивості або елементи середовища називаються екологічними факторами або чинниками.
2. Назвіть основні зміни чинників середовища в часі.
3. Що таке ресурси навколишнього середовища.
4. Чим відрізняються ресурси навколишнього середовища від умов навколишнього середовища.
5. Що таке адаптація.
6. Наведіть приклади основних механізмів адаптації на рівні організму.
7. Що називають зоною оптимуму екологічного чинника.
8. Що лежить в основі закону оптимуму.
9. Як співвідносяться екологічна валентність виду і окремої особини.
10. Дайте визначення екологічного спектру виду.
11. Назвіть правило екологічної індивідуальності видів Л.Г. Раменського.
12. Про що говорить правило обмежуючих чинників.
13. Що лежить в основі принципів екологічної класифікації організмів.
14. Які існують основні стани життя.
15. Чим відрізняються гіпобіоз та криптобіоз. Які їх основні характеристики.

## Розділ 5. НАЙВАЖЛИВІШІ АБІОТИЧНІ ФАКТОРИ І АДАПТАЦІЇ ДО НИХ ТВАРИННИХ ОРГАНІЗМІВ

---

---

### Температура

Як відомо, температура відображає середню кінетичну швидкість атомів і молекул в будь-якій системі. Від температури залежить і швидкість в організмі біохімічних реакцій, а значить і обмін речовин. Швидкість реакцій визначається коефіцієнтом, який показує, у скільки разів змінюється швидкість реакцій при зміні температури на  $10^{\circ}\text{C}$  і позначається  $Q_{10}$ . Для більшості хімічних реакцій величина цього коефіцієнта дорівнює 2–3 (*закон Вант-Гоффа*). Оскільки величина  $Q_{10}$  для різних біохімічних реакцій різна, то зміни температури можуть сильно вплинути на збалансованість обміну речовин.

Істотне пониження температури становить небезпеку такого сповільнення обміну речовин, при якому стане неможливим здійснення основних життєвих функцій організму. Критичним моментом є замерзання води в клітинах, оскільки поява кристалів льоду несумісна зі збереженням цілісності внутрішньоклітинних структур.

Підвищення температури веде до денатурації білків, цей процес вже спостерігається в області близько  $+60^{\circ}\text{C}$ , але порушення біохімічних і фізіологічних процесів починається раніше, вже при деякому перевищенні  $+42\text{--}43^{\circ}\text{C}$ . Посилення метаболізму при високих температурах тіла також може вивести організм з ладу ще задовго до теплового руйнування ферментів, оскільки різко зростають потреби в поживних речовинах і кисні. Таким чином, життя організмів в середовищі з низькими, високими і такими, що коливаються температурами зумовлене адаптацією, що формується в процесі еволюції та індивідуального розвитку.

В процесі еволюції у живих організмів виробилися різноманітні пристосування, що дозволяють регулювати обмін речовин при змінах температури навколишнього середовища. Це досягається двома шляхами: 1) різними біохімічними і фізіологічними перебудовами (зміна набо-

ру, концентрації і активності ферментів, зневоднення, зниження точки замерзання розчинів тіла тощо); 2) підтриманням температури тіла на стабільнішому рівні ніж температура навколишнього середовища, що дозволяє не порушувати хід біохімічних реакцій, що склався.

### Температурні межі існування видів

В середньому активна життєдіяльність організмів вимагає досить вузького діапазону температур, обмеженого критичними порогоми замерзання води і теплової денатурації білків, приблизно в межах від 0 до +50°C. Існують екологічні групи організмів, оптимум яких зміщений у бік низьких або високих температур.

Кріофіли – види, що віддають перевагу холоду і спеціалізовані до життя в цих умовах. Понад 80 % біосфери сконцентровано в постійно холодних областях з температурою нижче +5°C – це глибини Світового океану, арктичні і антарктичні пустелі, тундра, високогір'я. Види, що мешкають тут, мають підвищену холодостійкість. Основні механізми цих адаптацій біохімічні. Значну роль відіграють також механізми, які запобігають утворенню льоду усередині клітин. При цьому реалізуються два основні шляхи – протистояння замерзанню (*резистентність*) та стійкість до замерзання (*толерантність*).

Біохімічний механізм резистентності – накопичення в клітинах макромолекулярних речовин–антифризів, які знижують точку замерзання рідин тіла і перешкоджають утворенню кристалів льоду в організмі. Такого типу адаптації до холоду виявлені, наприклад, у антарктичних риб родини нототснівєвих, які живуть за температури тіла -1,86°C, плаваючи під поверхнею суцільного льоду у воді з такою ж температурою. Глибоководні риби в приполярних районах також весь час знаходяться в переохолодженому стані.

Інший шлях холодостійкості – толерантність – пов'язаний з тимчасовим припиненням активного стану (гіпобіозом або криптобіозом). У комах накопичення захисних органічних речовин, таких як гліцерин, сорбіт, манніт і інших, перешкоджає кристалізації внутрішньоклітинних розчинів і дозволяє переживати критичні морозні періоди в стані заціпеніння. Так, *жуки-туруни* в тундрі витримують переохолодження до



-35°C, накопичуючи до зими близько 25 % гліцерину і знижуючи вміст води в тілі з 65 до 54 %. Влітку гліцерин у їх тілі не виявлено. Деякі комахи витримують взимку до -47 і навіть -50°C із замерзанням позаклітинної, але не внутрішньоклітинної вологи.

Термофіли – це екологічна група видів, оптимум життєдіяльності яких приурочений до області високих температур. Термофілією відрізняються багато представників мікроорганізмів, рослин і тварин, що трапляються в гарячих джерелах, на поверхні ґрунтів, що прогріваються, в органічних залишках, що розкладаються, при їх саморозігріванні.

Верхні температурні межі активного життя відрізняються у різних груп організмів. Найбільш термостійкі бактерії. У деяких видів архебактерій, поширених у воді термальних джерел, експериментально виявлена здатність до росту і поділу клітин при температурах, що перевищують +110°C. Деякі бактерії, що окислюють сірку, як, наприклад, *Sulfolobus acidocaldarius*, розмножуються при +85–90°C.

Відомі десятки видів, здатних бути активними при +50°C і вище в таких місцях існування, як компости, копиці сіна, зерно, що зберігається, ґрунт, що прогрівається, звалища тощо. Найпростіші – *амеби* і *інфузорії*, одноклітинні водорості можуть розмножуватися за температури біля +54–56°C. Критичні температури тіла деяких тварин, наприклад *пустельних ящірок*, можуть досягати +48–49°C, але для більшості видів температури тіла, що перевищують +43–44°C, несумісні з життям, внаслідок розбалансування фізіологічних процесів і коагуляції колагену.

**З ускладненням організації живих істот їх здатність бути активними при високих температурах знижується.**

Вузька спеціалізація і латентні стани набагато розширюють межі життя за відношенням до окремих чинників середовища. Якщо середні температурні межі активності організмів характеризуються діапазоном від 0 до +40–45°C, то спеціалізовані види (кріофіли і термофіли) розширюють його більш ніж удвічі (від -10 до близько +110 °C), а в стані криптобіоза і анабіоза деякі форми життя здатні витримувати температури, близькі до абсолютного нуля або такі, що набагато перевищують точку кипіння.

## Температура тіла і тепловий баланс організмів

Температура тіла живих істот по-різному залежить від температури навколишнього середовища. Баланс тепла в організмі складається з його надходження і витрат. Джерела надходження теплової енергії поділяються на зовнішні і внутрішні. Зовнішнє, або **екзогенне**, тепло організм отримує від нагрітих води, повітря, навколишніх предметів, прямої сонячної радіації. При цьому велику роль відіграють площа покривів та їх теплопровідність. Внутрішнє, або **ендогенне**, тепло виробляється як обов'язковий атрибут обміну речовин.

Для характеристики організмів за основними джерелами необхідного їм тепла використовують терміни екзотермний і ендотермний. **Екзотермія** – це життєдіяльність переважно за рахунок нагрівання із зовнішнього середовища, **ендотермія** – за рахунок тепла, що виробляється самим організмом.

Витрати тепла відбуваються через поверхню тіла за рахунок випромінювання і теплопровідності, а також за рахунок енергоємного випаровування води організмами. Співвідношення всіх цих теплообмінних процесів визначає температуру живих істот і впливає на швидкість метаболічних реакцій.

Життєдіяльність і активність більшості видів на Землі залежать перш за все від тепла, що надходить ззовні, а температура тіла – зумовлена зовнішньою температурою. Такі організми називають **пойкілотермними**. Пойкілотермність властива всім мікроорганізмам, грибам, рослинам, безхребетним тваринам і значній частині хордових. Дві групи вищих тварин – птахів і ссавців відносять до **гомойотермних**. Вони здатні підтримувати постійну оптимальну температуру тіла незалежно від температури середовища.

Серед пойкилотермних організмів є такі, які все життя проводять в умовах постійних зовнішніх температур (глибини океанів, печери і т. п.), у зв'язку з чим температура їх тіла не змінюється. Таке явище називають **удаваною гомойотермією**. Вона властива, наприклад, ряду *риб* і *голкошкірих*. Серед **істинно гомойотермних** тварин виділяють групу **гетеротермних**. До неї входять види, що впадають в сплячку або тимчасове заціпеніння. Ці види в активному стані підтримують постійну тем-

пературу тіла на високому рівні, а в неактивному – знижену, що супроводжується уповільненням обміну речовин. Це *бабаки, ховрахи, кажани, вовчки, їжаки, колібри, серпокрильці* тощо. Таким чином, терміни "пойкілотермія", "гомойотермія", "удавана гомойотермія" і "гетеротермія" відображають ступінь мінливості температури тіла живих істот.

Масштаби вироблення тепла особинами істотно відрізняються у різних видів і залежать від складності організації групи, можливостей окислювальних реакцій, розмірів і маси тіла організму, умов середовища й інших причин. Так, наприклад, бактерії виділяють на грам ваги за годину близько 450 кал, *мухи-дрозофіли* – 30, *миші* – 8, для людини цей показник дорівнює 4 калорії. Серед хребетних тварин при подібній масі тіла ссавці продукують у 5–6 разів, а птахи – у 7–8 разів більше тепла, ніж, наприклад, рептилії.

Всі живі організми потенційно ендотермні, але значно відрізняються за рівнем обміну і можливостям збереження тепла. Порушення теплового балансу змінюють температуру тіла. Відновити порушений баланс можна трьома шляхами: 1) зміною теплопродукції, 2) зміною тепловіддачі і 3) переміщенням в просторі в область оптимальних температур середовища. Пойкілотермні і гомойотермні організми по-різному реалізують можливості температурних адаптацій.

### Температурні адаптації пойкилотермних організмів

Температура тіла пойкилотермних тварин змінюється услід за температурою навколишнього середовища. Вони переважно ектотермні, вироблення і збереження власного тепла у них недостатньо для протистояння тепловому режиму місця існування. У зв'язку з цим реалізується два основні шляхи адаптації: **спеціалізація і толерантність**.

**Спеціалізовані** види стенотермні, вони пристосовані до життя в таких ділянках біосфери, де коливання температури відбуваються лише у вузьких межах. Вихід за ці межі для них згубний. Наприклад, *коралові політи* живуть лише в діапазоні температур води від +20,5 до +30°C, тобто у тропічному поясі океану. *Голотурія* *Elpidia glacialis* мешкає при температурі води від 0 до +1°C і не витримує відхилення від цього режиму ні на один градус.

Інший шлях адаптації пойкилотермних видів – **розвиток пристосувань клітин і тканин до широкого коливання температур**. Цей шлях пов'язаний з періодичним гальмуванням обміну речовин і переходом організмів в латентний стан, особливо тоді, коли температура середовища сильно відхиляється від оптимуму.

**Ефективні температури розвитку пойкилотермних організмів.** Залежність темпів росту і розвитку від зовнішніх температур дає можливість розрахувати проходження життєвого циклу видів в конкретних умовах. Після холодого пригнічення нормальний обмін речовин особин відновлюється для кожного виду за певної температури, яка називається **температурним порогом розвитку, або біологічним нулем розвитку**. Чим більше температура середовища перевищує порогову, тим інтенсивніше протікає розвиток і, отже, тим швидше завершується проходження окремих стадій і всього життєвого циклу організму (онтогенезу).

Для здійснення генетичної програми розвитку пойкилотермним організмам необхідно отримати ззовні певну кількість тепла. Це тепло і вимірюється сумою ефективних температур. Під **ефективною температурою розуміють різницю між температурою середовища і температурним порогом розвитку організмів**. Для кожного виду вона має верхні межі, оскільки дуже високі температури вже не стимулюють, а гальмують розвиток.

І поріг розвитку, і сума ефективних температур для кожного виду свої і залежать від історичної пристосованості до умов життя.

Суму ефективних температур розраховують за формулою

$$X = (T - C) \cdot t$$

де  $X$  – сума ефективних температур;  $T$  – температура навколишнього середовища,  $C$  – температура порогу розвитку і  $t$  – число годин або днів з температурою, що перевищує поріг розвитку.

Знаючи середній хід температур в будь-якому районі, можна розрахувати появу певної фази або число можливих генерацій виду, що цікавить нас. Так, в кліматичних умовах Північної України може відродитися лише одна генерація метелика *яблуневої плодожерки*, а на півдні України – до трьох, що необхідно враховувати під час розроблення заходів захисту садів від шкідників. Саме сума ефективних температур,

яку потрібно набрати для завершення життєвого циклу, часто обмежує географічне поширення видів.

Розрахунки ефективних температур необхідні в практиці сільсько-го і лісового господарства, при боротьбі з шкідниками, інтродукції нового виду тощо. Вони дають першу, наближену основу для складання прогнозів. Проте на поширення і розвиток організмів, крім температури, впливає безліч інших чинників.

**Температурна компенсація.** Ряд пойкилотермних видів, що мешкають в умовах змінних температур, мають здатність підтримувати більш менш постійний рівень обміну речовин у досить широких межах зміни температури тіла. Це явище називається **температурною компенсацією** і відбувається в основному за рахунок біохімічних адаптацій. Наприклад, у моллюсків, які трапляються на узбережжі Баренцова моря, *червоні літторини* (*Littorina littorea*) і *двостулкових мідій* (*Mytilus edulis*), інтенсивність обміну речовин майже не залежить від температури в тих межах, з якими моллюски стикаються щодня під час припливів і відпливів. У весняно-літній період цей діапазон сягає більше +20°C (від +6 до +30°C). В холодній воді їх метаболізм такий же інтенсивний, як і в теплом повітрі. Це забезпечується дією ферментів, які при пониженні температури змінюють свою конфігурацію таким чином, що зростає їх спорідненість до субстрату і реакції протікають активніше.

Інші способи температурної компенсації пов'язані із заміною ферментів, що діють, на подібні за функцією, але які працюють при іншій температурі (ізоферментами). Такі адаптації вимагають часу, оскільки відбувається інактивація одних генів і включення інших з подальшими процесами побудови білків. Подібна **аклімація** (зміщення температурного оптимуму) лежить в основі сезонних перебудов, а також виявляється у представників широко поширених видів у різних за кліматом частинах ареалу. Наприклад, у одного з видів *бичків* з Атлантичного океану в низьких широтах Q10 має невисоке значення, а в холодних північних водах зростає при низьких температурах і знижується при середніх. Результатом цих компенсацій є те, що тварини можуть підтримувати відносно постійність активності, оскільки навіть незначне підвищення температури у критичних точках підсилює обмінні процеси.

Ряд пойкилотермних організмів має здатність до часткової регуля-

ції теплообміну, тобто певними способами збільшувати надходження тепла до організму або віддавати його надлишок.

**Можливості регуляції температури тіла у пойкилотермних тварин.** Найважливіша особливість тварин – їх рухливість, здатність переміщуватися в просторі, створює принципово нові адаптивні можливості, зокрема й в терморегуляції. Тварини активно вибирають місце життя із сприятливішими для них умовами.

На відміну від рослин, тварини, що мають мускулатуру, продукують значно більше власного, внутрішнього тепла. Під час скорочення м'язів вивільняється значно більше теплової енергії, ніж при функціонуванні будь-яких інших органів і тканин, оскільки ККД використання хімічної енергії для здійснення м'язової роботи відносно низький. Чим потужніше і активніше мускулатура, тим більше тепла може генерувати тварина.

Пойкілотермні тварини залишаються ектотермними, оскільки загальний рівень їх метаболізму не настільки високий, щоб внутрішнього тепла було достатньо для обігріву тіла. Проте деякі з пойкилотермних тварин в стані активності здатні підтримувати температуру тіла вищу, ніж у навколишньому середовищі. Наприклад, *метелики-бражники* (Sphingidae), що ведуть нічний спосіб життя, літають і живляться на квітках навіть при  $+10^{\circ}\text{C}$ . Під час польоту температура їх грудного відділу підтримується на рівні  $+40\text{--}41^{\circ}\text{C}$ . Інші комахи можуть літати в холодному повітрі, заздалегідь розігріваючи свої літальні м'язи для зльоту, наприклад: *сарана*, *джмелі*, *оси*, *бджоли*, *великі нічні совки*. *Джмелі* збирають нектар навіть при  $+5^{\circ}\text{C}$ , маючи температуру тіла  $+36\text{--}38^{\circ}\text{C}$ . При припиненні активності комахи швидко вистигають. Генерувати тепло для обігріву можуть в деяких випадках і рептилії. Самка *пітона*, що обвиває своїм тілом кладку, скорочуючи мускулатуру здатна підвищувати температуру на  $+5\text{--}6^{\circ}\text{C}$  у діапазоні зовнішніх температур від  $+25$  до  $+33^{\circ}\text{C}$ . У прохолоднішому повітрі змія стає млявою і неактивною.

Основні способи регуляції температури тіла у пойкилотермних тварин – поведінкові: зміна пози, активний пошук сприятливих місць, ціла низка спеціалізованих форм поведінки, спрямована на створення мікроклімату (риття нір, спорудження гнізд, тощо).

Зміною пози тварина може підсилити або послабити нагрівання за рахунок сонячної радіації. Наприклад, *пустельна сарана* в прохолодні ра-

нішні години підставляє сонячним променям широку бічну поверхню тіла, а опівдні – вузьку спинну. *Ящірки*, навіть високо в горах, в період нормальної активності можуть підтримувати температуру тіла, завдяки нагріванню прямими сонячними променями, а також використовуючи тепло нагрітих скель і каміння. У сильну спеку тварини ховаються в тінь, у нори, щілини. В пустелях вдень, наприклад, деякі види *ящірок* і *змій* піднімаються на куці або зариваються в менш нагріті глибші шари піску, уникаючи контактів з розпеченою поверхнею ґрунту. *Ящірки* за необхідності стрімкого перебігають по гарячій поверхні піску тільки на задніх ногах, зменшуючи тим самим контакт з ґрунтом. До зими багато тварин шукають притулки, де хід температур більш згладжений в порівнянні з відкритими місцями. Ще складніші форми поведінки суспільних комах: *бджіл*, *мурашок*, *термітів*, які будують гнізда з добре регульованою усередині них температурою, майже постійною в період їх активності.

У ряду пойкилотермних тварин ефективно діє і механізм **випаровувальної терморегуляції**. За рахунок цього *жаби* за годину при  $+20^{\circ}\text{C}$  витрачають на суходолі близько 7770 Дж, що у 300 разів більше за їх власну теплопродукцію. Багато рептилій при наближенні температури до верхньої критичної починають важко дихати або тримати рот відкритим, підсилюючи віддачу води зі слизистих оболонок. *Бджоли*, що літають в спеку, уникають перегріву, виділяючи з рота краплю рідини, випаровування якої видаляє надлишок тепла (Рис. 5.1).



Рис. 5. 1. Випаровувальна терморегуляція у тварин (Н.М. Чернова, О.М. Білова, 2001)

- 1 – випаровування зі слизових оболонок (ящірка);
- 2 – натирання слиною (антилоповий ховрах);
- 3 – випаровування за рахунок частого дихання (собака)

Проте, не зважаючи на ряд можливостей фізичної і поведінкової терморегуляції, пойкилотермні тварини можуть здійснювати її лише у вузькому діапазоні температур. Внаслідок загального низького рівня метаболізму вони не можуть забезпечити постійність теплового балансу і достатньо активні тільки у вузькому діапазоні верхніх температурних меж існування. Мешкання в умовах постійно низьких температур для холоднокровних тварин утруднене.

### Температурні адаптації гомойотермних організмів

Гомойотермія – принципово інший шлях температурних адаптацій, що виник на основі різкого підвищення рівня окислювальних процесів у птахів та ссавців у результаті еволюційного вдосконалення кровоносної, дихальної та інших систем органів.

Основні відмінності гомойотермних тварин від пойкилотермних:

- 1) потужний потік внутрішнього, ендогенного тепла;
- 2) розвиток цілісної системи ефективно працюючих терморегуляторних механізмів;
- 3) постійне протікання всіх фізіологічних процесів в оптимальному температурному режимі.

Гомойотермні тварини зберігають постійний тепловий баланс між теплопродукцією і тепловіддачею і, відповідно, підтримують постійну високу температуру тіла. Організм теплокровної тварини не може бути тимчасово "зупинений" так, як це відбувається при гіпобіозі або криптобіозі у пойкилотермних.

Гомойотермні тварини завжди забезпечують певний мінімум теплопродукції, що дає можливість роботи кровоносної системи, органів дихання, виділення і інших, навіть у стані спокою. Цей мінімум отримав назву **базального метаболізму**. Перехід до активності підсилює вироблення тепла і відповідно вимагає посилення тепловіддачі.

Теплокровним властива **хімічна терморегуляція** – рефлекторне збільшення теплопродукції у відповідь на зниження температури середовища. Хімічна терморегуляція повністю відсутня у пойкилотермних, у яких, у разі виділення додаткового тепла, воно генерується за рахунок безпосередньої рухової активності тварин.



При дії холоду в організмі теплокровних тварин окислювальні процеси не слабшають, а посилюються, особливо в скелетних м'язах. У багатьох тварин спочатку спостерігається м'язове тремтіння – неузгоджене скорочення м'язів, що приводить до виділення теплової енергії. Крім того, клітини м'язової і багатьох інших тканин виділяють тепло і без здійснення робочих функцій, переходячи до стану особливого тону-су терморегуляції. При подальшому зниженні температури середовища тепловий ефект тону-су терморегуляції зростає.

Під час продукування додаткового тепла суттєво посилюється обмін ліпідів, оскільки нейтральні жири містять основний запас хімічної енергії. Внаслідок цього жирові запаси тварин забезпечують кращу терморегуляцію. Савці мають навіть спеціалізовану буру жирову тканину, під час окислення якої вся хімічна енергія, що вивільняється, розсіюється у вигляді тепла, тобто йде на обігрів організму. Бура жирова тканина найбільш розвинена у тварин – мешканців холодного клімату.

Підтримання температури тіла за рахунок зростання теплопродукції вимагає значних витрат енергії, тому тварини при посиленні хімічної терморегуляції або мають потребу у великій кількості їжі, або витрачають багато жирових запасів, накопичених раніше. Наприклад, *бурозубка-кріхітка* (*Sorex minutissimus*) має виключно високий рівень метаболізму. У тварини чергуються дуже короткі періоди сну і активності, вона діяльна в будь-яку годину доби і за добу з'їдає корму в 4 рази більше маси власного тіла. Так само і птахам, що залишаються на зиму в помірних широтах, потрібно багато корму – їм страшні не стільки морози, скільки нестача кормів. Зокрема, при гарному врожаї насіння ялини і сосни *шишкарі* взимку навіть виводять пташенят.

Посилення хімічної терморегуляції, таким чином, має свої межі, обумовлені можливістю добування їжі. При нестачі корму взимку такий шлях терморегуляції екологічно не вигідний.

В межах відповідного діапазону зовнішніх температур гоміотермні тварини підтримують температуру тіла, не витрачаючи на це додаткової енергії, а використовуючи ефективні механізми **фізичної терморегуляції**, що дозволяє краще зберігати або відводити тепло базального метаболізму. Цей діапазон температур, в межах якого тварини відчувають себе найкомфортніше, називається **термонейтральною зоною**. За

нижнім порогом цієї зони починається хімічна терморегуляція, за верхнім – витрати енергії на випаровування.

Фізична терморегуляція екологічно вигідна, оскільки адаптація до холоду здійснюється не за рахунок додаткового вироблення тепла, а за рахунок збереження його в тілі тварини. Крім того, цей вид терморегуляції дає можливість захисту від перегріву шляхом посилення тепловіддачі до зовнішнього середовища.

Способи фізичної терморегуляції чисельні. У філогенетичному ряду ссавців – від комахоїдних до рукокрилих, гризунів і хижаків механізми фізичної терморегуляції стають все більш досконалими і різноманітними. До них слід віднести рефлекторне звуження і розширення кровоносних судин шкіри, що міняє її теплопровідність, зміну теплоізолюючих властивостей хутра і пір'яного покриву, протиточний теплообмін шляхом контакту судин при кровопостачанні окремих органів, регуляцію випаровувальної тепловіддачі.

Густе хутро ссавців, пір'яний і особливо пуховий покрив птахів дозволяють зберігати навколо тіла прошарок повітря з температурою, близькою до температури тіла тварини, і, тим самим, зменшувати випромінювання тепла у зовнішнє середовище. Тепле зимове хутро ссавців Заполяр'я дозволяє їм в холоди обходитися без істотного підвищення обміну речовин і знижує потребу в їжі. Наприклад, *песці* на узбережжі Північного Льодовитого океану взимку споживають їжі навіть менше, ніж влітку.

У морських ссавців – *ластоногих* і *китів* – шар підшкірної жирової клітковини розподілений по всьому тілу. Товщина підшкірного жиру у особин окремих видів *тюленів* сягає 7–9 см, а загальна його маса становить до 40–50 % від маси тіла. Теплоізолюючий ефект такої "жирової панчохи" настільки високий, що під *тюленьми*, які годинами лежать на снігу, сніг не тане, хоча внутрішня температура тіла тварини підтримується на рівні +38°C.

Важливе значення для підтримання температурного балансу має відношення поверхні тіла до його об'єму, оскільки відомо, що масштаби продукування тепла залежать від маси тварини, а теплообмін відбувається через її покриви.

Зв'язок розмірів і пропорцій тіла тварин з кліматичними умовами

їх проживання був виявлений ще в XIX ст. Згідно з правилом Бергмана (1848), якщо два близькі види теплокровних тварин відрізняються розмірами, то більший мешкає в холоднішому, а дрібніший – в теплом кліматі. Бергман підкреслював, що ця закономірність виявляється лише в тому випадку, якщо види не відрізняються іншими пристосуваннями до терморегуляції.

Д. Аллен у 1877 р. помітив, що у багатьох ссавців і птахів північної півкулі відносні розміри кінцівок та інших виступаючих частин тіла (хвостів, вух, дзьобів) збільшуються з поширенням на південь. Ця закономірність отримала назву правило Аллена. Значення окремих ділянок тіла в терморегуляції далеко не рівноцінне. Виступаючі частини тіла мають велику відносну поверхню, яка вигідна в умовах спекотного клімату. У ряду ссавців, наприклад, значення для підтримки теплового балансу мають вуха, які насичені великою кількістю кровоносних судин. Величезні вуха *африканського слона*, маленької *пустельної лисички-фенека*, *американського зайця* перетворилися на спеціалізовані органи терморегуляції (Рис. 5.2).



Рис. 5. 2. Вуха африканського довговухого тушканчика як орган терморегуляції (В.Є. Соколов та ін., 1977).

Під час адаптації тварин до холоду проявляється **закон економії поверхні**, який гласить, що компактна форма тіла з мінімальним відношенням площі до об'єму є найбільш вигідна для збереження тепла.

Ефективним механізмом віддачі тепла служить випаровування води завдяки потовиділенню або через вологі слизисті оболонки порожнини рота і верхніх дихальних шляхів. У собаки, для якого дихання – єдиний спосіб випаровувальної терморегуляції, частота дихання може сягати 300–400 вдихів за хвилину. Регуляція температури через випаровування вимагає витрати організмом води і тому можлива не у всіх умовах існування.

**Поведінкові способи регуляції** теплообміну для теплокровних тварин не менш важливі, ніж для пойкилотермних, і також надзвичайно різноманітні – від зміни пози і пошуків сховків до спорудження складних нір, гнізд, здійснення ближніх і дальніх міграцій.

У норах риучих тварин хід температур згладжений тим сильніше, чим більша глибина нори. У середніх широтах на глибині 150 см від поверхні ґрунту сезонні коливання температури майже не спостерігаються.

У ряді випадків гомойотермні тварини використовують в цілях терморегуляції групову поведінку. Наприклад, деякі *пингвіни* в лютий мороз і бурани збиваються в щільну купу, так звану "черепашу". Особи, що опинилися скраю, через деякий час пробиваються всередину, і "черепаша" поволі кружляє і переміщується. Всередині такого скупчення температура підтримується біля +37°C навіть у найлютіші морози. Мешканці пустель – *верблюди* – в спеку також збиваються разом, притискаючись один до одного боками, але цим досягається протилежний ефект – запобігання сильному нагріванню усієї поверхні тіла сонячними променями. Температура в центрі скупчення тварин дорівнює температурі їх тіла – +39°C, тоді як шерсть на спині і боків крайніх тварин нагрівається до +70°C.

Поєднання ефективних способів хімічної, фізичної і поведінкової терморегуляції при загальному високому рівні окислювальних процесів в організмі дозволяє гомойотермним тваринам підтримувати свій тепловий баланс на тлі широких коливань зовнішньої температури.

## Екологічні вигоди пойкилотермії і гомойотермії

Пойкілотермія і гомойотермія – це, по суті справи, дві альтернативні стратегії виживання організмів в умовах температур, що коливаються. Кожна з них має свої переваги і недоліки.

**Пойкілотермія** – це підпорядкування організмів перебігу зовнішніх температур. Виробляючи порівняно мало ендогенного тепла і маючи лише окремі терморегуляторні реакції, пойкилотермні організми не можуть забезпечити сталості теплообміну, тому при коливаннях температури середовища їх активність переривчаста. Перехід особин до неактивного стану пов'язаний з розвитком механізмів толерантності їх до змін температури тіла.

**Гомойотермія** – це стратегія протистояння впливу чинників середовища. Організм гомойотермної тварини завжди функціонує тільки у вузьких температурних межах. За цими межами життя для них неможливе, оскільки вони втратили здатність витримувати значні коливання температури тіла. Проте, відрізняючись високою інтенсивністю окислювальних процесів в організмі і маючи потужний комплекс терморегуляторних засобів, гомойотермні тварини можуть підтримувати для себе постійний температурний оптимум навіть при значних відхиленнях зовнішніх температур, що дозволяє їм освоювати різні середовища існування.

## Поєднання елементів різних стратегій

Ряд тварин здатні поєднувати переваги обох стратегій теплообміну. У деяких видів гомойотермних, що освоюють екстремальні умови, а особини перебувають на межі можливого підтримання теплового балансу тіла, появляються елементи пойкилотермії, які дозволяють їм економити енергію.

У верблюдів в спекотній літній час денні коливання температури тіла сягають  $+6-7^{\circ}\text{C}$ . Вранці тварини мають температуру  $+34-35^{\circ}\text{C}$ , вдень поступово нагріваються під пекучими променями сонця, тобто поводяться як пойкилотермні організми. Випаровувальна терморегуляція через потові залози і слизові оболонки починається у верблюда лише за температури тіла  $+40,7^{\circ}\text{C}$ , що близько до межі теплової витривалості.

Увечері, коли температура повітря падає нижче за цю величину, верблюд звільняється від надмірного тепла, що накопичилося, шляхом прямого випромінювання. Ці адаптації дозволяють тварині економити до 5 л води, яка була би потрібна їй для підтримки середньої температури тіла в межах +37–38°C.

**Гетеротермність** – особлива адаптивна стратегія серед птахів і ссавців, при якій закономірно поєднується використання вигод як постійності температури тіла, так і її зміни. Основні форми прояву гетеротермності – здатність впадати в сплячку або **торпідний стан** (заціпеніння).

Зимівля характерна для низки ссавців, поширена у *однопрохідних, комахоїдних, гризунів і рукокрилих*. Впадаючи в сплячку, тварини припиняють підтримання високої температури тіла, знижуючи її всього до декількох градусів вище нуля. Тварини проводять в сплячці, часто довгі місяці, іноді до половини року, поступово витрачаючи накопичені резерви (таблиця 5.1). Зимовий сон ведмедів, до речі, не називають сплячкою, оскільки температура цих звірів знижується всього на 3–6°C, а зниження рівня метаболізму незначне.

Торпідний стан, або заціпеніння, супроводжує зимівлю тварин, але виникає і в інших умовах як самостійна адаптація. Низка дрібних видів птахів і ссавців знижують рівень обміну і температуру тіла при несприятливих погодних змінах або регулярно в добових циклах. У *колібрі*, наприклад, з настанням ночі температура тіла знижується з +36–40°C до +18°C, птахи сідають на вітки і ціпеніють. *Кажани*, навпаки, активні в смерковий і нічний час і впадають в торпідний стан вдень. Перехід до заціпеніння стимулюється також і нестачею корму. За одних і тих же температурних умов забезпечені кормом тварини можуть продовжувати активний спосіб життя і генерувати тепло на терморегуляцію, а при браку їжі впадають у стан заціпеніння.

Між короткочасним заціпенінням гетеротермних тварин і тривалою зимівлею існує низка переходів. У пустелях ряд дрібних ссавців (*мишоподібні гризуни, вовчки, деякі ховрахи, комахоїдні тенреки* і ін.) впадають не тільки в зимову, але і в літню сплячку, яка називається **естивацією** (від лат. *aestes*– літо). Температура їх тіла падає при цьому не так значно – до +25–27°C, але відповідне зниження рівня метаболізму дозволяє економити не тільки енергію, але й воду.

Таблиця 5.1. Кратність зниження рівня метаболізму під час сплячки ( $M_c$ ) порівняно з активним станом ( $M_a$ ) у гризунів (І.О. Шилов, 1998)

Види	Маса тіла, г	$M_c/M_a$
Сурок альпійський <i>Marmota marmota</i>	2007	21.5
Їжак європейський <i>Erinaceus europaeus</i>	642	46.6
Ховрах європейський <i>Citellus citellus</i>	227	53.0
Вовчок <i>Gllis glis</i>	129	72.6
Соня садова <i>Eliomys quercinus</i>	63	56.6
Соня ліщинова <i>Muscardinus avellanarius</i>	19	76.6

Таким чином, широке поширення гетеротермності дозволяє вважати фундаментальним значення цього явища для виживання тварин в несприятливих умовах.

### Сонячна радіація

Всім живим організмам для здійснення процесів життєдіяльності необхідна енергія, що надходить ззовні. Основним джерелом її є сонячна радіація, на яку доводиться близько 99,9 % у загальному балансі енергії Землі.

Якщо вважати сонячну енергію, що досягає Землі, за 100%, то приблизно 19% її поглинається під час проходження через атмосферу, 34% відбивається назад у космічний простір і 47% досягає земної поверхні у вигляді прямої і розсіяної радіації. Пряма сонячна радіація – це континуум електромагнітного випромінювання з довжинами хвиль від 0,1 до 30000 нм. На ультрафіолетову частину спектру припадає від 1 до 5%, на видиму – від 16 до 45% і на інфрачервону – від 49 до 84%.

Розподіл сонячної енергії за спектром істотно залежить від маси атмосфери і змінюється залежно від висоти стояння Сонця. Кількість розсіяної радіації (відбиті промені) зростає зі зменшенням висоти стояння Сонця і збільшенням каламутності атмосфери. Спектральний склад сонячної радіації безхмарного неба характеризується максимумом енергії в діапазоні 400–480 нм.

## Світло як умова орієнтації тварин

Для тварин сонячне світло не є таким вкрай необхідним чинником, як для зелених рослин, оскільки всі гетеротрофи існують за рахунок енергії, накопиченої рослинами. Проте, й у житті тварин світлова частина спектру сонячного випромінювання відіграє важливу роль. Різні види тварин мають потребу в світлі певного спектрального складу, інтенсивності і тривалості освітлення. Відхилення від норми пригнічують їх життєдіяльність і, навіть, призводять до загибелі. Розрізняють види світлолюбні (**фотофіли**) і тіньюлюбиві (**фотофоби**); **сверіфотні**, що витримують широкий діапазон освітленості, і **стенофотні**, витримуючі обмежені умови освітленості.

Світло для тварин – необхідна умова бачення, зорової орієнтації в просторі. Розсіяні, відбиті від навколишніх предметів промені, сприйняті органами зору тварин, дають їм значну частину інформації щодо зовнішнього світу. Повнота зорового сприйняття навколишнього середовища залежить у тварин в першу чергу від ступеня еволюційного розвитку. Примітивні вічка багатьох безхребетних – це просто світлочутливі клітини, оточені пігментом, а у одноклітинних – світлочутлива ділянка цитоплазми. Органи зору з окремих вічок не дають зображення предметів, а сприймають лише коливання освітленості, чергування світла і тіні, що свідчать про зміни в навколишньому середовищі. Павуки, наприклад, можуть розрізняти контури рухомих предметів на відстані 1–2 см.

Образне бачення можливе лише при достатньо складній будові ока. Найбільш досконалі органи зору – очі хребетних, головоногих молюсків і комах. Вони дозволяють сприймати форму і розміри предметів, їх колір, визначати відстань до них.

Здатність до об'ємного бачення залежить від кута розташування очей і від ступеня перекривання їх полів зору. Об'ємний зір, наприклад, характерний для людини, *приматів*, ряду птахів – *сов*, *соколів*, *орлів*, *грифів*. Тварини, у яких очі розташовані з боків голови, мають монокулярний, площинний зір. Гранична чутливість високорозвиненого ока величезна. Звикла до темноти людина може розрізнити світло, інтенсивність якого визначається енергією всього п'яти квантів, що близько до фізично можливої межі зорового аналізатора.



Поняття видимого світла певною мірою умовне, оскільки окремі види тварин сильно різняться за здатністю сприймати різні частини сонячного спектру. Деякі тварини, наприклад гримучі змії, бачать інфрачервону частину спектру і ловлять здобич в темряві, орієнтуючись за допомогою спеціальних органів. Для бджіл видима частина спектру зміщена до короткохвильової області. Вони сприймають як колір значну частину ультрафіолетових променів, але не розрізняють червону частину спектру.

Здатність до розрізнення кольорів значною мірою залежить і від того, при якому спектральному складі випромінювання існують або активні особини виду. Більшість ссавців, що походять від предків із смерковою і нічною активністю, погано розрізняють кольори і бачать все в чорно-білому зображенні (*собачі, котячі, хом'яки* та ін.). Такий же зір характерний для нічних птахів (*сови, дрімлюги*). Денні птахи мають добре розвинений кольоровий зір.

Життя при смерковому освітленні часто призводить до гіпертрофії очей. Величезні очі, здатні уловлювати незначні долі світла, властиві лемурам лорі, довгоп'ятам, совам та іншим тваринам, що ведуть нічний спосіб життя.

Проживання в умовах повної темряви, як правило, пов'язане з редуцією органів зору. Це, зокрема, властиве видам, особини які мешкають в печерах, а також багатьом ґрунтовим тваринам. Втім, у останніх світлочутливі органи, хоча і в редукованому вигляді, все ж таки зберігаються і використовуються для отримання інформації про вихід на освітлену поверхню.

В океані інтенсивність освітлення знижується з глибиною; паралельно змінюється і його спектральний склад: найглибше проникає його короткохвильова частина — сині і блакитні промені. Освітленість на мілководді мало відрізняється від суходолу, і риби, що мешкають тут, мають у сітківці значний відсоток рецепторів (колбочок), чутливих до червоного кольору. У риб, що мешкають у зеленій воді прибережної зони, таких колбочок немає; відсутні у них і чутливі до помаранчевого кольору клітини сітківки.

Серед глибоководних риб більшість мають в сітківці лише один тип паличок, чутливих до синього кольору. Відомо, що на глибині 800—950 м інтенсивність світла складає близько 1% полудневого освітлення

на поверхні. Цього ще достатньо для світлосприйняття: поріг зорової чутливості деяких організмів наближається до  $10^{-10}$  полудневого освітлення. Подальше збільшення глибини пов'язане у одних видів з редукцією органів зору, а у інших — з розвитком гіпертрофованих очей, здатних сприймати дуже слабке світло. Це в значній мірі визначається наявністю на великих глибинах організмів, що світяться. Деякі з них здатні створювати освітлення порядку  $10^{-2}$  мкВт/см<sup>2</sup>, що близько до порогу світлової чутливості тварин. Таке світіння з довжиною хвилі 400—500 нм характерне для блакитного діапазону і "відповідає налаштуванню" органів зору глибоководних тварин. Біологічне світіння використовують і риби, утворюючи симбіотичні зв'язки з мікроорганізмами, що світяться, і формуючи спеціальні органи, світло яких використовується для того, щоби підманювати здобич, для взаємного розпізнання, розпізнавання статей, тощо (Рис. 5.3).

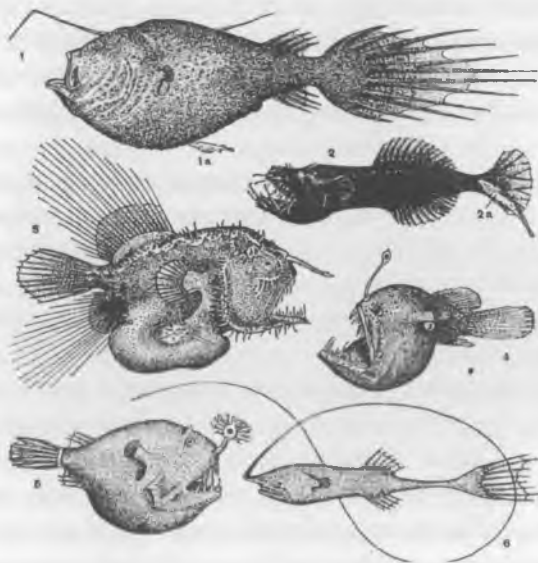


Рис. 5.3. Глибоководні вудильники (Г.В. Нікольський, 1974)  
 1 – самка церації *Ceratias holboelli* з прикріпленим самцем (1а); 2 – неоцерація *Neoceratias spinifer* з прикріпленим самцем (2а); 3 – каулофрина *Caulophryne jordani*; 4 – меланоцет *Melanocetus apogon*; 5 – борофрина *Borophryne apogon*; 6 – гігантактис *Gigantactis macronema*.

## Світло і біологічні ритми

Специфічне значення світлового чинника полягає в тому, що закономірна динаміка умов освітлення відіграє важливу роль у регуляції періодичних явищ в житті представників органічного світу. З самого виникнення життя на нашій планеті воно розвивалося в умовах ритмічно мінливого середовища. Закономірна зміна дня і ночі, сезонні зміни комплексу чинників, що регулярно повторюються, — все це вимагало пристосування живих організмів. Найкардинальніша форма такого пристосування виражається в еволюційному становленні співмірності і узгодження ритмів біологічної активності різних живих форм з масштабами добової і сезонної цикліки комплексу умов середовища. Адаптивний сенс цього явища полягає в тому, що на його основі з'явилася можливість поєднати різні форми життєдіяльності організму з найбільш сприятливим періодом зовнішніх умов. Аналогічним чином в еволюції низки видів формувалися ритми з іншою періодичністю — наприклад, місячною або припливно-відпливною активністю.

Ритмічність загальних проявів життєдіяльності і окремих її форм властива всім живим істотам. У її основі лежить специфіка біохімічних і фізіологічних реакцій, що мають ритмічний характер. Тривалість ритмів окремих процесів, що відбуваються на суборганізменному рівні, дуже різна – від долей секунди (наприклад, активність нейрона) до декількох годин (секреторна діяльність залоз) і, навіть, більше. Функціонування цілого організму базується на інтеграції окремих суборганізменних ритмів і узгодженні їх з умовами середовища, що змінюються в часі.

"Подвійний" характер походження адаптивних циклів (хіміко-біологічна природа первинних ритмів і залежність їх від періодичних змін умов середовища) виразно проявляються у фізіологічних механізмах, які регулюють добову і сезонну періодичність життєдіяльності організмів. За сучасними уявленнями **в основі періодичних процесів лежить внутрішня (ендогенна) програма, на яку впливає складний комплекс зовнішніх умов.** Одні з цих умов прямо модифікують ендогенну програму відповідно до конкретної екологічної ситуації, інші виступають як "датчики часу", сприяючи синхронізації ендогенних циклів із закономірною (добовою, сезонною) зміною зовнішніх умов. В якості

таких датчиків часу може виступати безліч мінливих факторів середовища. Але в еволюції більшості груп живих організмів основне синхронізуюче значення закріпилося за закономірними змінами світлового режиму — **фотоперіодичною регуляцією**.

Світло є первинно-періодичним чинником. Закономірна зміна дня і ночі, як і сезонні зміни тривалості світлої частини доби, відбуваються з чіткою ритмічністю, яка визначається астрономічними процесами і на прояви якої не можуть вплинути умови і процеси, що відбуваються на Землі. Тому **фотоперіод** найбільш стійкий в своїй динаміці, автономний і не схильний до інших впливів.

**Фотоперіодом** називають співвідношення світлої і темної частини доби. У більш спеціальному сенсі цей термін використовують для позначення довжини дня ("короткий" або "довгий" фотоперіод). Тільки на екваторі, де тривалість дня і ночі не змінюється залежно від сезону, і в деяких особливих умовах (глибини морів, печери, безперервний полярний день) провідного значення в регуляції біологічних ритмів набувають інші чинники.

**Добові ритми.** Добова періодичність властива більшості тварин. Є форми з денною або нічною активністю, у деяких видів піки активності виявляються спонтанно, незалежно від часу доби, деяким тваринам властивий прояв активності в смерковий час. Час початку або закінчення неспання (або, навпаки, сну) у тварин видоспецифічний і відрізняється суттєвою сталістю за відношенням до добової зміни освітленості.

З еволюційної точки зору формування у особин видового стереотипу активності — складний процес, що відображує їхнє пристосування до багатьох чинників середовища. При цьому для різних тварин умови освітлення далеко не завжди мали пряме відношення до цього процесу. Лише у форм з провідним значенням зорової рецепції (наприклад, птахи) денний тип активності прямо пов'язаний зі світлом як чинником бачення. Але, навіть, і в цьому випадку такі умови, як харчова конкуренція або спеціалізація в живленні, призводили до виникнення окресмих форм нічної активності.

**Загальний характер активності тварин в більшості випадків визначається такими умовами, як тип живлення, взаємини з хижаками і конкурентами, добові зміни комплексу абіотичних чинників.**

Так, добова активність пойкилотермних тварин багато в чому визначається режимом температури середовища, хоча для амфібій характерним чинником добової активності є поєднання температури і вологості. Серед гризунів види, що поїдають грубі, багаті клітковиною корми, відрізняються, переважно, цілодобовою активністю. Насіннеїдні ж форми, які споживають більш концентрований корм, мають можливість приурочити час його здобування і до нічного періоду, коли слабкішає прес хижаків. Експериментально встановлено, що смерково-нічний тип активності *кунцевої акули Mustelus canis* прямо пов'язаний з аналогічним типом активності її головної їжі — ракоподібних.

Циклічні зміни загального рівня життєдіяльності протягом доби пов'язані з відповідними ритмами фізіологічних процесів. Активний період характеризується суттєвими енерговитратами і відповідно підвищеною активністю комплексу фізіологічних реакцій. Разом з тим, добові коливання метаболізму не є лише прямим наслідком підвищення загальної активності — існують і закономірні добові зміни рівня обміну спокоєм. **Режим освітлення виступає в ролі сигнального чинника, який визначає час початку і закінчення активності.**

У денних тварин ранішнє наростання освітленості після досягнення певного порогу стимулює початок активної діяльності. Для птахів відомий орнітолог О.М. Промптов назвав цю порогову освітленість **яскравістю пробудження**, і встановив конкретні її величини для ряду видів. Увечері, в міру зниження освітленості, реакція на її величину відбувається приблизно у зворотному порядку. У нічних видів початок активності корелює з певним ступенем зниження освітленості, а ранішнє підвищення її визначає закінчення активного періоду. Так, спостереження за *малими підковоносими* показали, що в липні тварини вилітали на полювання за освітленості 20—150 лк, приблизно через 30—40 хв. після заходу Сонця. При цьому відмічено, що в субальпійському поясі вони вилітають дещо пізніше — скоріш за все, у зв'язку з більшою освітленістю відкритих гірських ландшафтів.

У *летяг (Pteromysvolans)* також виявлений тісний зв'язок між часом виходу з гнізда і заходом сонця. Початок їх активності стимулюється певним рівнем освітленості у короткому діапазоні сутінків. У *сунухи і вухатої сови (Rhinolophus hipposideros)* максимальна активність спосте-

рігається при освітленості, характерній для повного місяця (0,4 лк), а у *хатнього сича* — в години перед заходом сонця (150 лк).

У зв'язку з сезонними змінами тривалості дня у багатьох видів зміщується і час активності. У зимуючих в помірних широтах птахів, у зимовий час активність відносно часу сходу сонця починається раніше, ніж влітку. Скоріш за все, реакція птахів на освітленість ("**яскравість пробудження**") протягом року не залишається постійною. Біологічно це легко пояснити необхідністю компенсації високих енерговитрат в умовах короткого зимового дня.

Порогові величини освітленості визначають час початку і закінчення активності. Разом з тим, **впродовж активної частини доби інтенсивність діяльності тварин зазвичай має пульсуючий, фазовий характер**. Так, горобині птахи в період розмноження найбільш активні в ранішній час, вдень їх активність дещо знижується і знову підвищується увечері. Те ж саме характерне і для багатьох нічних видів - *сіра сова*, наприклад, найбільш активна на початку і наприкінці ночі (іноді виявляється третій пік, в середині ночі). Нерівномірний прояв активності пов'язаний з темпами накопичення і витрачання енергетичних ресурсів, пристосуванням до впливу несприятливих чинників (наприклад, перерва активності в спекотний час доби) і тому подібне.

**Циркадіанні (циркадні) ритми.** Сигнальна, синхронізуюча роль фотоперіоду виразно виявляється в умовах експерименту, коли на тлі незмінної освітленості (найчастіше — в темряві) у піддослідних організмів виявляється добовий ритм, властивий даному виду в природних умовах. Це явище було вперше виявлене і описане ще у XVIII ст. в дослідях з рослинами, які в нормі опускають або складають листя на ніч і розпрямляють вдень. Після переміщення у повну темряву ці рослини зберігали добовий ритм руху листя.

Таким чином, вже на початок позаминулого століття були показані два фундаментальних принципи сучасної концепції механізмів добової ритміки: **наявність ендогенної програми з періодом близько доби і можливість впливу умов освітлення (фотоперіоду) на реалізацію цієї програми.**

В середині минулого сторіччя ці принципи отримали підтвердження в численних експериментах з тваринами різних таксонів — від най-

простіших до птахів і ссавців. Показано, що в основі добових ритмів життєдіяльності лежать спадково закріплені ендogenousні цикли фізіологічних процесів з періодом, близьким до 24 год. Циклічні процеси такого роду отримали назву **циркадіанних (циркадних) ритмів**.

У найбільш "чистому" вигляді циркадні ритми виявляються лише при перебуванні тварин в сталих умовах, тобто без впливу чинників середовища. Встановлено, що ендogenousні ритми легко синхронізуються будь-якими зовнішніми датчиками часу (зміни освітленості, температури і т. п.).

**Характерна особливість циркадіанних ритмів — деяке неспівпадіння їх періоду з повною астрономічною добою.** Зокрема, досліди з птахами показали, що при перебуванні денних видів в темряві або в умовах дуже слабкого постійного освітлення добовий цикл активності і рівня метаболізму зберігається тривалий час, але період коливань дещо відрізняється від 24 год. В результаті цього активність поступово зміщується на інші, ніж в нормальних умовах, години доби. Аналогічні дані отримані і в дослідах з іншими тваринами.

Певний вплив на характер циркадіанних ритмів здійснюють різні умови освітлення. **Збільшення інтенсивності безперервного освітлення викликає у нічних видів зменшення загальної активності, деяке подовження циклу і скорочення його активної частини; при зменшенні освітленості спостерігаються зміщення протилежного характеру.** Денні тварини відповідно демонструють зворотні реакції. Ця закономірність отримала назву **правило Ашоффа** (Ю. Ашофф, 1964).

Вважають, що неспівпадіння циркадіанного ритму з тривалістю астрономічної доби відкриває можливість зміщення ритмів активності в порядку їх синхронізації з природною зміною умов в кожному конкретному районі в різні періоди року. На цій підставі зовнішні чинники, які виступають як датчики часу, часто називають **чинниками-синхронізаторами**.

Існує і інша точка зору, згідно з якою неспівпадіння ендogenousного ритму з астрономічною добою розглядають як артефакт, зумовлений неприродністю умов експерименту (темрява, незмінність впливаючих чинників тощо).

У дослідах з комахами було показано, що при вільному виборі сві-

тла і темряви тварини демонструють ритм, що дорівнює 24 год. Ці дані трактуються як повний збіг ендogenous ритму з астрономічною добою. Близькі дані отримані в дослідях з деякими птахами – тривалість добового циклу при вільному виборі світла і темряви складала 23,7 години, проте аналогічні досліді з *сірим вовчком* *Glis glis* виявили циркадіанний характер ритму, що перевищує 24 години. Неспівпадіння даних отриманих для природних умов і експериментальних указують на складний характер явища та поки що неповноту його вивчення.

На даний час більшість фахівців все ж підтримують концепцію про **циркадіанну природу добових ритмів** тварин. В основі цієї концепції лежить уявлення про ендogenous ритм фізіологічних процесів, який використовується для вимірювання часу.

Ендogenous ритм має дві фази тривалістю близько 12 год. кожна: світлова (світлолюбива) і темнова (темнолюбива). Впродовж цих фаз реакція організму на вплив світла полярно міняється. До такої періодики пристосований і рівень основного обміну, що свідчить про ендogenous характер циклів метаболізму і температури тіла. Широко відома чітка добова періодика мітотичної активності клітин, яка, як правило, знаходиться в протифазі з циклом загальної активності, що, можливо, відображає "раціональний" розподіл енерговитрат організму протягом доби. Так, експерименти з *мадрепоровими коралами* *Acropora acuminata* показали, що мічений вуглець включається в їх тканині тільки в денний час з максимумом в післяполудневі години. Інтенсивність видимої карбонізації максимальна опівдні і мінімальна опівночі. Досліді із *слимаками* *Laevicaulis alta* виявили чітку періодичність рівня фосфорилазної активності з максимумом в 00 год. і мінімумом о 12 год.

У птахів і ссавців відомі добові цикли ряду ендogenous залоз і ферментних систем. Наприклад, у лабораторних мишей за активністю ферментів орнітинового циклу встановлений чіткий добовий ритм азотистого метаболізму з максимумом о 21 год. і мінімумом о 9 год. Загалом у ссавців відомо не менше 50 органів, що мають власний ендogenous ритм функціонування.

Механізми циркадіанних ритмів і їх регуляція залишаються предметом інтенсивних досліджень. Природа "біологічного годинника", що лежить в основі ендogenous ритмів, вивчена ще недостатньо. Суттєва



автономність ритмів в окремих органах, тканинах і клітинах спонукає шукати ці механізми на субклітинному рівні. Ще наприкінці 40-х років минулого сторіччя професор Московського університету Д.А. Сабінін висловив припущення про зв'язок механізмів добової фізіологічної періодики із структурою генетичного апарату. Наприкінці 60-х років ця гіпотеза була відроджена у вигляді концепції **хронона**.

Згідно з цією концепцією, **матеріальним носієм відліку часу служить довга молекула ДНК, нитки якої розходяться, і на них будується інформаційна (матрична) РНК, яка досягає повної довжини одинарної нитки ДНК приблизно за 24 години.**

Останнім часом (починаючи з 70-х років) вважають, що молекулярний механізм циркадіанної ритмічності описується **трансляційно-мембранною моделлю, яка поєднує два етапи: трансляції специфічних білків на рибосомах і подальшого вбудовування цих білків у клітинні мембрани.**

Існує гіпотеза, що у функціонуванні біологічного годинника задіяні дві складові: гіпоталамус і хронон. Гіпоталамічна регуляція реалізується нейросекреторною системою і пов'язується з участю гуморальних механізмів. Показано, зокрема, що у ссавців циркадіанний ритм мітозів і вмісту еозинофілів в периферичній крові регулюються з участю надниркових залоз, а клітинні цикли – на основі моделі хронона.

**Циркануальні (циркани) ритми.** У більшості тварин різні фізіологічні і біологічні процеси **проявляються сезонно:** розмноження, линька, сплячка і діапауза, міграції тощо. Еволюційно сезонність цих явищ виникла як пристосування до циклічних змін кліматичних умов. **Закономірна повторюваність сезонних станів формується в результаті взаємодії вроджених ендогенних сезонних циклів з інформацією про стан зовнішніх умов.** Ці взаємодії синхронізують прояв ендогенної програми з періодами сприятливого для даної форми діяльності поєднання чинників середовища і забезпечують адаптацію організму до сезонного стану зовнішніх умов. Фізіологічні механізми формування і регуляції сезонних явищ найкращим чином вивчені у вищих тварин.

**Ендогенні біологічні цикли з річною періодичністю названі циркануальними (цирканими) ритмами.** Як і циркадні, вони ґрунтуються на системі вільного відліку часу за принципом біологічного го-

динника. У природних умовах ця система знаходиться під контролем зовнішніх чинників-синхронізаторів, серед яких у нетропічних тварин головна роль належить фотоперіоду.

Прояв циркануальних ритмів може бути достатньо складним, але у будь-якому випадку в них закладений механізм часової програми і контроль з боку природного режиму освітлення. Так, у *шовковичного черв'яка* *Bombux mori* з яець, які розвивалися при короткому весняному дні, відроджуються самки, що відкладають яйця, не впадаючи в діапаузу. Яйця, розвиток яких йшов в умовах тривалого літнього дня, дають самок, що відкладають яйця з діапаузою, забезпечуючи таким чином появу весняного покоління.

У штучних умовах, що повністю виключають дію зовнішніх датчиків часу, виявлено, що власний хід циркануального ритму найчастіше буває дещо менше астрономічного року. Так, дві *славки* — *садова* *Sylvia borin* і *чорноголовка* *S. atricapilla* — у віці 6 тижнів були поміщені в умови постійного фотоперіоду (10 год. світла і 14 год. темряви) і перебували в цих умовах відповідно 10 і 8 років. Періоди линьок у цих птахів регулярно повторювалися з періодичністю 9,4—9,7 міс. Аналогічні досліди з іншими птахами також дали подібні результати. У *ховрахів* *Citellus lateralis*, що протягом трьох років перебували в умовах постійного освітлення і стабільної температури, виявлені циркануальні ритми з періодом 344 доби; у них же виявлена циркануальна періодичність споживання їжі.

Для формування сезонних станів найбільше значення мають гонадотропні гормони (гонадотропіни), стимулюючі функції статевих залоз; тиреотропний гормон, контролюючий діяльність щитовидної залози, адренкортикотропний гормон (АКТГ), що активує продукцію гормонів в корі надниркових залоз і пролактін, що бере участь в прямій регуляції розмноження і (у птахів) міграцій.

Таким чином, **система гіпоталамус — гіпофіз визначає зв'язок фізіологічних сезонних процесів з контролюючою дією фотоперіоду.** Фотоперіодичний контроль нейросекреторної активності гіпоталамуса в природних умовах відбувається на базі зорової рецепції. Проте, це необов'язкова умова. Експериментально доведено, що зміни режиму освітлення можуть сприйматися і без участі органів зору на базі світлочутли-

вих структур центральної нервової системи.

**Фотоперіодична регуляція сезонних циклів.** Механізми фотоперіодичної стимуляції гіпоталамо-гіпофізарної системи достатньо повно вивчені лише на прикладі птахів. За сучасними даними ефективність дії світлового чинника визначається співвідношенням фотоперіоду і ендогенного циркадіанного ритму гіпоталамічної нейросекреторної системи.

В цілому фотоперіодична регуляція сезонних циклів у хребетних тварин ґрунтується на системі фазових взаємодій їх добових ритмів. При цьому реакція на змінені фотоперіоди може бути різною. Деякі фізіологічні процеси розвиваються негайно після фотостимуляції (наприклад, весняний розвиток гонад). Для інших явищ дата ефективного фотоперіоду слугує початковою "точкою відліку", а сам процес розвивається через певний інтервал часу після такої дії (наприклад, весняний міграційний стан птахів).

Нарешті, в певних випадках ефективна фотоперіодична стимуляція запускає механізм вільного відліку часу, на основі якого у визначені терміни включаються чергові сезонні стани – післяшлюбна линька, осінній міграційний стан і початок фоторефрактерної фази у птахів. Загальна річна циклічність в цьому випадку представлена цілісною програмою сезонних фізіологічних станів, що змінюють один одного. Роль фотоперіодичної регуляції полягає в координації ендогенного відліку часу з ходом природних періодичних процесів.

У безхребетних тварин (краще всього досліджені членистоногі) характер фотоперіодичної регуляції дещо інший. Система діє за принципом "пісочного годинника". Для її запуску потрібна специфічна для виду тривалість фотоперіоду. Стимуляція системи сумою коротших періодів світла неможлива.

## Контрольні запитання до розділу 5

1. Про що свідчить коефіцієнт Q10.
2. Що таке температурні межі існування видів.
3. Які відмінності в протистоянні замерзанню шляхом резистентності та толерантності.
4. Чим відрізняються екологічні групи кріофілів від термофілів.
5. Що таке екзотермія та ендотермія.
6. Чи існує різниця між пойкилотермними та гомойотермними організмами.
7. Що таке "удавана" і "істинна" гомойотермія.
8. Які два основні шляхи адаптації пойкилотермних організмів до умов температури середовища.
9. Що таке "біологічний нуль розвитку".
10. Яким чином відбуваються регуляції температури у пойкилотермних тварин.
11. Які особливості хімічної терморегуляції гомойотермних тварин.
12. Що називають термонейтральною зоною.
13. Яким чином здійснюється фізична терморегуляція гомойотермних тварин.
14. Про що свідчить правило Бергмана.
15. На якому принципі базується правило Аллена.
16. Що таке гетеротермість і які основні форми її прояву.
17. В чому полягає фотоперіодична регуляція у тварин.
18. Що виступає в ролі сигнального чинника, який визначає час початку і закінчення активності.
19. Що лежить в основі добових (циркадних або циркадіанних) ритмів життєдіяльності тварин.
20. Сформулюйте правило Ашоффа.
21. Назвіть основний постулат концепції хронона.
22. В чому особливість циркануальних (цирканних) ритмів.
23. Що таке сезонні ритми і в чому полягає їх особливість.

## **Розділ 6. ОСОБЛИВОСТІ ІСНУВАННЯ ТВАРИН У РІЗНИХ СЕРЕДОВИЩАХ**

---

На нашій планеті живі організми освоїли чотири основні середовища проживання, які кардинально відрізняються за специфікою умов. Водне середовище було першим, в якому виникло і поширилося життя. У подальшому живі організми оволоділи наземно-повітряним середовищем, утворили і заселили ґрунт. Четвертим специфічним середовищем життя стали самі живі організми, кожен з яких є цілим світом для паразитів, що населяють його, або симбіонтів.

### **Водне середовище. Специфіка адаптації гідробіонтів**

Вода як середовище існування має ряд специфічних властивостей, таких, як висока щільність, істотні перепади тиску, відносно низький вміст кисню, сильне поглинання сонячних променів і ін. Водойми і окремі їх ділянки розрізняються, крім того, сольовим режимом, швидкістю горизонтальних переміщень (течій), вмістом зважених частинок. Для життя придонних організмів мають значення властивості ґрунту, режим розкладення органічних залишків і т. п. Тому, разом з адаптаціями до загальних властивостей водного середовища його мешканці повинні бути пристосовані і до різноманітних окремих умов. Мешканці водного середовища отримали в екології загальну назву **гідробіонтів**. Вони населяють Світовий океан, континентальні водойми і підземні води. У будь-якій водоймі можна виділити ряд різних за умовами зон.

### **Екологічні зони Світового океану**

У океані і морях розрізняють перш за все дві екологічні області: товщу води – **пелагіаль** і дно – **бенталь**. Залежно від глибини бенталь поділяється на **субліторальну зону** – область плавного пониження суші до глибини приблизно 200 м, **батіальну** – область крутого схилу і **абісальну зону** – область океанічного ложа з середньою глибиною 3–6 км. Ще глибші обла-

сті бенталі, що відповідають западинам океанічного ложа, називають **ультраабісаллю**. Частина берега, що заливається водою під час припливів, називається **літораллю**. Вища за рівень припливів частина берега, що зволюється бризками отримала назву **супраліторалі** (Рис. 6.1).

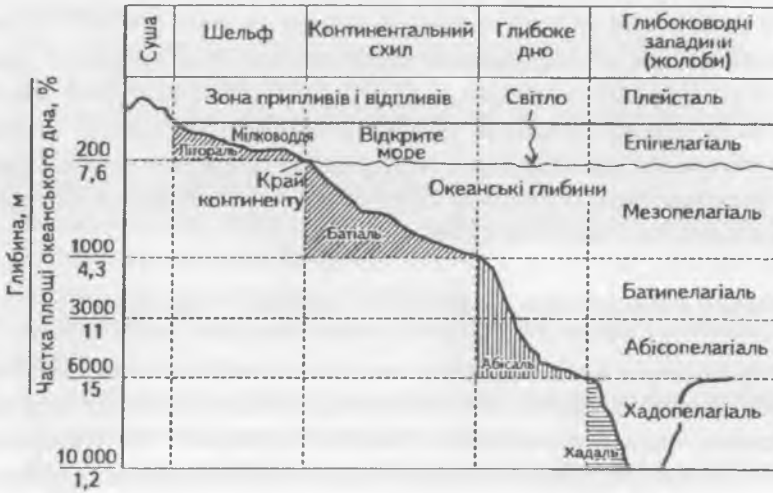


Рис. 6.1. Схема розподілу океанського простору з різними екологічними факторами (Г.О. Білявський, Г.С. Фурдуй, І.Ю. Костіков, 2004)

Все населення дна океану отримало назву **бентос**. Природно, що, наприклад, мешканці субліторалі живуть в умовах відносного невисокого тиску, денного сонячного освітлення, часто досить значних змін температурного режиму. Мешканці абісальних і ультраабісальних глибин існують в темряві, при постійній температурі і тиску в декілька сотень, а іноді і близько тисячі атмосфер. Тому, одна лише вказівка на те, в якій зоні бенталі мешкає той або інший вид організмів, вже говорить про те, які загальні екологічні властивості він повинен мати.

Організми, що мешкають в товщі води, або пелагіалі, відносяться до **пелагосу**. Пелагіаль також поділяють на вертикальні зони, відповідно до того, як поділяються за глибиною зони бенталі: **епіпелагіаль**, **батипелагіаль**, **абісопелагіаль**. Нижня межа **епіпелагіалі** (не глибше 200 м)

визначається проникненням сонячного світла в кількості, достатній для фотосинтезу. Фотосинтезуючі рослини глибше цих зон існувати не можуть. У смеркових батіальних і повних мороку абісальних глибинах мешкають лише мікроорганізми та тварини.

### Основні властивості водного середовища

**Щільність води** – це чинник, що визначає умови пересування водних організмів і тиск на різних глибинах. Для дистильованої води щільність дорівнює  $1 \text{ г/см}^3$  при  $+4^\circ\text{C}$ . Густина природних вод, що містять розчинені солі, може бути більшою – до  $1,35 \text{ г/см}^3$ . Тиск зростає з глибиною приблизно в середньому на  $1 \cdot 10^5 \text{ Па}$  (1 атм) на кожні 10 м.

У зв'язку з різким градієнтом тиску у водоймах гідробіоти в цілому значно більш **еврібатні** в порівнянні з суходільними організмами. Деякі види, поширені на різних глибинах, переносять тиск від декількох до сотень атмосфер. Наприклад, *голотурії* роду *Elpidia*, черв'яки *Priapulul caudatus* мешкають від прибережної зони до ультраабісали. Навіть прісноводні мешканці, наприклад *інфузорії-туфельки*, *сувійки*, *жуки-плавунці* і ін., витримують в досліді тиск до  $6 \cdot 10^7 \text{ Па}$  (600 атм).

Проте багато мешканців морів і океанів відносно **стенобатні** і приурочені до певних глибин. Стенобатність найчастіше притаманна мілководним і глибоководним видам. Тільки на літоралі мешкають *кільчастий черв'як-ніскожил* *Arenicola*, молюски *морські блюдечка* (*Patella*). Багато риб, наприклад з групи *вудильників*, головоногі молюски, ракоподібні, *погонофори*, *морські зірки* і інші зустрічаються лише на великих глибинах при тиску не менше  $4 \cdot 10^7$ – $5 \cdot 10^7 \text{ Па}$  (400–500 атм).

Планктонні організми мають численні адаптації, що підвищують їх плавучість і перешкоджають осіданню на дно. До таких пристосувань відносяться:

- 1) загальне збільшення відносної поверхні тіла за рахунок зменшення розмірів, сплюсненості, подовження, розвитку численних виростів або щетинок, що збільшують тертя об воду;
- 2) зменшення щільності за рахунок редукції скелета, накопичення в тілі жирів, бульбашок газу тощо.

Щільність і в'язкість води істотно впливають на можливість актив-

ного плавання. Тварин, здатних до швидкого плавання і подолання сили течій, об'єднують в екологічну групу **нектону** (nectos – плаваючий). Представники нектону – риби, кальмари, дельфіни. Швидкий рух у водній товщі можливий лише за наявності обтічної форми тіла і сильно розвиненої мускулатури. Торпедоподібна форма тіла існує у всіх гарних плавців незалежно від їх систематичної приналежності і способу руху у воді – реактивного або за рахунок вигинання тіла, або за допомогою кінцівок.

**Кисневий режим.** У насиченій киснем воді вміст його не перевищує 10 мл в 1 л, що у 21 раз менше, ніж в атмосфері. Тому умови дихання гідробіонтів значно ускладнені. Верхні шари водної товщі, як правило, багаті киснем, ніж нижні. З підвищенням температури і солоності води концентрація в ній кисню знижується. У шарах, щільно заселених тваринами і бактеріями, може створюватися різкий дефіцит  $O_2$  внаслідок посиленого його споживання. Наприклад, у Світовому океані багаті життям глибини від 50 до 1000 м характеризуються різким погіршенням аерації – вона у 7-10 разів нижча, ніж в поверхневих водах, населених фітопланктоном.

Серед водних мешканців багато видів, здатних переносити істотні коливання вмісту кисню у воді, аж до майже повної його відсутності (**евріоксибіонти** – «окси» – кисень, «біонт» – мешканець). До них відносяться, наприклад, *прісноводі олігохети Tubifex tubifex*, *черевоні моллюски Viviparus viviparus*. Серед риб дуже слабке насичення води киснем можуть витримувати *сазан, лин, карасі*. Разом з тим ряд видів – **стеноксибіонти** – можуть існувати лише при достатньо високому насиченні води киснем (*райдужна форель, кумжа, гольян, війковий черв'як Planaria alpina, личинки поденок, веснянок* і ін.). Багато видів здатні при нестачі кисню впадати в неактивний стан – **аноксибіоз** – і таким чином переживати несприятливий період.

Дихання гідробіонтів здійснюється або через поверхню тіла, або через спеціалізовані органи – зябра, легені, трахеї. При цьому покриви можуть служити додатковим органом дихання. Наприклад, *в'юн* через шкіру споживає в середньому до 63 % кисню.

Дихання полегшується також завдяки збільшенню поверхні тіла. Це досягається під час еволюції видів з утворенням у особин різних ви-



ростів, сплюснень, подовжень, загальним зменшенням розмірів тіла. Деякі види при нестачі кисню активно змінюють величину дихальної поверхні. Черв'яки *Tubifex tubifex* сильно витягують тіло в довжину; гідри і актинії – шупальці; голкошкірі – амбулакральні ніжки. Багато сидячих і малорухливих тварин оновлюють навколо себе воду або створюють її направлений потік, або коливальними рухами сприяючи її перемішуванню. Двостулковим молюскам для цієї мети служать війки, що вистилають стінки мантийної порожнини, ракоподібним – робота черевних або грудних ніжок. П'явки, личинки комарів-дзвонців (мотиль), багато олігохет розхитують тіло, висунувшись з ґрунту.

У деяких видів трапляється комбінування водного і повітряного дихання. Такими є дводишні риби, сифонофори дискофанти, багато легеневих молюсків, ракоподібні *Gammarus lacustris* і ін. Вторинноводні тварини зберігають зазвичай атмосферний тип дихання як вигідніший енергетично і тому потребують контактів з повітряним середовищем – ластиногі, китоподібні, водяні жуки, личинки комарів і ін.

**Сольовий режим.** Підтримання водного балансу гідробіонтів має свою специфіку. Якщо для наземних тварин і рослин найбільш важливим є забезпечення організму водою в умовах її дефіциту, то для гідробіонтів не менш істотним збереження певної кількості води в тілі при її надлишку в навколишньому середовищі.

Більшість водних мешканців **пойкілосмотичні**: осмотичний тиск в їх тілі залежить від солоності навколишньої води. Тому для гідробіонтів основний спосіб підтримувати свій сольовий баланс – це уникати місцеперебування з невідповідною солоністю. Прісноводні форми не можуть існувати в морях, морські – не переносять опріснення. Якщо солоність води схильна до змін, тварини переміщуються у пошуках сприятливого середовища.

Хребетні тварини, вищі раки, комахи і їх личинки, що мешкають у воді, відносяться до **гомоїосмотичних** видів, зберігаючи постійний осмотичний тиск в тілі незалежно від концентрації солей у воді.

У прісноводних видів рідини тіла гіпертонічні по відношенню до навколишнього водного середовища. Їм загрожує зайве обводнення, якщо не перешкоджати надходженню або не викидати надлишок води із тіла. У найпростіших це досягається роботою видільних вакуолей, у ба-

гатоклітинних – води через систему виділення. Деякі *інфузорії* кожні 2–2,5 хвилини виділяють кількість води, рівну їх об'єму тіла.

Якщо ж вода гіпертонічна відносно рідин тіла гідробіонтів, їм загрожує зневоднення в результаті осмотичних втрат. Захист від зневоднення досягається підвищенням концентрації солей в тілі гідробіонтів. Зневодненню перешкоджають непроникні для води покриви гомойосмотичних організмів – ссавців, риб, вищих ракоподібних, водних комах і їх личинок.

При дефіциті води в тілі внаслідок зростання солоності багато пойкилосмотичних видів переходять до неактивного стану – анабіозу. Це властиво видам, що мешкають в калюжах морської води і на літоралі: *коловерткам*, *дзгутиковим*, *інфузоріям*, *деяким рачкам*, *чорноморським поліхетам* *Nereis divesicolor* і ін. **Сольовий анабіоз** – спосіб пережити несприятливі умови внаслідок змінної солоності води.

Істинно евригаліних видів, здатних в активному стані мешкати як в прісній, так і в солоній воді, серед водних мешканців не так багато. В основному це види, що населяють естуарії річок, лимани і інші солонуватоводні водойми.

**Температурний режим** водойм більш стабільний, ніж на суходолі. Це пов'язано з фізичними властивостями води, перш за все з високою її питомою теплоємністю, завдяки якій отримання або віддача значної кількості тепла не призводить до дуже різких змін температури.

Амплітуда річних коливань температури у поверхневих шарах океану не більше 10–15°C, у континентальних водоймах – 30–35°C. Глибші шари води відрізняються постійністю температури. В екваторіальних водах середньорічна температура поверхневих шарів +(26–27)°C, в полярних – близько 0°C і нижче. У гарячих наземних джерелах температура води може досягати +100°C, а в підводних гейзерах при високому тиску на дні океану навіть зареєстрована температура +380°C.

Таким чином, у водоймах існує досить значна різноманітність температурних умов. Між верхніми шарами води з вираженими в них сезонними коливаннями температури і нижніми, де тепловий режим постійний, існує **зона температурного стрибка, або термоклин**у. Термоклин різкіше виражений в теплих морях, де сильніше перепад температури поверхневих і глибинних вод.

У зв'язку зі стійкішим температурним режимом води серед гідро-

біонтів в значно більшій мірі, ніж серед населення суходолу, поширена стенотермність. Еврітермні види трапляються в основному в невеликих континентальних водоймах і на літоралі морів високих і помірних широт, де відзначаються істотні добові і сезонні коливання температури.

**Світловий режим.** Світла у воді значно менше, ніж в повітрі. Частина падаючих на поверхню водойми променів відбивається в повітряне середовище. Віддзеркалення тим сильніше, чим нижче висота Сонця, тому день під водою коротший, ніж на суходолі. Наприклад, літній день біля острова Мадейра на глибині 30 м – 5 год., а на глибині 40 м всього 15 хв.

Сутінки, що згущуються в океані з глибиною, мають спочатку зелений, потім блакитний, синій і синьо-фіолетовий колір, змінюючись нарешті постійною темрявою. Відповідно змінюють один одного з глибиною зелені, бурі і червоні водорості, спеціалізовані на поглинанні світла з різною довжиною хвилі.

Забарвлення тварин міняється з глибиною так само закономірно. Найяскравіше і різноманітно забарвлені мешканці літоральної і субліторальної зон. Багато глибинних організмів, подібно до печерних, не мають пігментів. У смерковій зоні широко поширено червоне забарвлення, яке є додатковим до синьо-фіолетового світла на цих глибинах. Це дозволяє тваринним ховатися від ворогів, оскільки їх червоний колір у синьо-фіолетових променях сприймається як чорний. Червоне забарвлення характерне для таких тварин смеркової зони, як *морський окунь*, *червоний корал*, різні *ракоподібні* і ін.

У деяких видів, що мешкають біля поверхні водойм, очі розділяються на дві частини з різною здатністю до заломлення променів світла. Одна половина ока (верхня) бачить в повітрі, нижня – у воді. Така "чотириокість" характерна для *жукив-вертячок*, рибки *чотириок американський* *Anableps tetraphthalmus*, одного з тропічних видів *морських собачок* *Dialommus fuscus* (рис. 6.3).

Поглинання світла тим сильніше, чим менше прозорість води, яка залежить від кількості зважених в ній частинок. Прозорість характеризують граничною глибиною, на якій ще видно білий диск, що спеціально опускається, діаметром близько 20 см (диск Секкі). Найпрозоріші води – в Саргасовому морі – диск видно до глибини 66,5 м. В Тихому океані диск Секкі видно до 59 м, в Індійському – до 50, в невеликих морях – до

5–15 м. Прозорість річок в середньому 1–1,5 м, а в найкаламутніших річках, наприклад в середньоазіатських Амудар'я і Сирдар'я, всього декілька сантиметрів. Саме тому межа зони фотосинтезу сильно варіює в різних водоймах. У найчистіших водах **еуфотична зона, або зона фотосинтезу**, сягає до глибин понад 200 м, **смеркова, або дисфотична зона** займає глибини до 1000–1500 м, а глибше, до **афотичної зони**, сонячне світло не проникає зовсім.

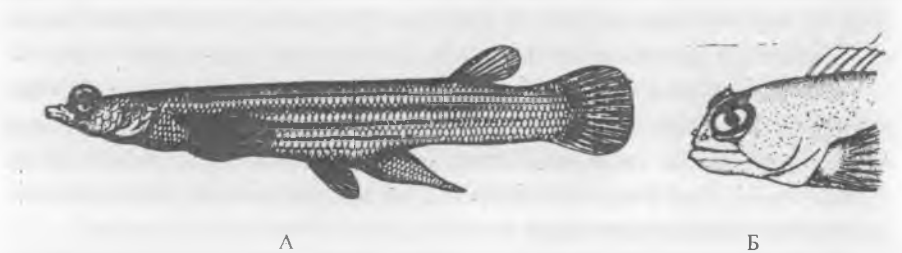


Рис. 6.2. Риби, очі яких пристосовані до зору як у воді, так і у повітрі (Г.В. Нікольський, 1974):

А – чотириглаза риба *Anableps tetrapthalmus* L.;

Б – чотириглаза риба морський собачка *Dialomnus fuscus* Clark.

У темних глибинах океану як джерело зорової інформації організми використовують світло, що продукують живі істоти. Світіння живого організму отримало назву **біоломінесценція**. Види, що світяться, є майже у всіх класах водних тварин від найпростіших до риб, а також серед бактерій, нижчих рослин і грибів.

Хімія біоломінесценції зараз досить добре вивчена. Реакції, що використовуються для генерації світла, різноманітні. Але у всіх випадках це окислення складних органічних сполук люциферинів за допомогою білкових каталізаторів люцифераз. Під час реакції надлишок енергії збудженої молекули люциферину виділяється у вигляді квантів світла.

Світіння може і не відігравати особливої екологічної ролі в житті виду, а бути побічним результатом життєдіяльності клітин, як, наприклад, у бактерій або нижчих рослин. Екологічну сутність воно отримує тільки у тварин, що мають достатньо розвинену нервову систему і органи зору. У багатьох видів органи світіння набувають дуже складної будови з системою відбивачів і лінз, що підсилюють випромінювання

(Рис. 6.3). Низка риб і головоногих молюсків, не здатних генерувати світло, використовує симбіотичних бактерій, що розмножуються в спеціальних органах цих тварин.

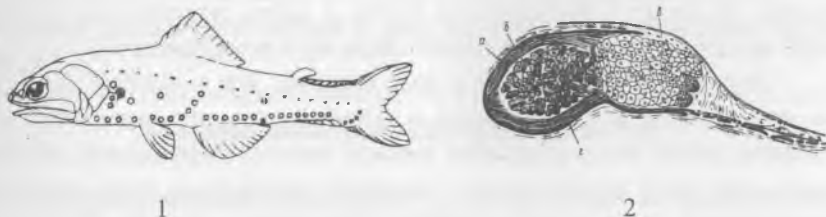


Рис. 6.3. Органи світіння водних тварин (Г.В. Нікольський, 1974)  
 1 – розподіл органів світіння на тілі глибоководної риби *Lampanyctes*  
 2 – світний орган глибоководної риби *Argyropelecus affinis*  
 а – пігмент; б – рефлектор; в – світне тіло; г – лінза

Біоломінесценція має в житті тварин в основному сигнальне значення. Світлові сигнали можуть слугувати для орієнтації в зграї, залучення особин іншої статі, підманювання жертв, для маскуванню або втечі. Наприклад, спалах світла може бути захистом від хижака, засліплюючи його або дезорієнтуючи його. Глибоководні каракатиці, рятуючись від ворога, випускають хмару секрету, що світиться, тоді як види, що мешкають в освітлених водах, використовують для цієї мети темну рідину. У деяких донних багатощетинкових черв'яків – поліхет – органи, що світяться, розвиваються до періоду дозрівання статевих продуктів, причому світяться яскравіше у самок, а очі краще розвинені у самців. У хижих глибоководних риб із ряду вудильникових перший промінь спинного плавця зміщений до верхньої щелепи і перетворений на гнучке "вудилище", що несе на кінці червоподібну приманку – залозу, заповнену слизом з бактеріями, що світяться. Регулюючи приток крові до залози і, отже, постачання бактерій киснем, риба може довільно викликати світіння "приманки", а імітуючи рухи черв'яка і підманювати здобич.

У наземній обстановці біоломінесценція розвинена лише у небагатьох видів, найсильніше – у жуків з родини світляків, які використовують світлову сигналізацію для приманювання особин іншої статі в смерковий або нічний час.

## Способи орієнтації тварин у водному середовищі

Життя в постійних сутінках або в мороці сильно обмежує можливості зорової орієнтації гідробіонтів. У зв'язку з швидким згасанням світлових променів у воді тварини навіть з добре розвиненими органами зору орієнтуються за їх допомогою лише на близькій відстані.

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, і завчасно опускається перед штормом з поверхневих шарів води до глибших (наприклад, медузи). Багато мешканців водойм – ссавці, риби, молюски, ракоподібні – самі видають звуки. Ракоподібні здійснюють це тертям одне об одного різних частин тіла; риби – за допомогою плавального міхура, глоткових зубів, щелеп, променів грудних плавників і іншими способами. Звукова сигналізація служить найчастіше для внутрішньовидових взаємин, наприклад для орієнтації в зграї, залучення особин іншої статі і особливо розвинена у мешканців каламутних вод і великих глибин, що живуть в темряві.

Ряд гідробіонтів розшукує їжу і орієнтується за допомогою ехолокації – сприйнятті відбитих звукових хвиль (китоподібні). Багато хто сприймає відбиті електричні імпульси, створюючи при плаванні електричні розряди різної частоти. Відомо близько 300 видів риб, здатних генерувати електрику і використовувати її для орієнтації і сигналізації. Так, прісноводна рибка *водяний слон* (*Mormyrus kannume*) посилає до 30 імпульсів за секунду, виявляючи безхребетних, яких вона здобуває в рідкому мулі без допомоги зору. Частота розрядів у деяких морських риб доходить до 2000 імпульсів за секунду. Ряд риб використовує електричні поля також для захисту і нападу (*електричний скат*, *електричний вугор* і ін.).

Для орієнтації в глибині служить сприйняття гідростатичного тиску за допомогою статоцистів, газових камер і інших спеціалізованих органів.

Найбільш стародавній спосіб орієнтації, властивий всім водним тваринам – сприйняття хімізму середовища. Хеморецептори багатьох гідробіонтів мають надзвичайну чутливість. У тисячокілометрових міграціях, які характерні для багатьох видів риб, вони орієнтуються в осно-

вному за запахом, з вражаючою точністю знаходячи місця нерестовищ або нагулу. Експериментально доведено, наприклад, що *лососі*, штучно позбавлені нюху, не знаходять гирла своєї річки, повертаючись на нерест, але ніколи не помиляються, якщо можуть сприймати запахи. Тонкість нюху надзвичайно велика у риб, що здійснюють особливо далекі міграції.

### **Наземно-повітряне середовище життя**

Наземно-повітряне середовище – найскладніше за екологічними умовами. Життя на суходолі вимагало таких пристосувань, які виявилися можливими лише при достатньо високому рівні організації як рослин, так і тварин.

### **Повітря як екологічний чинник для наземних організмів**

Низька щільність повітря визначає його малу підйомну силу і незначну силу опору. Мешканці повітряного середовища повинні мати власну опорну систему, що підтримує тіло: рослини – різноманітні механічні тканини, тварини – твердий або, значно рідше, гідростатичний скелет. Крім того, всі мешканці повітряного середовища тісно пов'язані з поверхнею землі, яка слугує їм для прикріплення і опори. Життя в зв'язаному стані в повітрі неможливе.

Безліч мікроорганізмів і тварин, спори, насіння, плоди і пилок рослин регулярно присутні в повітрі і розносяться повітряними течіями, 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.

Мала щільність повітря обумовлює низьку опірність пересуванню. Тому багато наземних тварин використовували в ході еволюції екологічні вигоди цієї властивості середовища, набувши здатність до польоту. До активного польоту здатні біля 75 % видів всіх наземних тварин, переважно комахи і птахи, але трапляються літуні і серед ссавців і рептилій. Літають наземні тварини в основному за допомогою мускульних зу-

силі, але деякі можуть і планувати за рахунок повітряних течій.

У багатьох видів розвинена **анемохорія** – **розселення за допомогою повітряних потоків**. Анемохорія характерна для спор, насіння і плодів рослин, цист найпростіших, дрібних *комах*, *павуків*, *ракоподібних*. Організми, що пасивно переносяться потоками повітря отримали в сукупності назву **аеропланктопу** за аналогією з планктонними мешканцями водного середовища. Спеціальні адаптації для пасивного польоту – дуже дрібні розміри тіла, збільшення його площі за рахунок виростів, сильного розчленування тіла, великої відносної поверхні крил, використання павутиння тощо.

Мала щільність повітря обумовлює і порівняно низький тиск на суходолі. 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. Таким чином, низький тиск може обмежувати розповсюдження видів в горах. Для більшості хребетних верхня межа життя лежить близько 6000 м н.р.м. Зниження тиску спричиняє зменшення забезпеченості киснем і зневоднення тварин за рахунок збільшення частоти дихання. Приблизно такі ж межі просування в гори вищих рослин. Дещо витриваліші членистоногі (*ногохвостики*, *кліщі*, *павуки*), які можуть траплятися на льодовиках, вище за межу поширення рослинності.

В цілому всі наземні організми набагато більш **стенобатні**, ніж водні, оскільки звичайні коливання тиску в навколишньому середовищі становлять долі атмосфери і навіть для птахів, що піднімаються на велику висоту, не перевищують 1/3 нормального.

**Газовий склад повітря.** Окрім фізичних властивостей повітряного середовища, для існування наземних організмів надзвичайно важливими є його хімічні особливості. Газовий склад повітря в приземному шарі атмосфери досить однорідний відносно вмісту головних компонентів (азот – 78,1 %, кисень – 21,0, аргон – 0,9, вуглекислий газ – 0,035 % за об'ємом) завдяки високій дифузійній здатності газів і постійному перемішуванню конвекційними і вітровими потоками.

Високий вміст кисню сприяв підвищенню обміну речовин у наземних організмів у порівнянні з первинноводними. Саме у наземному середовищі, на базі високої ефективності окислювальних процесів в організмі, виникла гомойотермія тварин.



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 збільшується в десятки разів.

Закономірні добові зміни вмісту вуглекислоти в приземних шарах, пов'язані з ритмом фотосинтезу рослин. Сезонні зміни обумовлені змінами інтенсивності дихання живих організмів, переважно мікроскопічного населення ґрунтів. Підвищене насичення повітря вуглекислим газом спостерігається в зонах вулканічної активності, біля термальних джерел і інших підземних виходів цього газу.

У природі основним джерелом вуглекислоти є так зване ґрунтове дихання. Ґрунтові мікроорганізми і тварини дихають дуже інтенсивно. Вуглекислий газ дифундує з ґрунту до атмосфери, особливо активно під час дощу. Багато його виділяють ґрунти помірно вологі, такі, що добре прогриваються, багаті органічними залишками. Наприклад, ґрунт букового лісу виділяє  $\text{CO}_2$  від 15 до 22 кг/га за годину, а збіднений піщаний всього 2 кг/га.

Азот повітря для більшості мешканців наземного середовища є інертним газом, але низка прокаріотичних організмів (бульбочкові бактерії, азотобактер, кластридії, синьо-зелені водорості і ін.) мають здатність асимілювати його і залучати до біологічного кругообігу.

### **Ґрунт і рельєф. Погодні і кліматичні особливості наземно-повітряного середовища**

**Едафічні чинники середовища.** Властивості ґрунту і рельєф місцевості впливають на умови життя наземних організмів, в першу чергу, рослин. Властивості земної поверхні, що здійснюють вплив на її мешканців, об'єднують назвою **едафічні чинники середовища** (від грец. "едафон" – підстава, ґрунт).

Рельєф місцевості і характер ґрунту впливають на специфіку перебування тварин. Наприклад, *копитні, страуси, дрохви*, що живуть на відкритих просторах, потребують твердого ґрунту для посилення відштовхування під час швидкого біга. У *ящірок*, що мешкають на сипких пісках, пальці облямовані бахромою з рогових лусочок, яка збільшує пове-

рхню опори. Для наземних мешканців, що риють нори, щільні ґрунти несприятливі. Характер ґрунту в ряді випадків впливає на розподіл наземних тварин, що риють нори, зариваються в ґрунт для порятунку від спеки або хижаків, відкладають у ґрунті яйця.

### Ґрунт як місце існування. Особливості ґрунту

Ґрунт є рихлим тонким поверхневим шаром суходолу, що контактує з повітряним середовищем. Не зважаючи на незначну товщину, ця оболонка Землі грає найважливішу роль в розповсюдженні життя. Ґрунт є не просто твердим тілом, як більшість порід літосфери, а складною трифазною системою, в якій тверді частинки оточені повітрям і водою. Він пронизаний порожнинами, заповненими сумішшю газів і водними розчинами, і тому в ньому складаються надзвичайно різноманітні умови, сприятливі для життя безлічі мікро- і макроорганізмів. У ґрунті згладжені температурні коливання в порівнянні з приземним шаром повітря, а наявність ґрунтових вод і проникнення опадів створюють запаси вологи і забезпечують режим вологості, проміжний між водним і наземним середовищем. У ґрунті концентруються запаси органічних і мінеральних речовин, що поставляються відмираючою рослинністю і трупами тварин. Все це визначає велику насиченість ґрунту життям.

В середньому на 1 м<sup>2</sup> ґрунтового шару міститься більше 100 млрд. клітин *найпростіших*, мільйони *коловерток* і *тихоходок*, десятки мільйонів *нематод*, десятки і сотні тисяч *кліщів* і *колембол*, тисячі інших членистоногих, десятки тисяч *енхитреїд*, десятки і сотні *дощових черв'яків*, *молюсків* і інших безхребетних. Крім того, 1 см<sup>2</sup> ґрунту містить десятки і сотні мільйонів бактерій, мікроскопічних грибів, актиноміцетів та інших мікроорганізмів.

Неоднорідність умов в ґрунті найчіткіше виявляється у вертикальному напрямі. З глибиною різко змінюється ряд найважливіших екологічних чинників, що впливають на життя мешканців ґрунту. Перш за все це відноситься до структури ґрунту. В ній виділяють три основні горизонти, що розрізняються за морфологічними і хімічними властивостями:

1) верхній перегнійно-акумулятивний горизонт *A*, в якому накопичується і перетворюється органічна речовина і з якого промивними во-

дами частина сполук виноситься донизу;

2) ілювіальний горизонт *B*, де осідають і перетворюються вимиті речовини;

3) материнську породу, або горизонт *C*, матеріал якої перетворюється в ґрунт.

В межах кожного горизонту виділяються більш дрібні шари, що також істотно відрізняються за властивостями. Наприклад, в зоні помірного клімату під шпільковими або змішаними лісами горизонт *A* складається з підстилки (*A<sub>0</sub>*) шару рихлого скупчення рослинних залишків, темнозабарвленого гумусового шару (*A<sub>1</sub>*), в якому частинки органічного походження перемішані з мінеральними, і підзолистого шару (*A<sub>2</sub>*) попелясто-сірого за кольором, в якому переважають сполуки кремнію, а всі розчинні речовини вимиті в глибину ґрунтового профілю (елювіальний шар). Як структура, так і хімізм цих шарів дуже різні, і тому коріння рослин і мешканці ґрунту, переміщуючись всього на декілька сантиметрів вгору або донизу, потрапляють в різні умови.

Розміри порожнин між частинками ґрунту, придатних для проживання в них тварин, зазвичай швидко зменшуються з глибиною. Наприклад, в лучних ґрунтах середній діаметр порожнин на глибині 0–1 см сягає 3 мм, 1–2 см – 2 мм, а на глибині 2–3 см – всього 1 мм; глибше ґрунтові пори ще дрібніші. Щільність ґрунту також змінюється з глибиною. Найбільш рихлі шари ті, що містять органічну речовину. Порозність цих шарів визначається тим, що органічні речовини склеюють мінеральні частинки в крупніші агрегати, об'єм порожнин між якими збільшується. Найбільш щільний зазвичай ілювіальний горизонт *B*, зцементований вимитими до нього колоїдними частинками.

Волога в ґрунті наявна в різних станах: 1) зв'язана (гігроскопічна і плівкова) міцно утримується поверхнею ґрунтових частинок; 2) капілярна займає дрібні пори і може пересуватися по них в різних напрямках; 3) гравітаційна заповнює крупніші порожнини і поволі просочується вниз під впливом сили тяжіння; 4) пароподібна міститься в ґрунтовому повітрі.

Вміст води неоднаковий в різних ґрунтах і в різний час. Якщо дуже багато гравітаційної вологи, то режим ґрунту близький до режиму водойм. У сухому ґрунті залишається тільки зв'язана вода і умови наближаються до наземних. Проте навіть в найбільш сухих ґрунтах повітря

завжди більш вологе ніж наземне, тому мешканці ґрунту значно менш чутливі до загрози висихання, ніж ті, що мешкають на поверхні.

Склад ґрунтового повітря досить мінливий. З глибиною в ньому значно падає вміст кисню і зростає концентрація вуглекислого газу. У зв'язку з наявністю в ґрунті органічних речовин, що розкладаються, в ґрунтовому повітрі може бути висока концентрація таких токсичних газів, як аміак, сірководень, метан. При затопленні ґрунту або інтенсивному гнитті рослинних залишків місцями можуть виникати повністю анаеробні умови.

Коливання температури значні лише на поверхні ґрунту. Тут вони можуть бути навіть сильніші, ніж в приземному шарі повітря. Проте, з кожним сантиметром углиб добові і сезонні температурні коливання стають все менше і на глибині 1–1,5 м практично вже не простежуються.

Всі ці особливості призводять до того, що, навіть за наявності істотної неоднорідності екологічних умов в ґрунті, він виступає як достатньо стабільне середовище, особливо для рухливих організмів. Тренд градієнтів температури і вологості в ґрунтовому профілі дозволяє ґрунтовим тваринам шляхом незначних переміщень забезпечувати собі відповідні екологічні умови.

## Мешканці ґрунту

Неоднорідність ґрунту призводить до того, що для організмів різних за розмірами він виступає як різне середовище. Для мікроорганізмів особливе значення має величезна сумарна поверхня ґрунтових частинок, оскільки на них адсорбується переважна частина мікробного населення. Складність ґрунтового середовища створює велика різноманітність умов для самих різних функціональних груп: аеробів і анаеробів, споживачів органічних і мінеральних сполук. Для розподілу мікроорганізмів в ґрунті характерними є дрібні осередки, оскільки навіть впродовж декількох міліметрів параметри ґрунтового середовища можуть змінюватись.

Для дрібних ґрунтових тварин, яких об'єднують під назвою **мікрофауна** (*найпростіші, коловертки, тихоходки, нематоди* і ін.), ґрунт – це система мікрководойм. По суті, це водні організми. Вони живуть в ґрунтових порах, заповнених гравітаційною або капілярною водою, а части-

ну життя можуть, як і мікроорганізми, знаходитися в адсорбованому вигляді на поверхні частинок в тонких прошарках плівкової вологи (Рис. 6.4.).

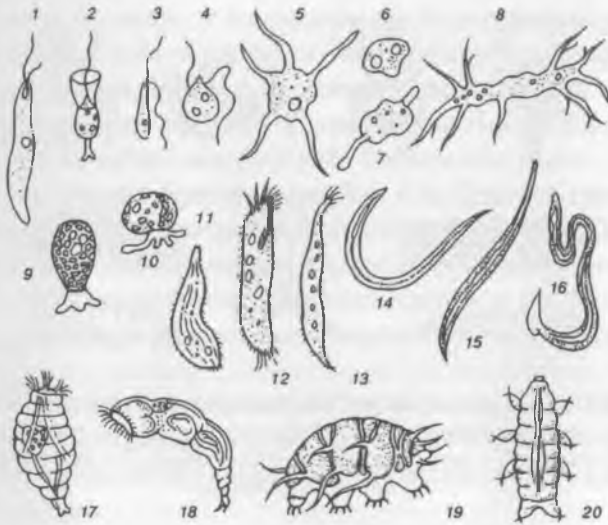


Рис. 6.4. Мікрофауна ґрунту (Н.М. Чернова, О.М. Білова, 2001):  
 1–4 – дждугитикові; 5–8 – голі амеби; 9–10 – раковинні амеби;  
 11–13 – інфузорії; 14–16 – круглі черви; 17–18 – коловертки; 19–20 – тихоходки.

Багато представників таких видів мешкає і в звичайних водоймах. Проте ґрунтові форми набагато дрібніше прісноводних і, крім того, відрізняються здатністю довго знаходитися в інцистованому стані, переживаючи несприятливі періоди. Порівняння розмірів представників мікрофауни ґрунту і вільноживучих тварин свідчать про те, що прісноводні амеби мають розміри 50–100 мкм, ґрунтові – всього 10–15. Особливо дрібні представники дждугитикових, нерідко всього 2–5 мкм. Ґрунтові інфузорії також мають карликові розміри і до того ж можуть сильно міняти форму тіла.

Для дихаючих повітрям дещо крупніших тварин ґрунт є немов би системою дрібних печер. Таких тварин об'єднують під назвою **мезофауна**. Розміри представників мезофауни ґрунтів – від десятих долей мілі-

метра до 2–3 мм. До цієї групи відносяться в основному членистоногі: численні групи кліщів, первиннобезкрилі комахи (колемболи, протури, двохвістки), дрібні види крилатих комах, багатоніжки симфіли і ін. (Рис. 6.5).

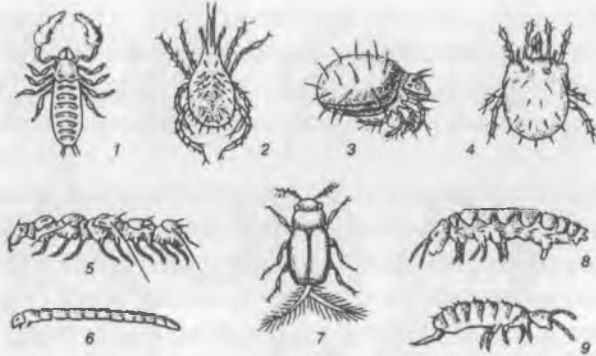


Рис. 6.5. Мезофауна ґрунту (Н.М. Чернова, О.М. Білова, 2001):  
1 – псевдоскорпіон; 2 – гамазовий кліщ; 3–4 – панцирні кліщі;  
5 – багатоніжка; 6 – личинка комара-хірономіди; 7 – жук з род. *Ptiliidae*,  
8–9 – колемболи.

У них немає спеціальних пристосувань до риття і вони повзають по стінках ґрунтових порожнин за допомогою кінцівок або червоподібно звиваючись. Насичене водяною парою ґрунтове повітря дозволяє цим тваринам дихати через покриви тіла. Такі тварини дуже чутливі до висихання, а основним засобом порятунку від коливання вологості повітря для них є пересування углиб ґрунтового профілю. Разом з тим, можливість міграції по ґрунтових порожнинах в глибину обмежується швидким зменшенням діаметру пор, тому пересування по порожнинах ґрунту доступні тільки найдрібнішим видам. Крупніші представники мезофауни мають деякі пристосування, що дозволяють переносити тимчасове зниження вологості ґрунтового повітря. Це захисні лусочки на тілі, часткова непроникність покривів, суцільний товстостінний панцир з епікутикулою у поєднанні з примітивною трахейною системою, що забезпечує дихання.

Періоди затоплення ґрунту водою представники мезофауни переживають в бульбашках повітря. Повітря затримується навколо тіла тва-

рин завдяки їх покриттям, що не змочуються, забезпечених до того ж волосками або лусочками. Бульбашка повітря служить для дрібної тварини своєрідною "фізичною зяброю". Дихання відбувається за рахунок кисню, дифундуючого в повітряний прошарок з навколишньої води.

Представники мікро- і мезофауни здатні переносити зимове промерзання ґрунту, оскільки більшість видів не можуть перейти донизу з шарів, що піддаються дії негативних температур.

Крупніших ґрунтових тварин, з розмірами тіла від 2 до 20 мм, називають представниками **макрофауни**. Це личинки комах, *багатоніжки*, *енхетреїди*, *дощові черв'яки* і ін. (Рис. 6.6). Для них ґрунт – щільне середовище, що чинить значний механічний опір під час руху. Ці відносно крупні форми пересуваються в ґрунті або розширюючи природні порожнини шляхом розсування ґрунтових частинок, або риючи нові ходи. Обидва способи пересування накладають відбиток на зовнішню будову тварин.

Можливість рухатися по тонких порожнинах, майже не вдаючись до риття, властива тільки видам, які мають тіло з малим поперечним перетином, яке здатне сильно згинатися в звивистих ходах (*багатоніжки-кістянки* і *геофіли*).

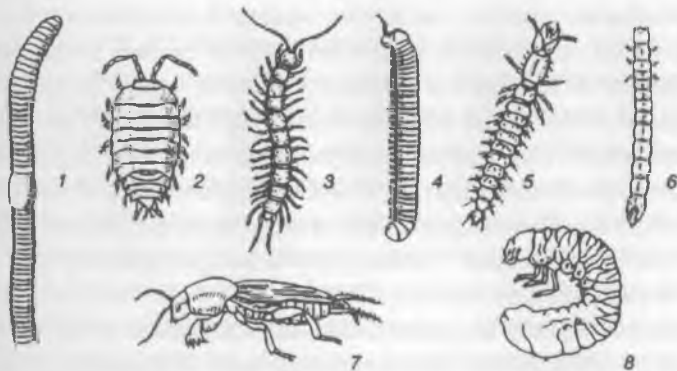


Рис. 6.6. Макрофауна ґрунту (Н.М. Чернова, О.М. Білова, 2001):  
1 – дощовий черв'як; 2 – мокриця; 3 – губонога багатоніжка; 4 – дво-  
парнонога багатоніжка; 5 – личинка туруна; 6 – личинка жука-ковалика;  
7 – вовчок; 8 – личинка хруща.

Розсовуючи частинки ґрунту за рахунок тиску стінок тіла, пересуваються *дощові черв'яки*, *личинки комарів-довгоніжок* та інші. При цьому позаду тварини залишається відкритий хід, що загрожує збільшенням випаровування і пересліданням хижаків. У багатьох видів розвинені пристосування до екологічно вигіднішого типу пересування в ґрунті – риттю із закупорюванням за собою ходу. Риття здійснюється розпушуванням і відгортанням ґрунтових частинок. Личинки різних комах використовують для цього передній кінець голови, мандибули і передні кінцівки, розширені і укріплені товстим шаром хітину, шпильками і виростами. На задньому кінці тіла розвиваються пристосування для міцної фіксації – підпори, що висуюються, зубці, кроки. Закриваючи за собою хід, тварини – мешканці ґрунту постійно знаходяться в замкнутій камері, насиченій випаровуваннями власного тіла.

Газообмін більшості видів цієї екологічної групи відбувається за допомогою спеціалізованих органів дихання, але разом з цим доповнюється газообміном через покриви. Можливе навіть лише шкірне дихання, наприклад у *дощових черв'яків* та *енхетреїд*.

Риючі тварини можуть залишати шари, де виникає несприятлива ситуація. У посуху і до зими вони концентруються в глибших шарах, зазвичай в декількох десятках сантиметрів від поверхні.

**Мегафауна ґрунтів** – це крупні землерії, в основному з числа ссавців. Ряд видів проводить в ґрунті все життя (*сліпаки*, *сліпачки*, *цокори*, *кроти Євразії*, *золотокроти Африки*, *сумчасті кроти Австралії*). Вони прокладають в ґрунті цілі системи ходів і нір. Зовнішній вигляд і анатомічні особливості цих тварин відображають їх пристосованість до риючого підземного способу життя. У них недорозвинені очі, компактне, валькувате тіло з короткою шиєю, коротке густе хутро, сильні копальні кінцівки з міцними кігтями. *Сліпаки* і *сліпачки* розпушують землю різцями. До мегафауни ґрунту слід віднести і *крупних олігохет*, особливо представників родини *Megascolecidae*, що мешкають в тропіках Південної півкулі. Найбільший з них австралійський *Megascolides australis* сягає в довжину 2,5 і навіть 3 м.

Окрім постійних мешканців ґрунту, серед крупних тварин можна виділити велику екологічну групу **мешканців нір** (*ховрахи*, *байбаки*, *тушканчики*, *кролі*, *борсуки* та ін.). Вони живляться на поверхні, але ро-



змножуються, зимують, відпочивають, рятуються від небезпеки в ґрунті. Цілий ряд інших тварин використовує їх нори, знаходячи в них сприятливий мікроклімат і укриття від ворогів. Норники мають риси будови, характерні для наземних тварин, але мають і ряд пристосувань, пов'язаних з риючим способом життя. Наприклад, у *борсуків* довгі кігті і сильна мускулатура на передніх кінцівках, вузька голова, невеликі вушні раковини. У *кролів* в порівнянні із *зайцями*, що не риють нір, помітно вкорочені вуха і задні ноги, міцніший череп, сильніше розвинені кістки і мускулатура передпліччя.

За цілою низкою екологічних особливостей ґрунт є середовищем, проміжним між водним і наземним. З водним середовищем ґрунт зближують його температурний режим, знижений вміст кисню в ґрунтовому повітрі, насиченість його водяною парою і наявність води в інших формах, присутність солей і органічних речовин в ґрунтових розчинах, можливість рухатися в ньому у трьох вимірах.

З повітряним середовищем ґрунт зближують наявність ґрунтового повітря, загроза висушування у верхніх горизонтах, досить різкі зміни температурного режиму поверхневих шарів.

### Погодні особливості

Умови життя в наземно-повітряному середовищі ускладнюються, крім того, погодними змінами. Погода – це безперервно змінний стан атмосфери біля земної поверхні до висоти приблизно 20 км. (межа тропосфери). Мінливість погоди виявляється в постійному варіюванні поєднання таких чинників середовища, як температура і вологість повітря, хмарність, опади, сила і напрям вітру. Для погодних змін разом із закономірним чергуванням їх в річному циклі характерні неперіодичні коливання, що істотно ускладнює умови існування наземних організмів. На життя водних мешканців погода впливає в значно меншому ступені і має суттєвий вплив лише на мешканців поверхневих шарів води.

**Клімат місцевості.** Багаторічний режим погоди характеризує клімат місцевості. У поняття клімату входять не тільки середні значення метеорологічних явищ, але також їх річний і добовий хід, відхилення від нього і їх повторюваність. Клімат визначається географі-

**чними умовами району.**

Для більшості наземних організмів, особливо дрібних, важливий не стільки клімат регіону, скільки умови їх безпосереднього мешкання. Дуже часто місцеві елементи середовища (рельєф, експозиція, рослинність) так змінюють в конкретній ділянці режим температури, вологості, освітленості, руху повітря, що він значно відрізняється від кліматичних умов місцевості. Такі локальні модифікації клімату, що складаються в приземному шарі повітря, називають мікрокліматом. В кожній зоні мікроклімат значно відрізняється. Можна виділити мікроклімат будь-яких ділянок площі, об'єктів. Наприклад, особливий режим створюється у віночках квіток, що використовують комахи, що мешкають там. Широко відомі відмінності температури, вологості повітря і сили вітру на відкритому просторі й в лісі, в трав'яному ярусі і над оголеними ділянками ґрунту, на схилах північної і південної експозицій. Особливий стійкий мікроклімат виникає в норах, гніздах, дуплах, печерах і інших закритих місцях.

**Опади.** Крім водозабезпечення і створення запасів вологи, опади можуть мати й іншу екологічну роль. Так, сильні зливові дощі або град здійснюють іноді механічний вплив на рослини або тварин, затоплюють нори риючих тварин тощо.

Особливо різноманітна екологічна роль снігового покриву. Добові коливання температур відчутні в товщі снігу лише до 25 см, глибше температура майже не змінюється. При морозах в  $-20$ – $30^{\circ}\text{C}$  під шаром снігу товщиною 30–40 см температура ненабагато нижча за нуль.

Дрібні наземні звірі і взимку ведуть активний спосіб життя, прокладаючи під снігом і в його товщі цілі галереї ходів. Для ряду видів, що харчуються підсніжною рослинністю, характерне навіть зимове розмноження, яке відзначається, наприклад, у *лемінгів*, *лісової миші*, *жовтого рлого мишака*, ряду видів *пориць*, *водяного щура* і ін.

Крупним тваринам зимовий сніговий покрив заважає здобувати корм. Багато копитних (*північні олені*, *кабани*, *вівцебики*) харчуються взимку переважно підсніжною рослинністю і глибокий сніжний покрив, а особливо тверда кірка на його поверхні, що виникає в ожеледь, прирікають їх на нестачу кормів.



Рис. 6.7. Глибокий сніговий покрив – лімітуючий фактор розповсюдження оленів (Г. О. Новіков, 1981)

Глибина сніжного покриву може істотно обмежувати розповсюдження видів. Наприклад, *справжні олені* не проникають на північ в ті райони, де товщина снігу взимку більше 40–50 см (рис. 6.7).

Білизна сніжного покриву демаскує темних тварин. У виникненні сезонної зміни забарвлення у *білої тундрової куріпки*, *зайця-біляка*, *горностая*, *ласки*, *песця*, мабуть, велику роль зіграв відбір на маскування під колір фону.

### Контрольні запитання до розділу 6

1. Які існують екологічні зони Світового океану.
2. Який чинник визначає умови пересування водних організмів і тиск на різних глибинах.
3. Що таке аноксибіоз.
4. Які тварини відносяться до пойкилосмотичних, а які – до гомойосмотичних.
5. В чому полягає сольовий анабіоз.
6. До яких глибин поширюються еуфотична, дисфотична та афотична зони Світового океану.
7. Які основні способи орієнтації тварин у водному середовищі.
8. Повітря як екологічний чинник для наземних організмів.
9. Що таке анемохорія.
10. Які властивості середовища об'єднують назвою едафічні чинники.
11. Які параметри входять до поняття "клімат місцевості".
12. Які групи тварин відносять до мікро-, мезо-, макро- та мегафауни ґрунту.
13. Які існують основні горизонти ґрунту.
14. Які параметри ґрунтового середовища зближують його з водним.
15. Яких тварин відносять до мешканців нір.

## Розділ 7. ЗАГАЛЬНІ ПРИНЦИПИ АДАПТАЦІЇ НА РІВНІ ОРГАНІЗМУ

---

Проблемами адаптації вчені цікавляться давно. Відомо, що процесу адаптації сприяє природний добір. Для збереження адаптаційних ознак важливо, щоб організм був пристосований до змін умов і ця здатність передавалася з покоління в покоління. Це означає, що адаптації мають закріплюватися спадково на рівні популяції.

Термін адаптація у широкому розумінні означає гармонію організмів (у тому числі популяцій, видів) із середовищем існування. У вузькому розумінні, адаптація (пристосування) означає спеціальні властивості, здатні забезпечити виживання і розмноження організмів у конкретному середовищі.

Абіотичні чинники прямо або побічно (змінюючи дію інших чинників) впливають на організм через ті або інші сторони обміну речовин. Деякі з них грають сигнальну роль. Не впливаючи безпосередньо на метаболізм вони закономірно поєднуються з іншими впливами. Тому сприйняття сигнальних чинників може заздалегідь підготувати організм до зміни стану середовища. Прикладом може бути сезонна динаміка фотоперіоду, що визначає адаптивні сезонні перебудови в організмі. У всіх випадках абіотичні чинники діють односторонньо: організм може до них пристосуватися, але не в змозі здійснити на них зворотного впливу.

Існує два типи пристосування до зовнішніх чинників. Перший полягає у виникненні певного ступеня стійкості до даного чинника, здатності зберігати функції при зміні сили його дії. Це **пасивний шлях адаптації** — адаптація за принципом **толерантності** (від лат. *tolerantij* — терпеливість, витривалість). Такий тип пристосування формується як характерна видова властивість і реалізується переважно на клітинно-тканинному рівні.

**Другий тип пристосування** — **активний**. В цьому випадку організм за допомогою специфічних адаптивних механізмів компенсує зміни, викликані діючим фактором таким чином, що внутрішнє середовище залишається відносно постійним. **Активні пристосування** — **адаптація**

за резистентним (від лат. *resistemia* — опір, протидія) типом — підтримують гомеостаз внутрішнього середовища організму. Прикладом толерантного типу пристосування є пойкілосмотичні тварини, прикладом резистентного типу — гомойоосмотичні.

Біотичні чинники (їжа, хижаки, збудники хвороб, конкуренти і ін.) здійснюють абсолютно інший ефект: впливаючи на організми інших видів, вони в той же час є об'єктом впливу з їх боку. Таким чином, правильніше говорити про біотичні взаємодії організмів одного або різних видів. При цьому тривалі, стійкі взаємозв'язки здійснюються не між окремими організмами, а між популяціями певних видів. Взаємодії такого роду здійснюються на іншій основі і будуть розглянуті пізніше.

При всій різноманітності зовнішніх, зокрема абіотичних чинників і адаптивних відповідей на їх вплив з боку організмів, можна назвати і ряд загальних закономірностей, що складають суть адаптивних реакцій на рівні організму.

### Правило оптимуму

Як уже наводилось у розділі 4, крім якісної специфіки чинника (вплив на ті або інші процеси в організмі), залежної від його фізико-хімічної природи, характер дії і реакція на нього з боку організму багато в чому визначаються інтенсивністю дії чинника, його "дозуванням". Кількісний вплив умов середовища визначається тим, що природні чинники (температура, кисень, солоність і ін.) в тій або іншій дозі необхідні для нормального функціонування організму, тоді як нестача або надлишок того ж чинника гальмує життєдіяльність. **Кількісний вираз (доза) чинника, що відповідає погребам організму і забезпечує найбільш сприятливі умови для його життя, розглядають як оптимальну.** На шкалі кількісних змін чинника діапазон коливань, відповідний вказаним умовам, складає зону оптимуму.

Специфічні адаптивні механізми, властиві виду, дають організму можливість переносити певний розмах відхилень чинника від оптимальних значень без порушення нормальних функцій організму. Зони кількісного виразу чинника, що відхиляється від оптимуму, але, що не порушує життєдіяльність організму, визначаються як зони норми.

Таких зон дві, відповідно відхиленню від оптимуму у бік недостатньої вираженості чинника та у бік його надлишку (рис. 4.1).

Подальше зрушення у бік нестачі або надлишку чинника неминуче знижує ефективність дії адаптивних механізмів і, як наслідок, порушує життєдіяльність організму (уповільнення або припинення росту, порушення циклу розмноження, неправильний перебіг линьки тощо.). На кривій, що відображає вплив даного чинника на організм, цьому стану відповідають зони песимуму при крайній нестачі або надлишку чинника. За межами цих зон кількісний вираз чинника такий, що повна напруга всіх пристосувань виявляється несефективною; ці крайні значення обмежують властивий виду діапазон існування.

Адаптація до будь-якого чинника пов'язана з витратами енергії. У зоні оптимуму адаптивні механізми відключені, і енергія витрачається тільки на фундаментальні життєві процеси (енерговитрати на базальний метаболізм). Характерним прикладом може служити термонейтральна зона, де організм знаходиться в тепловій рівновазі з середовищем.

Під час зміни показників за межі оптимуму включаються адаптивні механізми, функціонування яких пов'язане з певними витратами енергії — тим більшими, чим далі значення чинника відхиляється від оптимального. При цьому посилення енерговитрат на адаптацію обмежує можливий набір форм життєдіяльності організму — чим далі від оптимуму знаходиться кількісний вираз чинника, тим більше енергії цілеспрямовано витрачається на адаптацію і тим менше "ступенів свободи" в прояві інших форм діяльності.

Зрештою порушення енергетичного балансу організму разом з ушкоджуючим впливом нестачі або надлишку чинника обмежує діапазон змін, які може перенести організм без шкоди для себе. Цей **розмах змін кількісного виразу чинника визначається як екологічна валентність виду до даного чинника.**

Екологічна валентність це видова сформована властивість жити особинам виду у природних місцях його існування. Тому, як правило, діапазон коливань чинника, який без шкоди переноситься особинами даного виду, відповідає його природній динаміці. Так, мешканці континентального клімату витримують більші коливання температури, ніж мешканці екваторіальних мусонних регіонів; риби із "заморних" водойм

переносять суттєве зниження розчиненого у воді кисню, а види з швидких, порожистих річок до цього не здатні. Схожі відмінності виявляються і на рівні різних популяцій одного виду, якщо вони займають різні місця проживання, що відрізняються за умовами середовища.

Крім величини екологічної валентності, види (і популяції одного виду) можуть відрізнятися і місцезональними оптимумами на шкалі кількісних змін чинника. Види, пристосовані до високих доз даного чинника, термінологічно позначаються закінченням -філ (від грецьк. *phyleo* — люблю): термофіли (теплолюбиві види), оксифіли (вимогливі до високого вмісту кисню), гігрофіли (мешканці місць з високою вологістю) і т. д. Види, що мешкають в протилежних умовах, позначаються терміном із закінченням -фоб (від грецьк. *phobos* — страх): галофоби — мешканці прісних водоймищ, що не переносять осолонювання, хіонофоби — види, уникаючі глибокого снігового покриву, і тому подібне.

### Комплексний вплив чинників

Розглянуті вище закономірності мають чисто фізіологічну основу і виявляються лише в умовах експерименту, коли вплив всіх інших чинників, окрім досліджуваного, усунений або, принаймні, вирівняний. В природних умовах "чистого" впливу окремих чинників не буває, а організм завжди піддається впливу складного їх комплексу, в якому кожен з чинників виражений різною мірою щодо свого оптимального значення. Поєднання всіх чинників в їх оптимальному виразі — явище в природі практично неможливе. Це означає, що в природних умовах практично ніколи не реалізується базальний рівень метаболізму: організм завжди витрачає якусь частину енергії на роботу адаптивних механізмів.

Внаслідок цього в природних умовах існування не реалізується і чисте фізіологічне розуміння правила оптимуму. Екологічний оптимум (оптимум ареалу, оптимальні місцезональності) не є поєднанням всіх чинників в оптимальному виразі. Це найбільш сприятливе поєднання всіх або хоча би провідних екологічних чинників, кожен з яких частіше за все дещо відхиляється від фізіологічного оптимуму. І навпаки, песимум ареалу (песимальні стації) визначається як тери-



торія з найменш "вдалим" поєднанням чинників, хоча деякі з них можуть бути виражені в цілком сприятливих дозах.

Уявлення про оптимум залежить і від взаємин різних видів у складі біогеоценозу. На цій основі можна говорити про неспівпадіння понять оптимуму на організменному, популяційному і біогеоценотичному рівнях.

**Взаємодія чинників в комплексах.** Сукупну дію на організм декількох чинників середовища позначають терміном **контамінація** (лат. *contaminatio* – змішення). Екологічно важлива та обставина, що контамінація не є простою сумою впливу чинників. При комплексному впливі між окремими чинниками встановлюються особливі взаємодії, коли вплив одного чинника в якійсь мірі змінює (підсилює або послаблює) характер дії іншого.

Відомо, наприклад, що процеси газообміну у риб істотно розрізняються в умовах різної солоності води. У дослідях з жуками *Blastophagus piniperda* у фотоградієнтній камері виявилось, що реакція на світло залежить від температури: при  $+25^{\circ}\text{C}$  жуки проявляють позитивний фототропізм, при відхиленнях до  $+20$  і  $+30^{\circ}\text{C}$  — нейтральну реакцію на світло, а при нижчих і вищих температурах — негативну.

Широко відоме значення вологості повітря під час реакції тварин на зміни температури. У сухому повітрі дія високих температур переноситься гомойотермними тваринами відносно легко, тоді як висока вологість істотно знижує температурні пороги нормального функціонування організму.

Подібні приклади можна продовжувати, проте практично у всіх випадках легко виявляється характер взаємовпливу лише двох чинників. Пояснюється це тим, що дуже важко встановити взаємний вплив більшого числа чинників. Це завдання під силу лише сучасній комп'ютерній техніці, але для його розв'язання потрібна велика попередня робота.

**Модифікуючі чинники.** Деякі чинники середовища, не беручи участі прямо в тих або інших фізіологічних процесах, істотно змінюють дію інших чинників, що мають до цих процесів пряме відношення. Так, вітер крім механічної дії істотно змінює водний і енергетичний обмін, сприяючи охолодженню і посиленню випаровування. Для помірних і холодних ландшафтно-кліматичних зон вітер є важливим компонентом, що визначає суворість погоди, особливо в зимовий час. В цих умовах

адекватним комплексним показником погоди є коефіцієнт її суворості, що розраховується за формулою, яка враховує температуру повітря і швидкість вітру:

$$S = (1 - 0,004t) (1 + 0,272v)$$

де  $S$  — суворість погоди в балах,  $t$  — температура повітря, °C,  $v$  — швидкість вітру, м/с.

Чим нижча температура і вища швидкість вітру, тим вище бал коефіцієнта суворості погоди.

Течія в континентальних водоймах визначає кисневий режим, умови накопичення органічних відкладів, можливість росту водних рослин тощо, а відповідно цьому — склад і екологічний стан водних екосистем, що істотно відрізняється у водоймах різного типу. Такий характер впливу називають **непрямим або опосередкованим**. **Змінюючи форму і силу впливу фундаментальних екологічних чинників, модифікуючі чинники впливають на комплекс умов життя рослин і тварин та стають часом екологічно не менш важливими, ніж чинники, що безпосередньо впливають на метаболізм.**

На більшій частині земної кулі важливим сезонним модифікуючим чинником виявляється, зокрема, сніговий покрив. У Східній Європі і північній Азії кліматичні зони, що характеризуються вираженою зимою, поширені до 35° північної широти і займають на території колишнього Союзу РСР 21 млн. км<sup>2</sup>. Сніговий покрив безпосередньо не впливає на метаболічні процеси, але створює специфічні сезонні умови життя рослин і тварин в декількох напрямках. Зокрема, механічні властивості снігу є перешкодою для пересування багатьох наземних тварин. Умови пересування залежать як від висоти снігового покриву, так і від його щільності, яка в середньому коливається в Лісовій зоні від 0,14 до 0,32 г/см<sup>3</sup>.

Сніговий покрив створює і певні сприятливі умови, зокрема мікрокліматичні. Сніг, особливо рихлий, пухнастий, має гарні теплоізолюючі властивості. Теплопровідність снігу, в середньому, залежно від його структури, коливається в межах 0,0001—0,0021 Дж/см<sup>3</sup>·сек. на 1°C, що близько до теплопровідності повітря (0,0002) і істотно нижче, ніж у води (0,0059 Дж/см<sup>3</sup>·сек. на 1°C). Завдяки цьому, як уже згадували, на певній глибині в товщі снігу і на поверхні землі під ним температурний режим

істотно сприятливіший, ніж на поверхні снігу. При достатньо високому сніговому покриві в середині зими в умовах лютих морозів температура на ґрунті може бути на 15—30°C вище, ніж на поверхні. Це дозволяє дрібним ссавцям (*миші, нориці, землерийки*, навіть *кроти*) вести активний спосіб життя протягом всієї зими.

Таким чином, модифікуючий вплив снігового покриву на комплекс екологічних чинників зумовив еволюційне формування видового складу фауни так званої "зони рихлого багатосніжжя" і закріплення ряду специфічних адаптацій (морфологічних, фізіологічних і поведінкових) у представників цієї фауни.

**Лімітуючі чинники. Правило мінімуму.** Якщо спільний вплив на організм двох чинників розшифровується відносно легко, то вплив складного багаточленного і динамічного комплексу чинників середовища на рівні сучасних знань поки що не піддається об'єктивній оцінці з прогностичною точністю. Проте для практичного уявлення про умови існування даного виду важливо, що чинники які необхідні для існування його особин мають різне значення. Ще в середині XIX ст. відомий німецький хімік Ю. Лібіх, розробляючи систему застосування мінеральних добрив, сформулював **правило мінімуму**, відповідно до якого **можливість існування даного виду в певному районі і ступінь його процвітання залежать від чинників, представлених в найменшій кількості.**

З урахуванням ряду поправок правило мінімуму найчастіше наводиться у формулюванні відомого німецького еколога А. Тінсманна (1939): "Той з необхідних чинників середовища визначає щільність популяції даного виду живих істот, який впливає на стадію розвитку, що має найменшу екологічну валентність, при тому впливає в кількості або інтенсивності, найбільш далекій від оптимуму".

В природі закономірності, що лежать в основі правила мінімуму, визначають багато важливих моментів географічного поширення, морфології, екології і фізіології тварин і рослин. Саме лімітуючі екологічні чинники у низці випадків обмежують проникнення виду до тих або інших типів оселищ. У багатьох випадках "екологічні бар'єри" формували в історії видів їх сучасні ареали. Вище згадувалось обмеження поширення низки видів на північ у зв'язку з глибиною снігового покриву. Нестача джерел вологи, наприклад, жорстко обмежує можливість заселення

аридних зон малорухливими тваринами.

Як пристосування до лімітуючих чинників в еволюції тварин сформувалися деякі специфічні форми поведінки — такі, як солонцювання, водопійні міграції, переміщення, пов'язані з уникненням несприятливої дії багатосніжжя і ін. Загальний характер активності нерідко програмується дією лімітуючих чинників — зимова і літня сплячка (заціпеніння), перерва добової активності в спекотні години доби і таке інше.

На базі пристосування до лімітуючих чинників в еволюції ряду таксонів виникли екологічні конвергенції і паралелізми, коли в різних, у тому числі і неспоріднених групах, виникають однотипні морфологічні або фізіологічні особливості. Наприклад, фізіологічні адаптації до дефіциту кисню викликали до життя схожі адаптації в різних, далеко не споріднених, групах тварин. Однонаправлені зміни властивостей гемоглобіну у напрямі підвищення його спорідненості до кисню у ряду видів риб, з одного боку, і у високогірних ссавців — з іншого. Перебудова типів азотистого метаболізму при зміні водного середовища на повітряне характеризує багато таксонів як безхребетних, так і хребетних тварин. Подібного роду паралелізми легко пояснюються пристосуванням до одних і тих же лімітуючих чинників середовища, що визначають саму можливість існування в даних умовах.

Таким чином, принципових шляхів адаптації до певного чинника небагато; адаптивні механізми повністю запрограмовані фізико-хімічною природою даного чинника.

У еволюції крупних таксонів адаптація до лімітуючих чинників нерідко визначала найбільш фундаментальні перебудови морфології і фізіології. Так, вихід хребетних тварин на суходіл був неможливий без подолання двох принципових лімітуючих чинників: малої щільності середовища і низької його вологості. У водному середовищі, щільність якого співставима з щільністю тіла тварин, організми плавають і локомоторна система функціонувала лише для надання тілу поступального руху.

У повітряному середовищі такий принцип локомоції виявився непридатним. Завдяки малій щільності повітря наземні тварини притиснуті до субстрату вагою власного тіла. Еволюційно це завдання вирішувалося шляхом формування кінцівок типу важеля, здатних одночасно забезпечити функцію опори на субстрат і функцію поступального руху. Таким

чином, чотириногі, тобто наземні хребетні, виникли як результат адаптації до низької щільності середовища.

Низька вологість повітряного середовища лімітувала функціонування водного типу дихальної системи, оскільки створювала постійну загрозу висихання поверхні дихального епітелію. Пристосування до дихання в новому середовищі — поява легенів. У легенево-дихаючих тварин дихальний епітелій не сполучається з повітряним середовищем, а пов'язаний з ним вузькими повітряними шляхами і забезпечений системою залоз, що звожують як поверхню дихального епітелію, так і повітря, що підводиться до нього. Одночасно йшли еволюційні перебудови покривів, спрямовані на зниження втрат вологи через поверхню тіла.

Характерно, що аналогічні за принципом, хоча і засновані на інших морфологічних особливостях, пристосування формувалися і у ряду таксонів безхребетних тварин під час освоєння повітряного місця існування.

### **Правило двох рівнів адаптації**

Організм, як і будь-яка інша біологічна система, перебуває в складних і мінливих умовах середовища, з яким підтримує безперервні і життєво важливі взаємозв'язки, засновані на обмінних процесах.

**Стійкість організменної системи, її відносна самостійність (індивідуальність), так само як і здійснення повсякденних функцій, залежать від того, наскільки структура і фізіологічні властивості організму зберігають свої головні особливості на тлі зовнішніх умов, що змінюються.** Саме в цьому полягає принцип гомеостазу на рівні організму.

Поняття гомеостазу давно використовується в фізіології. Спочатку припускалось, що комплекс адаптивних реакцій забезпечує постійність внутрішнього середовища організму. Звідси виник і сам термін, який переводиться як "однаковий стан". Пізніше з'ясувалося, що сталість внутрішніх параметрів організму відносна, динамічна. Функціонування численних механізмів адаптації вже само по собі викликає певні зміни внутрішнього середовища організму. Тому правильніше вважати, що гоме-

оста́з — це стан динамічної рівноваги організму з середовищем, при якому організм зберігає свої властивості і здатність до здійснення життєвих функцій на тлі змінних зовнішніх умов. Цей стан досягається в результаті функціонування двох генеральних адаптивних систем, що діють на основі різних принципів.

Очевидно, якщо зовнішні умови протягом достатньо тривалого часу зберігаються більш-менш постійними (зберігають сталий режим коливань навколо якогось середнього рівня), то в організмі функції (життєдіяльність) стабілізуються на рівні, адаптивному по відношенню до цього середнього (типового) стану середовища.

Так, відмінності в кліматі визначають географічні відмінності в налаштуванні функціональних систем організмів, тобто різний рівень стабілізації адаптивних систем. Закономірна зміна середніх умов в часі або в просторі спричиняє за собою перехід на інший рівень стабілізації (сезонні температурні адаптації, зміна типів осморегуляції при анадромних і катадромних міграціях риб).

Але повної ідентичності умов, їх абсолютної повторюваності в природі не буває. В цьому випадку відхиленням конкретних умов від середнього статистичного рівня відповідатимуть функціональні адаптації, що лабільно відповідають на ці відхилення і спрямовані на забезпечення максимальної ефективності функціонування організму в межах даного стабілізованого стану. Здатність до функціональних адаптацій тим вище, чим більш лабільним є даний чинник в природних умовах існування виду. Ця обставина відбивається на величині властивого для виду діапазону змін чинника, що витримують особини, тобто на його екологічній валентності.

Таким чином, за принциповим екологічним значенням адаптивні механізми можна розділити на дві групи:

1. Механізми, що забезпечують адаптивний характер загального рівня стабілізації окремих функціональних систем і організму в цілому щодо найбільш генералізованих і стійких параметрів місця існування.

2. Лабільні реакції, що підтримують відносну постійність загально-го рівня стабілізації шляхом включення адаптивних функціональних реакцій під час відхилення конкретних умов середовища від середніх характеристик.

Ці дві системи, два рівні адаптації діють спільно, і їх взаємодія забезпечує точне "припасування" функцій організму до конкретного стану чинників середовища, а зрештою і стійке його існування в умовах складного і динамічного середовища.

Наприклад, в системі теплообміну гомойотермних тварин певна група пристосувальних механізмів забезпечує загальний рівень адаптованості організму до середніх температурних умов даного географічного району і (або) сезону року. Це — густина, товщина і структура теплоізолюючих покривів, товщина підшкірного жирового прошарку, ряд біохімічних особливостей, що визначають загальний рівень теплопродукції і можливість її форсування. Іноді ці пристосування об'єднують терміном "температурні адаптації" на противагу реакціям терморегуляції (хімічної і фізичної), що забезпечують відповідь організму на швидкі, короткочасні, часто незакономірні відхилення температури середовища від її середнього значення, властивого даному сезону, географічному району. Діючи спільно з реакціями стабільного типу, ці лабільні функціональні адаптації підтримують відповідність життєдіяльності організму конкретному стану середовища, не порушуючи постійності загального рівня системи теплообміну. Цей рівень змінюється лише при стійкій (наприклад, сезонній) перебудові температурного режиму середовища.

Цей приклад показує, що ці дві принципіві категорії адаптивних механізмів мають різне біологічне значення. Вони діють одночасно, не переходячи одне в одного і не виключаючи одне одного. Саме сумісна функція різних за рівнем адаптивних систем забезпечує максимальну ефективність пристосування організму до конкретних умов при мінімальних витратах енергії на адаптацію, що є основним біологічним завданням адаптації взагалі.

Ті ж принципіві механізми виявляються і на надорганізменних рівнях. Найбільш загальною формою доповнення розглянутої схеми шляхів адаптації до процесів еволюційного перетворення крупних таксонів є розроблена акад. О.М. Северцовим (1939) концепція ароморфозів і ідіоадаптацій, використання якої набагато ширше, ніж це зазвичай вважається. У подальшому буде показана можливість застосування правила двох рівнів адаптації до популяцій і біоценозів. Можна стверджувати, що біологічні системи будь-якої складності адаптуються до умов

**функціонування двома способами: шляхом лабільних функціональних адаптацій в межах сталого рівня стабілізації системи і шляхом зміни цього загального рівня стабілізації.**

Ці два шляхи відображають "стратегію" і "тактику" адаптивного процесу і відповідають масштабам коливань зовнішніх умов. В принципі умови середовища, що викликають необхідність адаптивної відповіді, можуть бути виражені або відносно нетривалими (іноді незакономірними) відхиленнями різних параметрів від їх середніх значень, або стійкими змінами середнього рівня (режиму) умов навколишнього середовища.



### Контрольні запитання до розділу 7

1. Що, у широкому розумінні, означає термін "адаптація".
2. Як зрозуміти вираз "адаптація за принципом толерантності".
3. Що лежить в основі адаптації за резистентним типом.
4. Як називається кількість (доза) чинника, що відповідає потребам організму і забезпечує найбільш сприятливі умови для його життя.
5. Яку назву мають зони кількісного виразу чинника, що відхиляється від оптимуму, але, що не порушує життєдіяльність організму.
6. Що таке екологічна валентність виду до даного чинника.
7. Поясніть поняття екологічного оптимуму і песимуму ареалу виду.
8. Яким терміном позначають сукупну дію на організм декількох чинників середовища.
9. Що таке "модифікуючі чинники".
10. Сформулюйте правило мінімуму Ю. Лібіха.
11. Наведіть правило мінімуму в формулюванні А. Тінемана.
12. В чому полягає принцип гомеостазу на рівні організму.
13. На які групи за принциповим екологічним значенням можна розділити адаптивні механізми.
14. Якими способами біологічні системи будь якої складності адаптуються до умов функціонування.
15. Скільки рівнів адаптації забезпечують стійке існування організму в умовах мінливого середовища.

## Розділ 8. БІОЦЕНОЗИ. ВЗАЄМВІДНОСИНИ В БІОЦЕНОЗАХ

---

Кожен організм живе в оточенні багатьох інших, вступає з ними у найрізноманітніші відносини як з негативними, так і з позитивними для себе наслідками і, кінець кінцем, не може існувати без цього живого оточення.

Безпосереднє живе оточення організму складає його біоценогічне середовище. Представники кожного виду здатні існувати лише в такому живому оточенні, де зв'язки з іншими видами забезпечують їм оптимальні умови існування. **Угрупування видів, що спільно мешкають і взаємно пов'язані, називають біоценозами** (від лат. "біос" – життя, "ценозіс" – загальний).

Поняття "біоценоз" – одне з найважливіших в екології. Цей термін був запропонований 1877 р. німецьким гідробіологом К. Мебіусом, який вивчав умови існування устриць в Північному морі. Він встановив, що *устриці* можуть жити лише в певних умовах (глибина, течії, характер ґрунту, температура води, солоність) і що разом з ними постійно мешкає певний набір інших видів – *молюсків, риб, ракоподібних, голкошкірих, черв'яків, кишковопорожнинних, губок* тощо.

За Мебіусом, можливість декількох видів тривалий час співіснувати в одному біоценозі є результат природного добору і вона склалася в історичному розвитку видів. Масштаби біоценотичних угруповань організмів дуже різні, від угруповання подушок лишайників на стовбурах дерев або пня, що розкладається, до населення цілих ландшафтів – лісів, степів, пустель.

Принципової різниці між біоценотичними угрупованнями різних масштабів немає. Дрібніші угруповання входять відносно автономною складовою частиною в більші, а ті, у свою чергу, є частинами угруповань ще більших масштабів.

Таким чином, організація життя на біоценотичному рівні ієрархічна. Із збільшенням масштабів угруповань посилюється їх складність і частка непрямих зв'язків між особинами видів.

Обговорюючи загальні принципи організації життя на Землі, відомий вітчизняний біолог В. М. Беклемішев писав: "Всі біоценотичні ступені організації, від океанічних і епіконтинентальних комплексів до будь-яких мікроскопічних лишайників на стовбурі сосни мало індивідуалізовані, мало інтегровані, низько організовані, слабозамкнені. Це розпливчасті, не дуже визначені, часто важко вловимі колективні утворення, складно переплетені між собою, непомітно переходять одне в одне і проте цілком реальні, такі, що існують і діють, які нам треба розуміти у всій їх складності і розпливчатості, що і складає завдання біоценології зі всіма її відгалуженнями".

Таким чином, будучи, як і організми, структурними одиницями живої природи, біоценози складаються і підтримують свою стійкість на основі інших принципів. Вони є системами так званого каркасного типу, без особливих керуючих і координуючих центрів (як, наприклад, нервова або гуморальна системи організмів), але також ґрунтуються на численних і складних внутрішніх зв'язках, мають закономірну структуру і певні межі стійкості.

Найважливішими особливостями систем, що відносяться до надорганізмального рівня організації життя, за класифікацією німецького еколога В. Тішлера, є наступні.

1. Угрупування завжди виникають, складаються з готових частин (представників різних видів або цілих комплексів видів), наявних в навколишньому середовищі. Цим спосіб їх виникнення відрізняється від формування окремого організму, особини, яке відбувається шляхом поступового диференціювання зачатків.

2. Частини угруповання замінні. Один вид (або комплекс видів) може зайняти місце іншого зі схожими екологічними вимогами без збитку для всієї системи. Частини ж (органи) будь-якого організму унікальні.

3. Якщо в цілісному організмі підтримується постійна координація, узгодженість діяльності його органів, клітин і тканин, то надорганізмальна система існує в основному за рахунок врівноваження протилежно спрямованих сил. Інтереси багатьох видів в біоценозі прямо протилежні. Наприклад, хижаки – антагоністи своїх жертв, проте вони існують разом, в рамках єдиного угруповання.

4. Угрупування засновані на регуляції чисельності одних видів

іншими.

5. Граничні розміри організму обмежені його внутрішньою спадковою програмою. Розміри надорганізменних систем визначаються зовнішніми причинами. Так, біоценоз сосняка-біломошника може займати невелику ділянку серед боліт, а може простягатися на значну відстань на території з відносно однорідними абіотичними умовами.

### Структура біоценозу

Структура будь-якої системи – це закономірності в співвідношенні і зв'язках її частин. Структура біоценозу багатопланова, і при вивченні її виділяють різні аспекти.

### Видова структура біоценозу

Розрізняють поняття "видове багатство" і "видова різноманітність" біоценозів. **Видове багатство** – це загальний набір видів угруповання, який виражається списками представників різних груп організмів. **Видова різноманітність** – це показник, що відображує не тільки якісний склад біоценозу, але і кількісні взаємовідносини видів.

Розрізняють бідні і багаті видами біоценози. У полярних арктичних пустелях і північній тундрі при крайньому дефіциті тепла, в безводних пустелях, у водоймах, сильно забруднених стічними водами, скрізь, де одні або відразу декілька чинників середовища істотно відхиляються від середнього оптимального для життя рівня, угруповання збіднені, оскільки лише небагато видів можуть пристосуватися до таких крайніх умов. Малий видовий спектр і в тих біоценозах, які часто піддаються будь-яким катастрофічним впливам, наприклад щорічному затопленню під час повеней або регулярному знищенню рослинного покриву при оранці, застосуванні пестицидів і інших антропогенних втручаннях. І, навпаки, скрізь, де абіотичні умови середовища в середньому наближаються до оптимальних для життя, виникають надзвичайно багаті видами угруповання. Прикладами їх можуть служити тропічні ліси, коралові рифи з їх різноманітним населенням, долини річок в аридних районах.

Видовий склад біоценозів, крім того, залежить від тривалості їх іс-

нування, історії кожного біоценозу. Молоді угруповання, що тільки формуються, зазвичай включають менший набір видів, ніж ті, що давно склалися, зрілі. Біоценози, створені людиною (поля, сади, городи), також бідніші видами, ніж схожі з ними природні системи (лісові, степові, лугові).

Складність видового складу угруповань значною мірою залежить від різnorodності місця існування. У таких місцях, де можуть знайти для себе умови різні за екологічними вимогами види, формуються багатші за флорою і фауною угруповання.

Вплив різnorodності умов на різноманітність видів виявляється, наприклад, в так званому *приграничному*, або *узлісному*, ефекті. Загальновідомо, що на узліссях зазвичай пишніше і багатше рослинність, гніздиться більше видів птахів, трапляється більше видів комах, павуків, ніж у глибині лісу. Тут різноманітніші умови освітленості, вологості, температури. Чим більші відмінності двох сусідніх біотопів, тим різноманітніші умови на їх межах і тим сильніше виявляється узлісний ефект. Видове багатство сильно зростає в місцях контактів лісових і трав'яних, водних і суходільних угруповань. Прояв узлісного ефекту характерний для флори і фауни проміжних смуг між контрастними природними зонами (лісотундра, лісостеп).

Окрім числа видів, що входять до складу біоценозу, для характеристики його видової структури важливо визначити їх кількісне співвідношення. Якщо порівняти, наприклад, два гіпотетичні угруповання, що включають по 100 особин п'яти однакових видів, з біоценотичної точки зору вони можуть виявитися нерівноцінними. Угруповання, в якому 96 особин зі 100 належать до одного виду і по одній особині – до чотирьох інших, видається набагато одноманітнішим, ніж те, в якому всі 5 видів представлені однаково – по 20 особин.

*Чисельність* тієї або іншої групи організмів в біоценозах істотно залежить від їх розмірів. Чим дрібніші особини, тим вище їх чисельність в біотопі. Так, як уже згадувалось, в ґрунтах кількість *найпростіших* обчислюється багатьма десятками мільярдів на квадратний метр, *нематод* – декількома мільйонами, *кличів* і *колембол* – десятками або сотнями тисяч, *дощових черв'яків* – десятками або сотнями особин. Чисельність риючих хребетних – *мишоподібних гризунів*, *кротів*, *сліпаків* та *сліпачків*

розраховують вже не на квадратні метри, а на гектари площі.

Слід зазначити, що досить часто чисельність плутають, або вважають однаковим, з поняттям щільність. Це не так. **Чисельність** – це кількість особин виду в біоценозі. **Щільність** – це кількість особин виду на одиниці площі. Різниця цілком зрозуміла.

*Розмірність* особин видів, що входять до складу природних біоценозів, розрізняється в гігантських масштабах. Наприклад, кити перевершують бактерій в 5 млн. разів за довжиною і в  $3 \cdot 10^{20}$  за об'ємом. Навіть в межах окремих систематичних груп такі відмінності дуже великі. Якщо порівняти, наприклад, гігантські дерева і дрібні трави в лісі, крихітних землерийок і великих ссавців – лося, бурого ведмедя різниця стане очевидною. Різномірні групи організмів живуть в біоценозі в різних масштабах простору і часу. Наприклад, життєві цикли одноклітинних можуть протікати в межах години, а життєві цикли крупних тварин розтягнуті на десятки років. Життєвий простір такої комахи, як *галиця*, може обмежуватися замкненим галлом на одному листку рослини, тоді як крупніші комахи – *бджоли* збирають нектар в радіусі кілометра і більше.

У кожному угрупованні можна виділити групу основних, найбільш чисельних в кожному розмірному класі видів, зв'язки між якими, по суті, є визначальними для функціонування біоценозу в цілому. Види, переважаючі за чисельністю, є домінантами угруповання. Наприклад, в ялинових лісах серед дерев домінує ялина, в трав'яному покриві – квасениця й інші види, в пташиному населенні – *корольок*, *малинівка*, *вівчарик-ковалик*, серед мишоподібних гризунів – *руда* і *червоно-сіра нориці*.

*Ступінь домінування* – показник, що відображає відношення числа особин даного виду до загального числа всіх особин даного угруповання. Так, наприклад, якщо з 200 птахів, зареєстрованих на даній території, 80 складають *зяблики*, ступінь домінування цього виду серед пташиного населення дорівнює 40 %.

Показники домінування легко обчислюються за допомогою, наприклад, індексу домінування Сімпсона:

$$C = \sum (n_i/N)^2$$

де  $n_i$  – оцінка "значущості" кожного виду (число особин, біомаса, продукція);

**N** – загальна оцінка "значущості".

Проте не всі домінуючі види однаково впливають на біоценоз. Серед них виділяються ті, які своєю життєдіяльністю найбільшою мірою створюють середовище для всього угруповання і без яких існування більшості інших видів неможливе. Такі види називають **едифікаторами** (буквальний переклад з латини – будівельники). Видалення виду-едифікатора з біоценозу зазвичай викликає зміну фізичного середовища, в першу чергу мікроклімату біотопу. Окрім відносно невеликого числа видів-домінуючих, до складу біоценозу входить зазвичай значна кількість нечисленних і навіть рідкісних форм.

Рідкісні і нечисленні види також дуже важливі для життя біоценозу. Вони створюють його видове багатство, збільшують різноманітність біоценотичних зв'язків і служать резервом для поповнення і заміщення домінуючих, тобто, додають біоценозу стійкості і забезпечують надійність його функціонування в різних умовах. Чим більший резерв подібних "другорядних" видів в угрупованні, тим більша ймовірність того, що серед них знайдуться такі, які зможуть виконати роль домінуючих при будь-яких змінах середовища.

Між чисельністю видів-домінуючих і загальним видовим багатством угруповання існує певний зв'язок. **Чим специфічніше умови середовища, тим бідніший видовий склад угруповання і тим вище може бути чисельність окремих видів.** Ця закономірність отримала назву **правила А. Тінемана**, від імені німецького вченого, який вивчав особливості видової структури угруповань в 30-і роки минулого століття. У бідних видах біоценозах чисельність особин окремих видів може бути надзвичайно високою. Достатньо пригадати спалахи масового розмноження *лемінгів* в тундрі або *комах-шкідників* в агроценозах.

Порівняння двох або більше біоценозів за числом видів можна здійснити за допомогою показника подібності Серенсена:

$$S = \frac{2C}{A+B}$$

де **A** – число видів в пробі А;  
**B** – число видів в пробі В;

$S$  – число видів, загальних для обох проб.

Показником відмінності є величина  $I - S$ .

*Кількісні характеристики виду в біоценозі.* Для оцінки ролі окремого виду у видовій структурі біоценозу використовують різні показники, засновані на кількісному обліку.

*Щільність виду* – це число особин даного виду на одиницю площі або об'єму займаного простору, наприклад число дрібних ракоподібних в 1 дм<sup>3</sup> води у водоймі або число птахів, що гніздяться на 1 км<sup>2</sup> степової ділянки. Іноді для розрахунку щільності замість числа особин використовують значення їх біомаси.

*Частота трапляння* характеризує рівномірність або нерівномірність розподілу особин виду в біоценозі. Вона розраховується як процентне відношення числа проб або облікових майданчиків, де трапляються особини виду, до загального числа таких проб або майданчиків. Чисельність і трапляння виду не пов'язані прямою залежністю. Вид може бути чисельним, але з низькою частотою трапляння або нечисельним, але таким, особини якого трапляються досить часто.

Для оцінки кількісного співвідношення видів в біоценозах в сучасній екологічній літературі часто використовують **індекс різноманітності**, що обчислюється за формулою Шенона:

$$H = - \sum P_i \log_2 P_i$$

де  $P_i$  – частка кожного виду в угрупованні (за чисельністю особин або масою), а  $\log_2 P_i$  – логарифм  $P_i$  з основою 2.

Для визначення видової різноманітності існують і інші індекси:

індекс Маргалефа  $d_1 = S - 1/\log N$ ; індекс Міхника  $d_2 = S/\sqrt{N}$ ;

індекс Одума, Кантлона і Корнікера  $d_3 = S$  на 1000 особин;

де  $S$  – число видів;

$N$  – число особин і так далі

Також використовується показник (індекс) вирівняності Пієлу:

$$e = \frac{\bar{H}}{\log S}$$

де  $H$  - показник Шенона;



S – число видів.

Примітка: для обчислення індексів Маргалефа і Пієлу застосовується натуральний логарифм; для індексу Шенона – логарифм з основою 2.

### Просторова структура біоценозу

Та ділянка абіотичного середовища, яку займає біоценоз, називається **біотоп**. Інакше кажучи, біотоп – місце існування біоценозу (від лат. *bios* – життя, *topos* – місце).

Просторова структура наземного біоценозу визначається перш за все складом його рослинної частини – фітоценозу, розподілом наземної і підземної маси рослин.

Як відомо, при спільному рості рослин, різних за висотою, фітоценоз часто набуває чіткого ярусного складу: асимілюючі надземні органи рослин і підземні їх частини розташовуються в декілька ярусів, по-різному використовуючи і змінюючи середовище. Ярусність особливо добре видна в лісах помірного поясу. Наприклад, в ялинових лісах чітко виділяються деревний, трав'яно-чагарничковий і моховий яруси. П'ять або шість ярусів можна виділити і в широколистяному лісі:

перший, або верхній, ярус утворений деревами першої величини (дуб черешковий, липа серцевидна, клен платановидний, в'яз гладкий і ін.);

другий – деревами другої величини (горобина звичайна, дикі яблуна і груша, черемха, верба козяча і ін.);

третій ярус складає підлісок, утворений чагарниками (ліщина звичайна, жостір ломкий, жимолость лісова, бересклет європейський і ін.);

четвертий складається з високих трав і чагарничків (борці, бор розлогий, чистець лісовий, чорниця, брусниця та ін.);

п'ятий ярус складений з нижчих трав (снить звичайна, осока волосиста, і ін.);

у шостому ярусі – найбільш низькі трави, такі, як копитник європейський.

Підріст дерев і чагарників може бути різного віку і різної величини і не утворює особливих ярусів. Найбільш багатоярусні дощові тропічні ліси, найменш – штучні лісові насадження. У лісах завжди є і **між'ярусні (позаярусні) рослини** – це водорості і лишайники на стовбурах і гіл-

ках дерев, вищі спорові і квіткові епіфіти, ліани і ін.

Тварини також переважно приурочені до того або іншого ярусу ро-слинності. Деякі з них взагалі не покидають відповідного ярусу. Наприклад, серед комах виділяють наступні групи:

мешканці ґрунту – *геобій*;

наземного, поверхневого шару – *герпетобій*;

мохового ярусу – *бріобій*;

травостою – *філлобій*;

вищих ярусів – *аеробій*.

Розчленованість в горизонтальному напрямі – **мозаїчність** – властива практично всім фітоценозам, тому в їх межах виділяють структурні одиниці, які отримали різні назви: мікроугруповання, мікроценози, мікрофітоценози, парцели. Ці мікроугруповання розрізняються видовим складом, кількісним співвідношенням різних видів, зімкнутістю, продуктивністю і іншими властивостями. Мозаїчність, як і ярусність, динамічна: відбувається зміна одних мікроугруповань іншими, розростання або скорочення їх в розмірах.

### Екологічна структура біоценозу

Різні типи біоценозів характеризуються певним співвідношенням екологічних груп організмів, яке віддзеркалює **екологічну структуру угруповання**. Біоценози зі схожою екологічною структурою можуть мати різний видовий склад.

Види, що виконують одні і ті ж функції в подібних біоценозах, називають **вікаруючими** (ті, що заміщують). Явище **екологічного вікаріату** широко поширене в природі. Наприклад, подібна роль належить *кунци* в європейській і *соболу* в азійській тайзі, *бізона* в преріях Північної Америки, *антилопи* в саванах Африки, *дикого коня* і *кулана* в степах Азії.

Конкретний вид у біоценозі в певній мірі – випадкове явище, оскільки угруповання формуються з тих видів, які є в навколишньому середовищі. Але екологічна структура біоценозів, що складаються в певних кліматичних і ландшафтних умовах, строго закономірна. Так, наприклад, в біоценозах різних природних зон закономірно змінюється спів-

відношення фітофагів і сапрофагів. В степових, напівпустельних і пустельних районах тварини-фітофаги переважають над сапрофагами, в лісових угрупованнях помірного поясу, навпаки, сильніше розвинена сапрофагія. Основний тип живлення тварин в глибинах океану – хижацтво, тоді як в освітленій, поверхневій зоні пелагіалі багато фільтраторів, споживаючих фітопланктон, або видів зі змішаним характером живлення. Зрозуміло, що трофічна структура таких угруповань різна.

Екологічна структура угруповань відображає також співвідношення таких груп організмів, як гігрофіли, мезофіли і ксерофіли, а також спектри життєвих форм. Різноманітність і значна кількість представників тієї або іншої екологічної групи організмів характеризують їх біотоп з точністю не меншою, ніж під час застосування точних вимірювань фізичних і хімічних параметрів середовища.

Такий підхід до оцінки біоценозів, при якому використовуються загальні характеристики його екологічної, видової і просторової структури, називають макроскопічним. Це узагальнена крупнопланова характеристика угруповань, що дозволяє орієнтуватися у властивостях біоценозу при плануванні господарських заходів, прогнозувати наслідки антропогенного впливу, оцінювати стійкість системи.

Мікроскопічний підхід – це розшифровка зв'язків кожного окремого виду в угрупованні, детальне вивчення найтонших деталей його екології. Це завдання досі не виконане відносно переважної більшості видів внаслідок надзвичайного різноманіття живих форм в природі і складності і трудомісткості вивчення їх екологічних особливостей.

### **Відносини організмів в біоценозах**

Основу виникнення і існування біоценозів забезпечують відносини організмів, їх зв'язки, в які вони вступають населяючи один і той же біотоп. Ці зв'язки визначають основні умови життя видів в угрупованні, можливості здобування їжі і завоювання нового простору.

Класифікації біоценотичних відносин можна будувати з використанням різних принципів. Один з популярних підходів – оцінка можливого результату контактів двох особин. Для кожної з них результат може

бути: позитивний, негативний або нейтральний. Поєднання цих результатів дає комбінацію із 6 варіантів, яка і покладена в основу цієї класифікації.

### Відносини хижак-жертва, паразит-хазяїн

Відносини типу **хижак-жертва, паразит-хазяїн** – це прямі трофічні зв'язки, які для одного з партнерів мають негативні, а для іншого – позитивні наслідки. Фактично, до цього типу екологічних взаємодій можна віднести всі варіанти трофічних зв'язків. Хоча *корову*, що пасеться на луці і *дятла*, що видобуває личинок з-під кори дерева, зазвичай не називають хижаками, той тип взаємин, в які вони вступають з організмами, що слугують їм кормом, має багато загального з відносинами хижака і його жертв. Тому в західній літературі зв'язок хижак – жертва розуміється зазвичай в широкому сенсі, включаючи всі форми добування їжі. Ці форми, у свою чергу, підрозділяються на декілька категорій: **1) справжнє хижацтво, або хижацтво у вузькому сенсі слова; 2) паразитизм; 3) збирацтво і 4) випас.**

Хижаками зазвичай називають тварин, що живляться іншими тваринами, яких вони ловлять і вбивають. Для хижаків характерна особлива мисливська поведінка.

Якщо розміри жертв набагато менше розмірів тварин, що живляться ними, чисельність об'єктів живлення висока і самі вони досяжні – в цьому випадку діяльність м'ясоїдного виду перетворюється на пошук і просте збирання здобичі і називається **збирацтво**. Збирач витрачає енергію в основному на пошук, а не на захоплення їжі. Таке "збирання" характерне, наприклад, для ряду комахоїдних птахів – *куликів-зуйків, сивок, зябликів, щевриків* і ін.

Проте між типовим хижацтвом і типовим збирачем у м'ясоїдних існує безліч проміжних способів добування харчу. Наприклад, ряд комахоїдних птахів характеризується мисливською поведінкою під час ловлі комах. Так, *серпокрильці, ластівки* наздоганяють здобич у вільному польоті. *Сорокопуди, мухоловки* підстерігають і потім наздоганяють жертву як типові хижаки-свавці. В той же час, спосіб живлення м'ясоїдних збирачів дуже подібний на збирання нерухомої їжі рослинними тва-

ринами, наприклад насіннеїдними птахами або гризунами (*горлиця, сизий голуб, чечевиця, лісова миша, хом'яки*), для яких також характерні спеціалізовані пошукові форми поведінки.

За способом здобування кормових об'єктів збирач наближається до типового пасіння фітофагів. Специфіка пасіння полягає в поїданні нерухомого корму, що знаходиться у відносному достатку, на пошуки якого не доводиться витратити багато зусиль. Такий спосіб живлення характерний як для стада копитних на луці, так і для листогризучої гусені в кроні дерева або личинок сонечка в колоніях попелиці (Рис. 8.1).

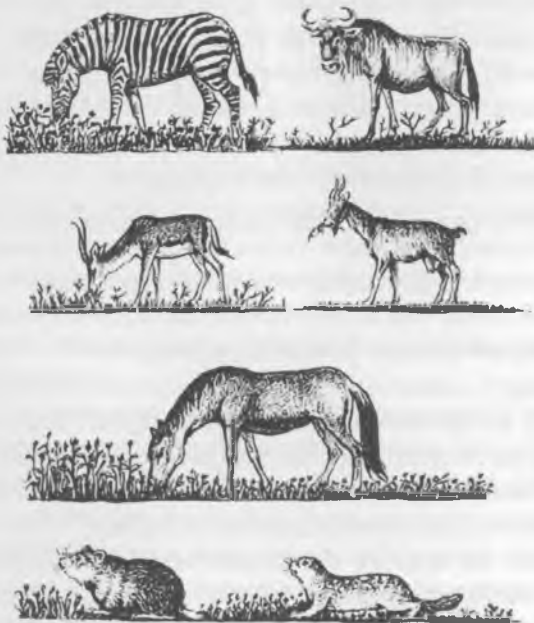


Рис. 8.1. Пасіння фітофагів в африканській савані (верхні ряди) та у степах (нижні ряди) (Н.М. Чернова, О.М. Білова, 2001). Рослинність поїдається на різній висоті, що дає можливість використання фітоценозу різними екологічними групами тварин.

Таким чином, не зважаючи на екологічну специфічність різних способів живлення, вони пов'язані між собою різноманітними переходами, а іноді трапляються одночасно у одного і того ж самого виду. Такі ж пере-

ходи можна зустріти в природі між типовим хижацтвом і паразитизмом.

**Паразитизм – форма зв'язків між видами, при якій організм-споживач використовує живого господаря не тільки як джерело живлення, але й як місце постійного або тимчасового проживання.** Типовий паразитичний характер мають також і зв'язки комах-шкідників з рослинами.

У взаєминах хижак-жертва, паразит-хазяїн найяскравіше виявляється еволюційна і екологічна роль трофічних зв'язків організмів. Хижацтво, пов'язане з активним пошуком і енергійними способами оволодіння здобиччю, що чинить опір і тікає, веде до виникнення і закріплення різноманітних адаптацій як у жертв, так і у їх споживачів. Зокрема, **при активному способі захисту** від ворогів природний добір сприяє розвитку у жертв органів чуття, швидкості реакції, швидкості бігу, інстинктів обманної поведінки, що супроводжується вдосконаленням нервової системи і призводить до прогресивної еволюції групи.

**При пасивному способі захисту** розвиваються протекційне забарвлення, тверді панцирі, шпильки, голки, інстинкти затаювання, використання недоступних хижакам притулків тощо. Деякі з цих способів захисту характерні не тільки для малорухливих або сидячих особин видів, але й для тих тварин, що активно рятуються від ворогів.

У свою чергу, складність виявлення і схоплення жертв сприяє у хижаків відбору на кращий розвиток органів чуття (гострота зору, тонкий слух, нюх), на швидшу реакцію на здобич, витривалість під час переслідування. Таким чином, екологічні зв'язки хижаків і жертв певним чином спрямовують хід еволюції пов'язаних видів.

Паразитизм, на відміну від хижацтва, характеризується вужчою спеціалізацією видів. Оскільки хазяїн забезпечує паразитові не тільки живлення, але і мікроклімат, захист і т. і., то чим краще пристосований паразит до особливостей організму хазяїна, тим ймовірніший його успіх в розмноженні і залишенні потомства.

Тісний зв'язок паразита з хазяїном призводить до відбору двох груп паразитів. Серед паразитів отримують перевагу ті, які здатні більш повно і тривало використовувати господаря, не призводячи до його дуже ранньої загибелі і забезпечуючи, тим самим, собі якнайкраще існування.

Серед різноманітних форм паразитичних відносин є й такі, за яких

загибель хазяїна – обов'язковий наслідок перебування в ньому паразита. Цей тип зв'язків особливо поширений у комах, що відкладають свої яйця до яєць або личинок інших тварин. Такі комахи отримали назву **паразитоїдів** (Рис. 8.2). Загибель хазяїна, в цьому випадку, обумовлена малим запасом в ньому корму, якого ледь вистачає на розвиток однієї або небагатьох личинок виду-споживача.

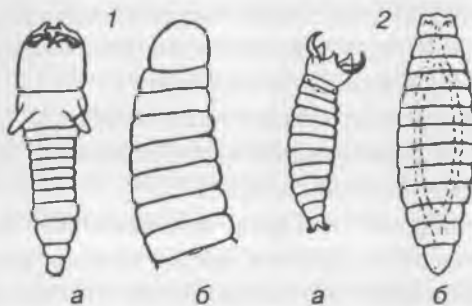


Рис. 8.2. Личинки паразитоїдних перетинчастокрилих (Н.М. Чернова, О.М. Білова, 2001):

1 – *Opisus fletcheri*, 2 – *Galesus sylvestrii* (а – перший вік, б – другий вік)

Паразитизм, таким чином, пов'язаний всілякими переходами з іншими типами взаємин.

Основна екологічна роль хижацтва, паразитизму і інших варіантів трофічних зв'язків в угрупованнях полягає в тому, що, послідовно живлячись одне одним, живі організми створюють умови для круговороту речовин, без якого неможливе життя. Друга, не менш важлива роль цих відносин – взаємна регуляція чисельності особин видів і видів взагалі.

**Коменсалізм** – це така форма взаємин між двома видами, коли діяльність одного з них надає їжу або притулок іншому (коменсалу). Іншими словами, коменсалізм – одностороннє використання одного виду іншим без нанесення йому шкоди. Коменсалізм, заснований на споживанні залишків їжі господарів, називають ще **нахлібництвом** (дармоїдством). Коменсалами великих акул є супроводжуючі їх *риби-прилипалі*. Споживачі екскрементів – також коменсали інших видів.

Особливо розвинене використання притулків або в спорудах, або в тілах інших видів. Такий коменсалізм називається **квартирантством**.

Наприклад, рибки *Fieraster* знаходять сховок у водних легенях *голотурій*, молодь деяких видів риб коралових рифів – під парасольками захищених жалкими нитками *медуз* або між щупальцями *актиній*.

У гніздах птахів, норах гризунів мешкає величезна кількість видів членистоногих, які використовують мікроклімат притулків і знаходять там корм за рахунок органічних залишків, що розкладаються, або інших видів співмешканців. Багато видів спеціалізовано на такому способі життя і поза норами не трапляються зовсім. **Постійні норові або гніздові співмешканці отримали назву нідіколи.**

Відносини типу коменсалізму дуже важливі в природі, оскільки сприяють тіснішому співіснуванню видів, повнішому освоєнню середовища і використанню харчових ресурсів.

**В природі широко поширені взаємовигідні відносини видів, звані мутуалізмом.** Мутуалістичні зв'язки можуть виникати на основі попереднього паразитизму або коменсалізму. Ступінь розвитку взаємовигідного співжиття може бути самим різним – від тимчасових, необов'язкових контактів до такого стану, коли присутність партнера стає обов'язковою умовою життя кожного з них. Такі **нероздільні корисні зв'язки двох видів отримали назву симбіозу.**

Класичний приклад симбіотичних відносин – лишайники, що демонструють тісне співжиття гриба і водорості. Кишкові симбіонти, що беруть участь в переробці грубих рослинних кормів, виявлені у багатьох тварин: *жуйних, гризунів, жуків-точильників, личинок хрущів*. Види, що харчуються кров'ю вищих тварин (*кліщі, п'явки*), переважно, мають симбіонтів, що допомагають їй перетравлювати.

**Чим різноманітніше і міцніше зв'язки, що підтримують спільне проживання видів, тим стійкіше їх співіснування.** Саме тому угруповання, що мають тривалу історію розвитку міцніші, ніж ті, які виникають після різких порушень природної обстановки або створюються штучно (поля, сади, городи, оранжереї, теплиці).

**Нейтралізм – це така форма біотичних відносин, при якій співіснування двох видів на одній території не має для них ні позитивних, ні негативних наслідків.** При нейтралізмі види не пов'язані один з одним безпосередньо, але залежать від стану угруповання в цілому. Наприклад, *білки і лосі*, мешкаючи в одному лісі, практично не контакту-



ють одне з одним, але суттєво залежать від функціонування лісової екосистеми.

При аменсалізмі для одного з двох взаємодіючих видів наслідки сумісного проживання негативні, тоді як інший не отримує від них ні шкоди, ні користі. Така форма взаємодії частіше трапляється у рослин. Наприклад, світлолюбні трав'яні види, що ростуть під ялиною, пригнічуються в результаті сильного затінювання її кроною, тоді як для самого дерева їх сусідство може мати нейтральне значення.

Взаємозв'язки між особинами цього типу також ведуть до регуляції чисельності організмів, впливають на розподіл і взаємний підбір видів.

**Конкуренція** – це взаємовідносини одного і того ж виду або різних видів за одні і ті ж ресурси середовища і умови розмноження. Якщо такі види мешкають спільно, кожен з них знаходиться в невідгданому положенні, оскільки присутність іншого зменшує можливості живлення, притулків і інших способів життєдіяльності, які характерні для конкретного місця існування. **Конкуренція** – єдина форма екологічних відносин, що негативно позначається на обох взаємодіючих партнерах. Форми конкурентної взаємодії можуть бути найрізноманітнішими: від прямої фізичної боротьби до мирного сумісного існування.

Проте якщо два види з однаковими екологічними потребами опиняються в одному угрупованні, рано чи пізно один конкурент витісняє іншого. Це одне з найбільш загальних екологічних правил, яке отримало назву **закона конкурентного виключення** і було сформульовано Р. Ф. Гаузе. У спрощеній формі воно звучить так "**Два конкуруючі види разом не уживаються**". Конкуренція може бути видовою, коли між собою за ресурси конкурують організми одного виду або міжвидова.

Внутрішньовидова конкуренція призводить до зниження життєздатності та розмноження, зниження внеску організму в наступне покоління. Виділяють дві форми конкуренції: **експлуатаційну** – при якій конкуруючі особини не взаємодіють одна з одною, але кожна особина отримує ту частину ресурсу, яка залишилась їй від інших; **інтерференційну** – при якій спостерігається безпосередня взаємодія особин у такий спосіб, що одна активно заважає іншій споживати ресурси.

В. М. Беклемішев підрозділяв відносини між видами в угрупованні на прямі і непрямі. **Прямі зв'язки** виникають при безпосередньому кон-

такті організмів. **Непрямі зв'язки** є впливом видів одне на одного через місце існування або шляхом дії на треті види.

За класифікацією В. М. Беклемішева, прямі і непрямі міжвидові відносини за тим значенням, яке вони можуть мати в біоценозі, підрозділяються на чотири типи: **трофічні, топічні, форичні, фабричні**.

### Трофічні зв'язки

**Трофічні зв'язки** виникають коли один вид живиться іншим – або живими особинами, або їх мертвими залишками, або продуктами життєдіяльності. І *бавки*, що ловлять на льоту інших комах, і *жуки-гноїовики*, що харчуються послідом крупних копитних, і *бджоли*, що збирають нектар рослин, вступають в прямий трофічний зв'язок з видами, що надають їм корм. У разі конкуренції двох видів за об'єкти живлення між ними виникає непрямий трофічний зв'язок, оскільки діяльність одного відбивається на постачанні кормом іншого (рис. 8.3).

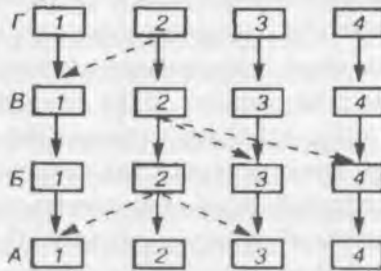


Рис. 8.3. Схема трофічної структури біоценозу (І.О. Шилов, 1985):

А–Г – трофічні рівні: А – продуценти; Б – консументи I порядку; В – консументи II порядку; Г – консументи III порядку.

1 – 4 – конкретні види даного трофічного рівня: однаковими цифрами позначені окремі трофічні ланцюги; суцільними стрілками показані прямі (трофічні) зв'язки, пунктирними – опосередковані (конкурентні) зв'язки.

Будь-який вплив одного виду на доступність іншого в якості корму або доступність корму для цього виду слід розцінювати як непрямий трофічний зв'язок між ними. Наприклад, гусінь *метеликів-монашок*,

об'їдаючи глицю сосен, полегшує *короїдам* доступ до ослаблених дерев. Трофічні зв'язки є головними в угрупованнях. Саме вони об'єднують види, що живуть разом, оскільки кожен з них може мешкати лише там, де є необхідні йому харчові ресурси. Харчові взаємозв'язки створюють в природі трофічну мережу, що розповсюджується кінець кінцем на всі види в біосфері (Рис. 8.4).

### Топічні зв'язки

Топічні зв'язки характеризують будь-які фізичні або хімічні зміни 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), у формуванні субстрату, на якому поселяються або, навпаки, уникають селитися представники інших видів, у впливі на рух води, повітря, зміни температури, освітленості навколишнього простору, в насиченні середовища продуктами виділення.

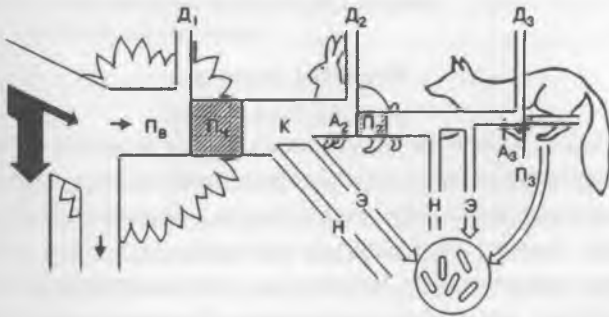


Рис. 8.4. Потік енергії трьома рівнями простого трофічного ланцюга (за П. Дювіньо і М. Тангу, 1968):  $P_b$  – валова продукція;  $P_c$  – чиста продукція;  $K$  – продукція використана як корм;  $A_2, A_3$  – корм асимільований консументами;  $H$  – не використана частина продукції;  $P_2$  – вторинна продукція (травоїдні);  $P_3$  – приріст хижаків;  $D_1 - D_3$  – витрати енергії на метаболізм на різних рівнях трофічного ланцюга.

*Морські жолуді*, які поселяються на шкірі *китів*, *личинки мух*, що мешкають в коров'ячому гної, лишайники на стовбурах дерев пов'язані прямим топічним зв'язком з тими організмами, які надають їм субстрат

або місце існування. Особливо велика роль у створенні або зміні середовища для інших організмів належить рослинам.

На основі топічних, трофічних, фабричних та форичних зв'язків в біоценозі формуються **консорції (поєднання) – групи різнорідних організмів, що пов'язані із особинами будь-якого виду – центрального члена консорції**. Консорції формуються фактично навколо представників будь-якого виду, що має середовищуєтворювальний вплив на інших. За виразом В. М. Беклемішева, "...сосна з її мікоризними грибами, з епіфітними мохами і лишайниками на стовбурі і гілках, з усією безліччю населяючих її членистоногих – це складна консорція, це – цілий світ. Нориця з її ектопаразитами, з гельмінтами, з найпростішими, бактеріями, що населяють її внутрішні органи, знову є ціла консорція...".

Оскільки кожен член крупної консорції може бути, у свою чергу, центром дрібнішого об'єднання, можна виділити консорції першого, другого і навіть третього порядку. Таким чином, **біоценоз – це система пов'язаних між собою консорцій, що виникають на основі щонайтісніших тонічних, трофічних, форичних, фабричних відносин між видами**.

### Форичні зв'язки

**Форичні зв'язки – це участь одного виду в розповсюдженні іншого**. Перенесення тваринами насіння, спор, пилку рослин називають **зоохорією**, перенесення інших, дрібніших тварин – **форезією** (від лат. *форас* – назовні, геть). Зоохорія відбувається зазвичай за допомогою спеціальних і різноманітних пристосувань. 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. Непіддатливе перетравлюванню насіння тварини виділяють разом з послідом.

Форезія тварин поширена переважно серед дрібних членистоногих, особливо у різноманітних груп *кліщів* (Рис. 8.5). Вона є одним із способів пасивного розселення і властива видам, для яких перенесення з одного біотопа до іншого життєво необхідне для збереження або процві-

тання виду. Наприклад, багато комах, що літають – відвідувачі скупчень рослинних залишків, що швидко розкладаються (трупів тварин, посліду копитних, куп гниючих рослин), несуть на собі *гамазових*, *уроподових* або *тирогліфоїдних кліщів*, що переселяються таким чином від одного скупчення харчових матеріалів до іншого.

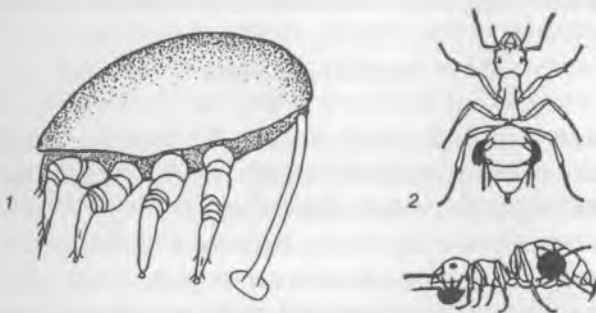


Рис. 8.5. Форезія кліщів на комах:

- 1 – дейтонімфа уropодового кліща прикріплюється до жука за допомогою стебельця з затверділої секреторної рідини;
- 2 – форезія кліщів на мурашках.

### Фабричні зв'язки

Фабричні зв'язки – це такий тип біоценотичних відносин, в які особини виду використовують для своїх споруд (фабрикацій) продукти виділення, або мертві залишки, або навіть живих особин іншого виду. Так, птахи використовують для споруди гнізд гілки дерев, шерсть ссавців, траву, листя, пух і пір'я інших видів птахів і т. п.

Як видно з наведеного, внаслідок складності міжвидових відносин кожен конкретний вид може досягати успіху далеко не скрізь де складаються відповідні для нього умови фізичного середовища, а лише в оптимальних умовах життєдіяльності. Розрізняють фізіологічний і синекологічний оптимум виду.

Фізіологічний оптимум – це сприятливе для виду поєднання всіх абіотичних чинників, при якому можливі найбільш швидкі темпи росту й розмноження.

Синекологічний оптимум – це таке біогічне оточення, при якому особини виду відчувають найменший тиск з боку ворогів і конкурентів, що дозволяє йому успішно розмножуватися. Синекологічний і фізіологічний оптимуми далеко не завжди співпадають. Якщо у відповідному біотопі екологічна ніша зайнята сильнішим конкурентом або там занадто сильний вплив хижаків і паразитів, то особини виду в ньому не приживаються.

### Екологічна ніша

Положення, яке займає вид в загальній системі біоценозу, комплекс його біоценотичних зв'язків і вимог до абіотичних чинників середовища називають **екологічною нішею виду**.

Поняття "екологічна ніша" слід відрізнити від поняття "місцеперебування". У останньому випадку мається на увазі та частина простору, яка заселена особинами виду і яка має необхідні абіотичні умови для їх існування. Екологічна ніша виду залежить не тільки від абіотичних умов середовища, але і в не меншій мірі від його біоценотичного оточення. Характер займаної екологічної ніші визначається як екологічними можливостями виду, так і тим, наскільки ці можливості можуть бути реалізовані в конкретних біоценозах. Це характеристика того способу життя, який особини виду можуть вести в даному угрупованні.

Г. Хатчинсон висунув поняття **фундаментальної і реалізованої екологічної ніші**. Під фундаментальною екологічною нішею розуміється весь набір умов, за яких вид може успішно існувати і розмножуватися. Проте, у природних біоценозах, види освоюють далеко не всі придатні для них ресурси внаслідок, перш за все, конкурентних відносин. Реалізована екологічна ніша – це положення виду в конкретному угрупованні, де його обмежують складні біоценотичні відносини. Іншими словами, фундаментальна екологічна ніша характеризує потенційні можливості виду, а реалізована – ту її частину, яка може реалізуватися в даних умовах, при даній доступності ресурсу. Таким чином, **реалізована ніша завжди менша, ніж фундаментальна**.

Спеціалізація виду за живленням, використанням простору, часу активності і інших умов характеризується як звуження його екологічної ніші, зворотні процеси – як її розширення. На розширення або звуження

екологічної ніші виду в угрупованні значний вплив здійснюють конкуренти. В цьому випадку **правило конкурентного виключення Г.Ф. Гаузе** може бути виражене таким чином: **два види не уживаються в одній екологічній ніші.**

Одним з механізмів стійкості природних біоценозів є розподіл видами, що живуть сумісно, екологічних ніш з частковим їх перекриванням. Якщо будь-який з видів значно знижує свою чисельність або випадає зі складу угруповання, його роль беруть на себе інші. Чим більше видів у складі біоценозу, тим нижче чисельність кожного з них, тим сильніше виражена їх екологічна спеціалізація. В цьому випадку говорять про щільнішу упаковку екологічних ніш в біоценозі.

У споріднених видів, що живуть разом, зазвичай спостерігаються дуже тонкі розмежування екологічних ніш. У наших зимових лісах комаходні птахи, що годуються на деревах, уникають конкуренції за рахунок різного характеру пошуку. Наприклад, *повзики* і *пищухи* збирають корм на стовбурах. При цьому повзики стрімко обстежують дерево, швидко схоплюючи комах, що попадаються на очі, або насіння, що опинилося в великих тріщинах кори, тоді як *пищухи* ретельно обнишпорюють на поверхні стовбура щонайменші щілини, в які проникає їх тонкий шилоподібний дзьоб. Взимку в змішаних зграйках *великі синиці* ведуть широкий пошук на деревах, в кущах, на пнях, а часто і на снігу; *чорноголові синиці* обстежують переважно крупні гілки; *довгохвості синиці* шукають корм на кінцях гілок; *дрібні корольки* ретельно обнишпорюють верхні частини крон хвойних.

Доведено, що спільно можуть мешкати декілька видів з однієї трофічної групи. Механізми виходу з конкуренції і розмежування екологічних ніш при цьому наступні.

1. Розмірна диференціація. Наприклад, середні маси робочих особин трьох звичайних в лісах Кизилкумів денних зоонекрофагів співвідносяться як 1:8:120. Приблизно таке ж співвідношення мас у кішки, рисі і тигра.

2. Поведінкові відмінності полягають в різній стратегії фуражировки. Мурашки, які створюють стежки і використовують носильників для перенесення в їх гніздо виявленої їжі, харчуються переважно насінням рослин, створюючи тим самим куртини. Мурашки, фуражири яких пра-

цюють як поодинокі складальники, збирають в основному насіння рослин, розподілених дисперсно.

3. Просторова диференціація. В межах одного ярусу збір їжі різними видами може бути приурочений до різних ділянок, наприклад на відкритих місцях або під заростями полину, на піщаних або глинистих майданчиках.

4. Відмінності в часі активності відносяться переважно до часу доби, але у деяких видів відмічені неспівпадіння активності і за сезонами року (переважно весняна або осіння активність).

Екологічні ніші видів мінливі в просторі і в часі. Вони можуть бути різко розмежовані під час індивідуального розвитку залежно від стадії онтогенезу, як, наприклад, у гусені і імаго *лускокрилих*, личинок і жуків *травневого хруща*, пуголовків і дорослих *жаб*. В цьому випадку міняється і місце існування, і все біоценотичне оточення. У інших видів екологічні ніші, займані молодими і дорослими формами, ближчі, але між ними завжди є відмінності. Так, дорослі *окуні* і їх мальки, що живуть в одному і тому ж озері, використовують для свого існування різні енергетичні джерела і входять до різних ланцюгів живлення. Мальки живуть за рахунок дрібного планктону, дорослі – типові хижаки.

Послаблення міжвидової конкуренції приводить до розширення екологічної ніші виду. На океанічних островах з бідною фауною ряд птахів в порівнянні з їх родичами на материк утворює різноманітніші оселища і розширює спектр кормів, оскільки не стикається при цьому з конкуруючими видами. У острівних мешканців спостерігається навіть підвищена мінливість форми дзьоба як показник розширення характеру кормових зв'язків.

Якщо міжвидова конкуренція звужує екологічну нішу виду, не дозволяючи виявитися всім його потенціям, то внутрішньовидова конкуренція, навпаки, сприяє розширенню екологічних ніш. При збільшеній чисельності виду починається використання додаткових кормів, освоєння нових місцеперебувань, поява нових біоценотичних зв'язків.



## Контрольні запитання до розділу 8

1. Який тип угруповання називають біоценозом.
2. Хто вперше запропонував термін "біоценоз".
3. Чи можна організацію життя на рівні біоценозу назвати ієрархічною.
4. На основі яких принципів складаються і підтримують свою стійкість біоценози.
5. Назвіть найважливіші особливості систем, що відносяться до надорганізованого рівня організації життя, за класифікацією В. Тішлера.
6. Що таке "видове багатство біоценозу".
7. В чому полягає відмінність понять "видове багатство біоценозу" від "видова різноманітність біоценозу".
8. В чому особливість узлісного ефекту.
9. Які види відносять до групи домінантів угруповання.
10. Як зрозуміти ступінь домінування виду в угрупованні.
11. В чому полягає сенс правила А. Тінемана.
12. Який показник характеризує рівномірність або нерівномірність розподілу особин виду в біоценозі.
13. Що таке біотоп.
14. В чому полягає явище екологічного вікаріату.
15. На яких підходах базується класифікація біоценотичних відносин видів.
16. На які категорії можна поділити відносини "хижак – жертва".
17. Які відомі особливості взаємин типу "паразит – хазяїн". Які тварини мають назву "паразитоїди".
18. Який тип комменсалізму має назву "квартиранство".
19. На основі яких взаємин виникають мутуалістичні зв'язки.
20. В чому полягає різниця між нейтралізмом і аменсалізмом.
21. Яка форма екологічних відносин негативно позначається на обох взаємодіючих партнерах.
22. В чому полягає закон конкурентного виключення Р.Ф. Гаузе.
23. Які існують види екологічних ніш.
24. В чому різниця між трофічними, топічними, форичними, фабричними відносинами.
25. Що називається екологічною нішею виду. Чи є відмінність понять "екологічна ніша" та "місцеперебування".

## Розділ 9. **ПОПУЛЯЦІЯ ЯК БІОЛОГІЧНА СИСТЕМА**

---

Екологія популяцій — відносно молода галузь екологічної науки. Хоча фактичні дані про склад, структуру і динаміку популяцій тварин і рослин можна знайти, по суті, в будь-якій аутекологічній роботі, цілеспрямований розвиток досліджень популяцій почався лише в першій чверті минулого сторіччя (Ch. Elton, 1927); фундаментальні узагальнення з'явилися у пресі лише в другій половині XX ст. (М.П. Наумов, 1955; V. Wynne-Edwards, 1962; D. Chitty, 1964; С.С. Шварц, 1967; І.А. Шилов, 1967, 1977; А. Jablokov, 1986). Вперше спеціальний розділ про популяції був вміщений у фундаментальному зведенні У. Оллі і ін. 1949 р. (W. Allee et al., 1949).

Розвиток вивчення популяцій характеризувався не стільки накопиченням польового і експериментального матеріалу, скільки формуванням нового підходу при його аналізі: **популяція як біологічна система характеризується появою специфічних властивостей, яких не мають окремі організми даного виду.** Так, тільки на рівні популяції виявляються такі властивості, як чисельність і щільність населення, статевий і віковий склад, рівень репродукції і смертності і ін. За цими і іншими ознаками популяція якісно відрізняється від організменого рівня організації біологічних систем. Так, популяція не має властивої організмам морфологічної відмежованості від середовища і від інших популяцій. В її будові не виокремлюють частини, які відрізняються морфологічно та які аналогічні фізіологічним функціональним системам організму. Інтеграція функцій окремих особин, які формують популяцію, здійснюється якісно іншим шляхом, ніж інтеграція функцій органів в організмі. Самі особини, будучи, з одного боку, частинами системи вищого порядку, зберігають в той же час яскраво виражену самостійність — зокрема і в тому випадку, якщо вони штучно видалені зі складу популяції.

Організм, як біологічна система, відносно недовговічний, популяція ж при збереженні необхідних умов практично безсмертна. В той же час популяція має і певні риси схожості з організмом як системою, що дозволяє кваліфікувати саму популяцію як біологічну систему надорга-

нізмового рівня. Зокрема, такі принципові властивості, як структурованість, інтегрованість складових частин (цілісність), авторегуляція і здатність, до адаптивних реакцій – основні риси, притаманні всім популяціям, характерні і для біологічних систем іншого рівня — від організму до біосфери в цілому.

Будь-яка популяція займає певне положення в просторі і просторово структурована. При цьому характер просторової структури видоспецифічний і визначає можливість найбільш ефективного використання ресурсів середовища та стійкого здійснення внутрішньопопуляційних відносин особин і їх груп. Ці взаємини складають суть функціонування популяції як цілого.

Особини, що входять до складу популяції, при всій своїй схожості (видові морфологічні властивості) нерівноцінні за функцією, генетичним внеском до неї, а, значить, і за своїми індивідуальними властивостями. Іншими словами, популяція структурована не тільки просторово, але і функціонально.

Особини, що складають популяцію, безперервно обмінюються інформацією. Інформаційні процеси є специфічним механізмом формування і підтримки цілісності популяції як системи в часі і в просторі.

На основі просторової і функціональної структурованості в популяціях розвиваються такі форми індивідуальних і групових відносин, які утворюють систему авторегуляції, що, у свою чергу, визначає стійкість популяції як системи на тлі умов мінливого середовища.

### **Структура популяції виду**

Виходячи із концепції біологічного виду, системи популяцій, то структурована не лише популяція, але й вид у цілому. Займаючи достатньо широкий ареал, вид природним чином розпадається на ряд територіальних угруповань різного масштабу. Ці угруповання за багатьма ознаками нерівноцінні в порівнянні одне з одним, на базі чого формується первинна різноякісність видового населення. В її основі лежить здатність організмів адаптуватися до окремих чинників середовища і їх комплексів. Природно, що особини, що мешкають на спільній території, проявляють спрямовані в одному напрямі пристосовні реакції, що зреш-

тою формує одну з **фундаментальних властивостей популяції** — **єдність морфобіологічного типу складаючих її особин**. Ступінь цієї єдності визначається масштабами територіального угруповання виду і ступенем його репродуктивної ізоляції від інших аналогічних угруповань.

**Підвиди.** Підвид — категорія таксономічна, але одночасно це крупне територіальне населення, що освоїло простір ареалу і адаптоване до фундаментальних властивостей клімату, рельєфу, типу ландшафту і біотичного складу екосистем. **З екологічних позицій підвид можна визначити як сукупність особин, що займають географічно однорідну частину видового ареалу і відрізняються від особин інших підвидів стійкими морфологічними ознаками.** Наявність морфологічної специфіки відображає достатньо давню і досконалу репродуктивну ізоляцію, на базі якої виявився можливим еволюційний процес, що включає не тільки генетичне закріплення ознак початкових поколінь (**принцип засновника**), але й **формування морфологічних адаптацій до кліматичних і інших особливостей території підвидового ареалу.** Морфологічна схожість особин об'єднує всіх представників підвиду і відрізняє їх від решти видового населення. На рівні підвиду має місце і фізіологічна схожість особин, яка ґрунтується на пристосуванні до єдиного комплексу чинників середовища. Мова йде в першу чергу про стійкі пристосування типу єдиного рівня стабілізації функцій у всіх особин даного підвиду до найбільш фундаментальних властивостей середовища.

### Поняття про популяцію

Термін "популяція" походить від латинського слова *populus* (народ) і в дослівному перекладі означає "населення". Практично цим можна було б обмежитися – **популяція є населення виду на певній території.** Таке визначення було б тим більш справедливим, що в ужитку, кажучи про населення, ми не розуміємо цей термін як суму якоїсь кількості особин, а завжди маємо на увазі, що ці особини пов'язані між собою складною системою взаємодій і взаємних залежностей, утворюють групу специфічного складу зі специфічними функціями. Таким чином, **поняття про популяцію, як біологічну систему надорганізмового рівня, прямо витікає з певного об'єднання особин на загальній тери-**

торії. Слід вказати, що існує багато визначень популяції, залежно від критеріїв, за якими їх встановлюють. Розглянемо деякі з них.

**Географічні популяції.** Географічна популяція за М.П. Наумовим (1963) — сукупність особин одного виду (або підвиду), що населяють територію з однорідними умовами існування і характеризуються загальним морфологічним типом і єдиним ритмом життєвих явищ і динаміки населення. Такі угруповання географічного масштабу виникають в процесі однонаправленого пристосування особин до конкретних умов того або іншого району в межах ареалу підвиду, однорідного за своїми умовами і який відрізняється від сусідніх аналогічних за масштабами районів. Чітких морфологічних відмінностей між географічними популяціями, як правило, немає. Це відображає нижчий рівень їх репродуктивної ізоляції в порівнянні з підвидами, а також відносно менший вік їх самостійного існування.

Еколого-фізіологічна специфіка на цьому рівні може бути виражена достатньо чітко, у тому числі і на стійкому рівні стабілізації адаптивних фізіологічних систем. Так, порівняння метаболічної відповіді на зміни температури середовища у *рудих норичь Clethrionomys glareolus* з двох популяцій Московської області показало, що північніша з них (Підмосковна) відрізняється від популяції з околиць м. Серпухова вищими енерговитратами на терморегуляцію.

Характерною межею, об'єднуючою особин однієї географічної популяції, є спільність життєвого ритму. Звідси єдиний тип динаміки чисельності (нерідко різний в різних географічних популяціях).

Єдність морфобіологічного типу і життєвих ритмів особин в географічних популяціях визначається постійним або тривалим проживанням в одному районі і підтримується певним ступенем ізолюваності, самостійності популяційних угруповань.

Між географічними популяціями зрідка трапляються непереборні фізичні перешкоди або виникають бар'єри біологічної несумісності, як це характерно для деяких підвидів.

Набагато більше значення має вже згадана єдність життєвих ритмів, зокрема сезонів розмноження. Саме це створює передумови до певного ступеня біологічної ізоляції, на базі якої формується генетична специфіка кожної популяції. Для рухливих тварин до цього додається,

наприклад, властивий багатьом видам хребетних "інстинкт дому". Так, у ряді випадків у риб і птахів широкі міграції у позарепродуктивний період ведуть до "перемішування" географічних популяцій, проте до настання чергового періоду розмноження особини кожної з них (точніше більшість їх) повертаються в район народження. Слід вказати, що зараз термін географічна популяція вживається рідко.

**Екологічні популяції.** За М.П. Наумовим, **екологічна популяція** — це населення одного типу місцезнаходження (біотопу), що характеризується загальним ритмом біологічних циклів і характером способу життя. Це найбільш дрібні територіальні угруповання, що характеризуються властивістю цілісності, принаймні, в процесі відтворення (репродукції). Вони виникають через наявність в межах зон схожого сприяння дрібних, але істотних відмінностей в особливостях мезо- і мікроклімату, рельєфу, гідрологічного режиму і тому подібне. В якості пристосування до цих особливостей у всіх особин, що займають дане місце, формується єдиний тип фізіологічних реакцій, біоритмів і загального способу життя. Ці ознаки об'єднують представників даної екологічної популяції і відрізняють їх від інших груп того ж рангу. Показано, наприклад, що малорухливі комахи утворюють популяції, що часом чітко розрізняються за ритмікою біологічних процесів. Так, раною весною можна спостерігати, що мурашники, розташовані на місцях, що більше прогріваються сонцем, "оживають" помітно раніше, ніж розташовані на тіньових схилах, в глибині лісу. У *бобрів* в межах єдиної географічної популяції кардинальним чином розрізняються поселення на водоймах різного типу. Оселяючись в руслах крупних річок, *бобр*и риють нори в більш менш крутих берегах і не проявляють інших форм будівельної діяльності. Заселяючи невеликі річки і струмки, ці звірі будують дамби, оскільки дрібні струмки обмежують можливості живлення, а ставок, створений вище дамби, розширює доступ тварин до кормових ділянок. Житла *бобрів* в таких місцях представлені хатинками — горбиками землі і відрізками крупних гілок, усередині яких влаштовується гніздова камера. Цей же вид може селитися серед боліт. В цьому випадку *бобр*и будують хатинки і прокладають систему каналів, що полегшують їм доступ до місць живлення. Легко бачити, що пристосування до конкретних умов місцевості об'єднує за способом життя все населення даного біото-

пу. Те ж саме відноситься і до умов ритміки розмноження, запасання корму, зимівлі, реакції на зміни гідрологічного режиму (паводки, засухи) тощо (І.А. Шілов, 1952). Подібні ж відмінності в способі життя, викликані пристосуванням до проживання в різних біотопах, властиві багатьом іншим видам.

Специфіка окремих екологічних популяцій виявляється тільки у особин, з яких складається популяція нині. Екологічні популяції практично нічим не відмежовані від навколишніх територій і тому найменш стійкі за складом. Набір особин, утворюючих популяцію, досить швидко оновлюється через властиві тваринам переміщення різного типу (сезонні і неперіодичні міграції, розселення молодняка і ін.). За відсутності нездоланих меж місця існування це веде до відсутності генетичної специфіки екологічних популяцій, а пристосування особин до середовища обмежені набором лабільних функціональних адаптацій фізіологічного і поведінкового плану.

Екологічні популяції, у свою чергу, розпадаються на ряд окремих груп особин, які позначають як **елементарні популяції** (М.П. Наумов), **субпопуляції** (С.С. Шварц), **локальні або місцеві популяції** (К.М. Завадський). Вони у ряді випадків теж характеризуються певною специфікою, але їх масштаби не забезпечують стійкого відтворення в даних екологічних умовах; угрупованнями такого масштабу є складові функціональні частини популяції. У фітоценології для груп особин, які ростуть в одному фітоценозі, застосовується термін **ценопопуляція**

Розглянута ієрархія територіальних угруповань видового населення — загальна схема, реалізація якої різна у різних видів. Далеко не всі види утворюють повний ряд цієї схеми. Окремі її ланки можуть бути відсутніми. Різний і масштаб уявлень про відповідні рівні у різних видів. Наприклад, територія, зайнята декількома екологічними популяціями *нориць*, може складати всього лише частину однієї мисливської ділянки *лисиці*. Проте у будь-якому випадку зберігається базовий принцип: **однонаправленість індивідуальних адаптацій у особин, що спільно мешкають на загальній території, створює єдність їх морфологічних пристосувань, біологічних ритмів і способу життя.** Це є основою формування стійких, закономірних взаємодій між особинами в популяції. Популяція ніколи не є простим випадковим сусідством ба-

гатьох особин; всі вони пов'язані єдиною системою функціональних взаємодій. На базі внутрішньопопуляційних взаємозв'язків формується єдність існування і функціонування популяції як цілісної одиниці видового населення.

### Генетичне і екологічне трактування поняття популяції

Історично поняття про популяцію виникло на самому початку ХХ ст. у зв'язку з розвитком генетико-еволюційного напрямку в біології. Вперше цей термін використовував В. Йогансен (W. Johansen, 1903), який розглядав популяцію як сукупність генетично неоднорідних гетерозиготних особин, протиставляючи її генетично чистим лініям.

Надалі цей підхід набув генетико-еволюційного сенсу; у сучасному уявленні популяція розглядається як елементарна одиниця еволюційного процесу (М.В. Тимофєєв-Ресовський і ін., 1973; А. Jablakov, 1986). З цих позицій головний критерій популяції — здатність до вільного обміну генетичною інформацією (панміксія); з генетико-еволюційних позицій саме цей критерій визначає масштаби популяцій різних видів. У сучасній генетиці популяції частіше використовують ширше визначення популяції, що зокрема включає просторовий і часовий принципи. Одне з найбільш вдалих визначень такого типу дається в монографії М.В. Тимофєєва-Ресовського, О.В. Яблокова і М.В. Глотова (1973): "Під популяцією розуміється сукупність особин певного виду, протягом достатнього тривалого часу (значного числа поколінь) населяючих певний простір, усередині якого практично здійснюється той або інший ступінь панміксії і немає помітних ізоляційних бар'єрів, яка відокремлена від сусідніх таких же сукупностей особин даного виду тим чи іншим ступенем тиску тих або інших форм ізоляції".

Але популяція — не абстрактна еволюціонуюча одиниця, а певна сукупність особин виду, що входить до складу конкретної екосистеми. Екологічний аспект популяцій на відміну від генетико-еволюційного спрямований на вивчення "повсякденного" її життя як форми існування виду у складі конкретних екосистем. Такий підхід поєднує вивчення функцій популяції і механізмів, що визначають її стійкість в динамічних



умовах середовища. З цих позицій визначення популяції може бути дещо іншим: **популяція** — це група особин одного виду, що населяють певну територію і характеризуються спільністю морфобіологічного типу, специфічністю генофонду і системою стійких функціональних взаємозв'язків (І.О. Шилов, 1985, 1988).

Обидва визначення популяції як системи не дають об'єктивних критеріїв для вичленення конкретних популяцій в природних умовах. Суперечки про те, як в природі провести чітку межу між популяціями, ведуться донині. Проте, суперечки ці безпідставні, оскільки **при всій об'єктивності свого існування популяція як специфічна надорганізмозна система не характеризується властивістю дискретності, і межі її в принципі більш стохастичні, ніж лінійні.** Ці межі визначаються не стільки фізичними чинниками середовища, скільки ступенем тісноти зв'язків між особинами, а ці зв'язки динамічні і залежать від багатьох чинників чисто біологічного характеру (дистанція між особинами, фізіологічний їх стан і багато чого іншого). Можна стверджувати, що **чітко відмежовані просторово популяції тварин в природі трапляються скоріше як виняток, ніж як правило.** У рослин це поширене явище. Рідкісні види представлені переважно ізольованими популяціями.

Те ж саме можна сказати і про просторові масштаби популяції. Ми вже розглядали ієрархічну систему територіальних груп видового населення за М.П. Наумовим. При такому підході можна говорити про популяції різного масштабу; така концепція добре відображає скологічний процес освоєння видом території ареалу.

Але існує і інший підхід, який можна було би назвати "функціональним". Популяцією, в цьому випадку, визначається така просторова група видового населення, в якому всі особини прямо пов'язані одне з одним функціональними або інформаційними відносинами (С.С. Шварц, 1967). Цей підхід підкреслює функціональну цілісність популяції в процесах біологічного круговороту і в еволюції, але важко погодитись із твердженнями, що особини у популяції прямо пов'язані функціональними та іншими зв'язками.

Подальший розвиток популяційної біології й екології призвів до того, що в процесі дискусій було дане універсальне визначення популяції, яке задовольняє поки що й генетиків й екологів. Це визначення зву-

чить так: популяція – мінімальна, здатна до самовідновлення група особин одного виду, яка протягом еволюційно тривалого часу заселяє певний простір, утворює самостійну генетичну систему (генофонд) і формує власну екологічну нішу (О.В. Яблоков та О.Ш. Юсуфов, 1989). Якщо для популяції характерні всі вище перераховані ознаки, то ми маємо справу із природно-історичною популяцією, як елементарною одиницею еволюції (структурним елементом виду) і екосистеми (компонент).

Якщо цих ознак, або декількох з них група не має, то ми можемо говорити лише про групу особин популяційного рангу. Власне більшість екологічних визначень популяції насправді вказує на групу популяційного рангу.

Можна констатувати, що наведені підходи розглядаються як альтернативні, але насправді вони відображують лише різні аспекти вивчення складних систем популяцій.

### **Місце популяції в ієрархії біологічних систем.**

Складність уявлення про популяцію визначається подвійністю її положення в рядах ієрархічно супідрядних біологічних систем, що відображають різні рівні організації живої матерії. З одного боку, популяція є одиницею мікроеволюції (таксономічний ряд)

**організм → популяція → підвид → вид → рід → царство**

З іншого боку, популяція є рівнем життя, як цілісного явища:

**організм → популяція → екосистема**

### Контрольні запитання до розділу 9

1. Які взаємини складають суть функціонування популяції як цілого.
2. Як з екологічних позицій можна визначити таку категорію як підвид.
3. Що таке "принцип засновника".
4. Дайте визначення географічної популяції за М.П. Наумовим.
5. Що таке "екологічна популяція".
6. Які групи включаються до складу екологічної популяції.
7. Що є основою формування стійких, закономірних взаємодій між особинами в популяції.
8. Дайте визначення популяції за В. Йоганzenом.
9. Чи є панміксія одним з головних критеріїв визначення популяції.
10. Дайте визначення популяції за М.В. Тимофеевим-Ресовським, О.В. Яблоковим і М.В. Гловим.
11. В чому різниця визначення популяції за С.С. Шварцем (1967), М.В. Тимофеевим-Ресовським, О.В. Яблоковим і М.В. Гловим (1973) та І.О. Шиловим (1985, 1988).
12. Яке місце популяції в ієрархії біологічних систем.

## **Розділ 10.**

# **ПРОСТОРОВА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ**

---

Просторова структура популяцій виражається характером розміщення особин і їх груп за відношенням до певних елементів ландшафту і одне до одного і є видоспецифічною ознакою. Розподіл особин в просторі має важливе біологічне значення, спрямоване на забезпечення нормального функціонування популяцій.

Перш за все просторова структурованість популяції визначає найбільш ефективне використання ресурсів середовища (харчових, захисних, мікрокліматичних і ін.), знижуючи хаотичність їх використання і, як наслідок, рівень конкурентних відносин особин усередині популяції. На цій основі з'являється можливість підтримання високого рівня біомаси і біологічної активності особин виду. Це зміцнює позиції даної популяції в її взаєминах з іншими видами в біоценозі і підвищує ймовірність її стійкого існування.

Другий аспект біологічної ролі просторової структуризації полягає в тому, що вона служить основою стійкої підтримки необхідного рівня внутрішньопопуляційних контактів між особинами. Здійснення функцій популяції — як мікроеволюційних (розмноження, розселення і ін.), так і екологічних (участь в кругообігу, створення біологічної продукції, вплив на популяції інших видів) — можливе лише на основі стійких, закономірних взаємодій між окремими особинами та їх групами.

Підтримання таких взаємодій в структурованій системі забезпечене набагато надійніше, ніж це можливо при хаотичному, випадковому розподілі елементів популяції в просторі.

Таким чином, просторова структурованість популяцій є "морфологічною" основою її гомеостазу і визначає зниження рівня конкуренції та підтримання стійких внутрішньопопуляційних функціональних та інформаційних контактів.

Визначаючи собою провідні сторони біології популяцій, просторова структура, у свою чергу, визначається особливостями місцевості (простору) і біології даного виду.

### Типи просторового розподілу особин

Розрізняють наступні принципові типи просторового розподілу особин в популяціях (Рис. 10.1): *рівномірний (регулярний), дифузний (випадковий) і агрегований (груповий, мозаїчний).*

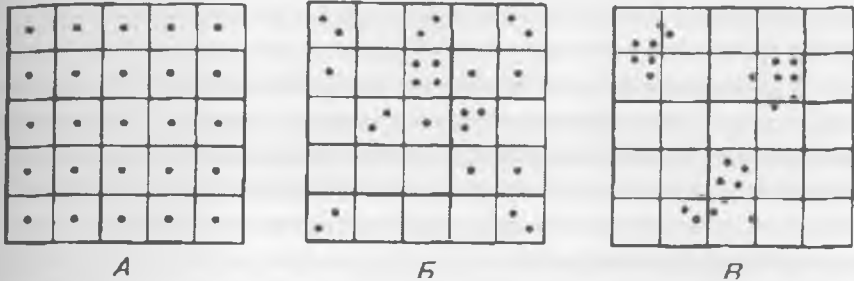


Рис. 10.1. Типи просторового розподілу особин в популяції (А.М. Гіляров, 1990):

А – рівномірний; Б – дифузний; В – агрегований (мозаїчний).

**Рівномірний тип розподілу** в ідеалі характеризується рівним віддаленням кожної особини від всіх сусідніх, а величина відстані між особинами відповідає порогу, за яким починається взаємне пригнічення. Таким чином, теоретично цей тип розподілу найбільшою мірою відповідає завданню повного використання ресурсів при мінімальному ступені конкуренції.

Насправді ж рівномірний розподіл особин в природі достатньо рідкісний. На практиці прийнято вважати рівномірним (регулярним) просторовий розподіл, при якому величина дисперсії менше середньої відстані між особинами:

$$\frac{\sigma^2}{m} < 1$$

Практична неможливість реалізації цього "ідеального" типу розподілу визначається перш за все неоднорідністю місця існування. Рівномірність розподілу порушують також і властиві багатьом видам форми взаємозв'язків.

Рівномірний характер розподілу спостерігається для сільськогосподарських культур (картопля, пшениця, кукурудза тощо).

**Дифузний тип розподілу особин**, трапляється в природі значно частіше, в цьому випадку **особини розподілені в просторі нерівномірно, випадково**. Статистично це виражається в тому, що величина дисперсії приблизно рівна середній відстані між особинами:

$$\frac{\sigma^2}{m} \approx 1$$

В цьому випадку відстані між особинами неоднакові, що визначається, з одного боку, ймовірнісними процесами, а з іншої — певним ступенем неоднорідності середовища. Такий тип розподілу широко представлений серед рослин і багатьох таксонів тварин. Зокрема, дифузний розподіл характерний для тварин, у яких соціальна прив'язаність в просторі виражена відносно слабо.

**Агрегований (мозаїчний) тип розподілу** виражається в утворенні угруповань особин, між якими залишаються достатньо великі незаселені території. Дисперсія в цьому випадку перевищує величину середньої відстані між особинами:

$$\frac{\sigma^2}{m} > 1$$

Біологічно це пов'язано або з різкою неоднорідністю середовища, або з вираженою соціальною структурою, що діє на основі активного зближення особин. Останнє особливо характерний для вищих тварин (*хребетних, комах*, створюючих поліморфні колонії, і деяких інших).

У всіх випадках тип просторового розподілу особин в популяціях визначається гетерогенністю середовища та співвідношенням процесів просторової диференціації, яка знижує ступінь конкурентності і функціональної інтеграції особин, що забезпечує цілісність популяції як функціональної системи.

## Просторова диференціація популяцій

Для тварин як рухливих організмів провідне значення у визначенні характеру просторової структури популяції має ступінь уподобання території. У крайніх варіантах ця властивість виражається або **осілим**, або **номадним (кочовим)** способом життя; між цими варіантами є ряд проміжних.

Видам, для яких характерний осілий спосіб життя, переважно, властивий **інтенсивний тип використання території**, при якому окремі особини або їх групи (головним чином сім'ї) протягом тривалого часу експлуатують ресурси на відносно обмеженому просторі.

Для видів, що відрізняються номадним способом життя, характерний **екстенсивний тип використання території**, при якому кормові ресурси використовуються зазвичай групами особин (часом досить численними), що постійно переміщуються в межах значної території.

Відмінності в особливостях біології і в навантаженні на біомасу кормових об'єктів в цих двох варіантах істотним чином визначають загальний характер просторової структури популяцій.

Така структура формується і підтримується в результаті складних взаємин між особинами. **Просторова структура популяцій є не тільки статичною картиною розміщення особин по території, але і динамічною системою взаємодій, що виражається в чисельних впорядкованих формах поведінки кожної тварини у відповідь на інформацію про місцезнаходження і поведінку інших особин.** Якщо топографія розташування особин — це "морфологічний" аспект просторової структури популяції, то система взаємин, або "етологічна структура" — це її функціональний аспект.

Поєднання цих двох аспектів складає біологічну суть поняття **просторово-етологічної структури популяцій** тварин (І.А. Шилов, 1977, 1985). Уявлення про просторово-етологічну структуру дозволяє об'єктивно визначити механізми, що формують динамічну стійкість і адаптивний характер структури популяцій різних видів тварин.

**Осілі тварини. Ділянки проживання.** Для видів з осілим одиночно-сімейним способом життя принцип просторової організації популяцій полягає у формуванні системи індивідуальних (сімейних) ділянок проживання, які використовуються протягом тривалого часу (Рис. 10.2).

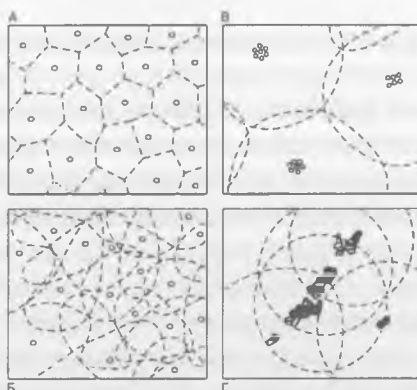


Рис. 10.2. Основні типи індивідуальних ділянок у тварин (М.П. Наумов, 1972):

А – одиночні розподілені, що охороняються; Б – одиночні, що перекриваються; В – групові розподілені; Г – групові, що перекривають одне одного (у колоніальних острівних птахів)

Такий тип просторового розподілу призводить до раціонального використання ресурсів території на рівні популяції в цілому. Окремі особини розподілені в просторі відносно рівномірно, а на кожній ділянці проживання забезпечені всі умови для життя. В результаті рівень конкуренції за корм, притулки і інші ресурси зведений до мінімуму, кожна особина має шанси на виживання і відтворення, а популяція в цілому отримує гарні перспективи для зростання чисельності особин і захоплення нових територій.

### Біологічна роль ділянки проживання.

Схильність до обмеженої території створює для особин-резидентів ряд біологічних переваг. Велике значення, зокрема, має знайомство тварин зі своєю територією, ступінь її освоєння. В межах ділянки проживання тварина переміщується в системі знайомих орієнтирів. Багато видів прокладають на ділянці систему стежок, що зв'язують місця розташування притулків, кормових ділянок, запасів їжі і т. п. Часто тварини мітять шляхи постійних переміщень запахом або візуальними мітками. В результаті повсякденна активність тварин здійснюється немов би автоматично: особи-



на-резидент найкоротшим шляхом досягає місць годівлі, відпочинку, укриття від хижаків або негоди і т. п., не витрачаючи додаткового часу і енергії на дослідницьку поведінку. Численні спостереження за різними видами тварин (головним чином ссавцям), що постійно мешкають на даній ділянці, показують, що вони переміщуються по ділянці швидко, спрямовано, стереотипними шляхами. При небезпеці особини-резиденти швидко ховаються в найближчому укритті. На відміну від цього тварини, що переміщуються на незнайомій території, пересуваються метушливо, нерегульовано, часто приймають пози настороженості, притулки знаходять лише випадково, у їх поведінці явно домінує орієнтовна реакція.

Тривале проживання на одній ділянці у багатьох видів тварин супроводжується певними формами "впорядкування" території. До таких форм можна віднести будівництво різного роду притулків, формування системи переходів, кормових столиків, запасів корму і тому подібне. Все це підвищує ефективність життєдіяльності при одночасному зменшенні енерговитрат і часу на окремі її форми, а також сприяє зниженню пресу хижаків.

### Формування ділянки проживання

Величина і форма ділянок проживання широко варіюють у різних видів і навіть популяцій одного виду. Розміри ділянок визначаються комплексом чинників, що охоплюють як зовнішні (особливості середовища), так і внутрішні (особливості біології даного виду). Одна з найважливіших умов, що визначають приуроченість ділянки до певного місця, є її розміри – це забезпеченість кормом. Зв'язок площі ділянок з великою кількістю кормових ресурсів добре відомий для багатьох видів тварин. Так, у лисиці *Vulpes vulpes* в штаті Вісконсин (США) в лісових угіддях з великою кількістю корму розміри ділянок сягали 57—160 га, а в менш кормних сільськогосподарських угіддях — до 520 га (E. Ables, 1969).

Крім великої кількості корму, на розміри ділянки впливає і ряд інших чинників. Для хребетних тварин, наприклад, велике значення має кількість і розподіл природних притулків або місць, придатних для споруди гнізда, нори і тому подібне. Тому для ссавців-норників дуже важливим виявляється мікрорельєф. Для птахів, що гніздяться в дуплах, кількість дупел визначає щільність заселення місцевості, а відповідно і розміри ділянок навіть

більшою мірою, ніж значна кількість корму. Так, *дрімлюга* *Chordeiles minor*, що гніздиться в містах на плоских дахах, заселяє квартали, де багато таких дахів, дуже щільно; при цьому ділянки окремих пар є меншими, ніж в кварталах, де особини поселяються поодинокі (J. Armstrong, 1965). Тому така ж важлива "структурованість" ділянки та ступінь її неоднорідності: **чим складніша місцевість, тим більша можливість здійснення всіх форм діяльності на відносно меншому просторі.**

Нарешті, дуже істотним чинником виявляється властивий виду тип комунікації. Дистанція, в межах якої може бути сприйнята інформація від сусідів, стійкість сигналів, особливості середовища, що впливають на розповсюдження комунікативних сигналів – все це має пряме відношення як до середніх видових показників величини ділянок, так і до встановлення їх конкретних меж в тих або інших варіантах місцевості.

В цілому розташування і величина ділянок формуються під впливом комплексу чинників. Можна вважати, що у вищих хребетних розташування природних притулків або місць, придатних для їх побудови, визначає місця формування "центрів активності" ділянок проживання: велика кількість і дисперсія кормових об'єктів — мінімальні розміри ділянок, а умови комунікації — їх максимальні розміри. Конкретні структурні особливості середовища корегують ці параметри (Рис. 10.3).

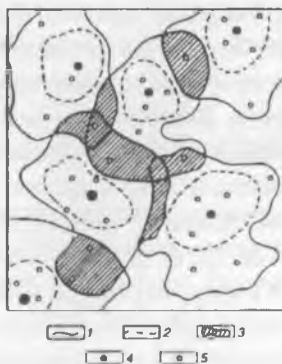


Рис. 10.3. Схема взаємного розташування ділянок проживання (за W. Burt, 1943): 1 – межі ділянок проживання; 2 – межі їх частин, що охороняються; 3 – зони перекривання ("нейтральні"); 4 – гніздові сховки; 5 – додаткові сховки.

В процесі освоєння зайнятої ділянки формується стереотип поведінки особини в межах знайомої території. Надалі цей стереотип виступає як механізм, утримуючий тварину в межах ділянки, оскільки вихід за її межі негайно зумовлює комплекс орієнтовних реакцій, стимулюючих прагнення повернутися в межі системи знайомих орієнтирів.

Особинам-резидентам властивий комплекс територіальної поведінки, спрямованої на запобігання вторгненню інших особин свого виду: активний захист ділянки і різні форми маркування її меж. Ці механізми, якими забезпечується утримання особоною індивідуалізації території, є складовою частиною популяції.

**Номадні тварини. Просторова структура груп.** Просторова диференціація осілих тварин пов'язана з одиночним (сімейним) способом життя. Протилежний тип способу життя — груповий, при якому особини постійно або періодично утворюють щільні стада, колонії, зграї. При великому скупченні особин на малому просторі між ними збільшується конкуренція. Тому груповий спосіб життя найбільшою мірою розвинений у кочівних (номадних) тварин, рухливий спосіб життя яких знижує навантаження на кормові ресурси, а відповідно і на рівень харчової конкуренції.

**Біологічні переваги групового способу життя.** Існування у складі групи має свої вигоди. У групі тварини легше забезпечують себе кормом і витрачають менше енергії на його здобування. Відомо, наприклад, що ефективність живлення багатьох риб в зграї вища, ніж у одиночних особин. Так, в умовах експерименту зграйки з 10 особин *бичка-жовтокрилки* *Cottocompephorus gewingki* споживали за добу 400—600 міліграмів корму, тоді як поодинокі особини практично взагалі не харчувалися. Якщо раціон зграї з 50 дворічних *омулів* *Coregonus autumnalis* прийняти за 100 %, то така ж зграя з 40 особин споживає 80%, з 10 особин—70%, а раціон одиночних особин становив всього 47 %. Аналогічні дані є і для інших видів риб.

Те ж саме відоме і для птахів. *Великі синиці* *Parus major* ефективніше здобувають корм у складі груп (або навіть пари), ніж подинці (J. Krebs et al., 1972). Зграї морських птахів висліджують косяки риб або скупчення планктону з більшим успіхом, ніж це роблять одинокі особини. У зимовий час переваги зграйного живлення використовують і види, що характеризуються наявністю індивідуальних ділянок.

Є і інші переваги групового живлення. Відомо, що зграя хижих риб здатна оточити здобич, відтіснити її від укриттів і перешкодити втечі. Відома ефективність сумісного полювання зграй бакланів разом з пеліканами. Вовки в зимовий час утворюють зграї головним чином тому, що тільки так вони можуть вполювати крупну жертву (дрібна здобич взимку практично недоступна). Схоже явище спостерігається у *койотів Canis latrans*. Полювання *гієнових собак Lycooon pictus lupinus* на *антилон* в нечисленних (менше 4—6 тварин) зграях стає неефективною, а здобич часто віднімають гієни.

Велике значення групового способу життя в захисті від хижаків. Скупчення великого числа особин істотно підвищує вірогідність раннього виявлення небезпеки. Властива груповій тварині система взаємного сповіщення робить цей факт надбанням всієї групи. При цьому і можливості безпосередньої оборони, поза сумнівом, вище у складі стада. В ряді випадків стадо (зграя) цілком успішно обороняється проти хижака, від якого одинока особина захиститися не в змозі. Так, зокрема, відбувається у *ревунів Allouatta palliata*, *навіанів чакма Papio ursinus* і *анубисів P. anubis*. При небезпеці вони утворюють групу, в центрі якої розташовуються самки з молодими, а по периферії — агресивні дорослі самці. Таку побудову зграї нагадує "оборонне каре" деяких копитних.

Життя в групі пов'язане і з деякими іншими перевагами: економний тип енерговитрат (метаболічний "ефект групи"), можливість передачі досвіду молодим через наслідування і пряме навчання і ін. Разом з тим, як вже мовилося, в численних скупченнях зростає вірогідність конкуренції. Тому біологічні переваги групового способу життя повинні бути підтримані впорядкованими просторовими взаєминами особин і спеціальними формами інтеграційної поведінки.

### Просторові взаємовідносини особин в стадах і зграях

У тварин, що ведуть груповий спосіб життя, і просторова диференціація має груповий характер і виражається у вигляді закономірного розподілу окремих внутрішньопопуляційних структур — колоній, зграй, стад. У номадних тварин ступінь уподобання території окремих кочів-

них груп може бути різним залежно від екологічних особливостей виду і типу структурованості внутрішньопопуляційних відносин. У видів з найбільш складною організацією стад, яка дозволяє координувати дії всіх особин (наприклад, у мавп), формується загальна групова ділянка проживання. Всі переміщення стада укладаються в межах цієї ділянки, яку тварини активно мітять і навіть захищають. У цьому випадку, як і в осілих тварин, складається система постійних шляхів пересування, фіксовані місця ночівель, водопоїв, годівлі і тому подібне

На базі індивідуальних і соціальних відмінностей формується внутрішня структура стада як у сенсі взаємного розташування особин, так і у вигляді певних форм взаємин, що забезпечують збереження цілісності групи при постійних переміщеннях у просторі. Відомо, що в зграях риб скоординоване розташування особин покращує гідродинамічні умови пересування як окремих особин, так і зграї в цілому. Це ґрунтується на взаємодії вихрових слідів, що залишають окремі особини в щільному середовищі. Частина кінетичної енергії цих вихорів особини успішно використовується сусідньою для пересування.

Форми пташиних зграй також покращують аеродинамічні умови польоту. Конкретний тип будови зграї визначається розмірами птахів, особливостями їх зорового апарату, умовами польоту (висота, напрям, погода), кількістю птахів в зграї. Розрахунки показують, що щільний фронтальний ряд з 25 крупних птахів і більше дозволяє знизити потужність, яка витрачається для утворення підйомної сили, майже в три рази. Це відбувається шляхом використання сусідами зон висхідних потоків повітря, що виникають збоку від кінців крил кожного птаха.

### **Функціональна інтеграція**

Розглянуті форми просторової диференціації є механізмами збільшення дисперсності в розподілі популяції на території. Їх основне адаптивне значення полягає в зниженні конкуренції за ресурси між особинами. Але, процес просторової диференціації не може бути нескінченним. Цьому протистоїть необхідність інтеграції особин в просторі, з метою реалізації найважливіших загальнопопуляційних функцій відтворення, регуляції щільності населення, загальнопопуляційної реакції на зовнішні

умови, взаємовідношення з популяціями інших видів. Тому в загальній системі популяційних адаптацій механізми, що визначають стійку підтримку контактів між особинами, їх інтеграцію в єдину функціональну систему, мають найважливіше біологічне значення.

**В основі механізмів інтеграції лежать два взаємопов'язані процеси: безперервна інформація про місце локалізації окремих особин і їх груп і спадково детермінований стереотип поведінки, який стимулює тварину до пошуку і підтримання контактів з собі подібними.**

Інформація про присутність особин свого виду на території є різноманітною. До неї входять як "особисті сигнали", що сприймаються візуально, на слух і за запахом, так і різні "супутні" форми інформації: сліди, стежки, погризи, нори, гнізда, фекалії і тому подібне. У деяких риб такою інформацією можуть слугувати електричні розряди, у ряду видів водних безхребетних — механічні коливання води.

Чимале значення для особини, а відтак і популяції взагалі, мають всі форми позначення зайнятої території, що попутно з основною функцією несуть інформацію про присутність особин свого виду, придатність даної території для життя. До цього додаються спеціальні форми спілкування — такі, як сигнали про небезпеку, статеві сигнали, реакції переляку.

**Вся сума інформації у вигляді різних сигналів, характерних змін рельєфу і рослинності, інших слідів життєдіяльності утворює в місцях постійного проживання тварин біологічне сигнальне поле (М.П. Наумов, 1973, 1975, 1977), яке служить могутнім стимулом реалізації інтеграційної поведінки.**

### **Внутрішньопопуляційні групи**

На основі розглянутих механізмів інтеграції загальна просторова структура популяції реалізується у вигляді системи окремих внутрішньопопуляційних груп, в кожній з яких особини, підтримуючи стійкі взаємини, знаходяться в тісному інформаційному і функціональному контакті. У вищих тварин ці відносини будуються на особистому впізнанні членів групи, і така просторово-етологічна структура популяції забезпечує її цілісність як системи.

Не вдаючись до тонких відмінностей цих понять, констатуємо лише, що внутрішньопопуляційні групи є сукупністю особин і сімей, що живуть в найближчому сусідстві і безпосередньо пов'язані одне з одним тими або іншими формами сигналізації. Вони є елементарною структурною одиницею популяції, і саме на їх основі забезпечується адаптивна відповідь популяції в цілому на зміни поза- і внутрішньопопуляційних умов. Не зважаючи на індивідуальну нестійкість таких груп (вони можуть у деяких видів розпадатися і формуватися знову, а склад індивідів в кожній такій групі може весь час змінюватися), саме їх існування забезпечує стійкість популяції в цілому.

## Контрольні запитання до розділу 10

1. Що визначає просторова структурованість популяції.
2. Які існують типи просторового розподілу особин в популяції.
3. Чим визначається тип просторового розподілу особин в популяціях.
4. Який тип використання території характерний видам, що ведуть переважно осілий спосіб життя.
5. Для яких видів характерний екстенсивний тип використання території.
6. Які процеси в популяції відображає її просторова структура.
7. В чому полягає біологічна роль ділянки проживання осілих тварин.
8. В чому полягають біологічні та екологічні переваги групового способу життя тварин.
9. В чому полягає метаболічний "ефект групи" у номадних тварин.
10. Які особливості характерні для внутрішньопопуляційних груп.



## Розділ 11. ГОМЕОСТАЗ ПОПУЛЯЦІЙ

---

Стійкість популяції, її відносна самостійність і індивідуальність залежать від того, наскільки структура і внутрішні властивості популяції зберігають свої пристосовні риси на фоні мінливих умов існування. Саме у підтримці динамічної рівноваги з середовищем і полягає принцип гомеостазу популяції як цілісної біологічної системи.

**Гомеостаз популяції – здатність популяції підтримувати певну чисельність особин протягом тривалого часу.**

У всіх аспектах прояву функцій популяцій підтримання їх стійкості має першорядне значення: **забезпечення гомеостазу популяції лежить в основі стійкого функціонування всього ряду взаємопов'язаних систем вищого рівня.**

При всьому різноманітті механізмів, якими забезпечується гомеостаз популяції їх можна згрупувати в три найважливіші функціональні категорії:

- 1 — підтримання просторової структури,
- 2 — підтримання генетичної структури,
- 3 — регуляція щільності населення.

Особливість популяційної системи полягає в тому, що її складові елементи (особини) здатні до автономного існування і не утворюють в складі популяції спеціалізованих функціональних систем, подібних до органів організму. Всі форми взаємодії популяції з середовищем і здійснення загальнопопуляційних функцій опосередковуються через фізіологічні реакції окремих особин.

Основа узгоджених дій особин у складі популяції — безперервний потік інформації про стан зовнішнього середовища і самої популяції. Кожна особина одночасно є джерелом і реципієнтом інформації, на основі якої реєструються зміни екологічної ситуації і формується відповідь організмів, що складають популяцію, на зміни ситуації. Інтеграція цих процесів обумовлює загальну адаптивну реакцію на рівні популяції в цілому.

Формування адаптивної реакції на рівні популяції визначається рі-

знокісністю особин за основними еколого-фізіологічними властивостями, завдяки яким особини і їх групи служать джерелом неоднакової інформації, по-різному реагують на одні і ті ж умови, а загальна відповідь популяції не є простою сумою відповідей окремих особин. Тому, **на відміну від організму як морфологічно структурованої системи популяція може розглядатися як інформаційно-структурована система.**

### **Підтримання просторової структури**

Видові особливості живлення, біології, розмноження, відношення до абіотичних чинників формують властивий виду загальний характер використання території і тип соціальних відносин. Це, зрештою, і визначає тип просторової (просторово-етологічної) структури популяцій, найбільш показовими критеріями якого є загальний характер видоспецифічних оселищ, ступінь уподобання території, наявність і характер агрегацій особин і ступінь їх дисперсності в просторі. Видовий тип просторової структури охоплює і закономірні зміни перерахованих параметрів, що періодично повторюються (наприклад, сезонні).

### **Механізми індивідуалізації території**

Біологічні переваги проживання на постійній ділянці можуть бути реалізовані тільки за умови індивідуалізації території, використанні її лише особинами або групами, що постійно мешкають на ній. Особини-резиденти прив'язані до території системою знайомих орієнтирів, вихід за межі якої викликає орієнтовну реакцію, яка слугує стимулом повернення на ділянку. Але такий стереотип поведінки не гарантує резидентів від проникнення на їх територію інших особин того ж виду. Така гарантія визначається комплексом територіальної поведінки, властивої осілим видам з інтенсивним використанням ресурсів.

**Територіальна агресія.** Найбільш пряма форма територіальних взаємин представлена генетично детермінованим стереотипом агресивної поведінки, скерованої на особини свого виду, що проникли на територію ділянки. Територіальна агресія в тій або іншій формі властива всім видам, що мають ділянки проживання, у тому числі і безхре-

бетним (деякі комахи, ракоподібні і ін.). Біологічно важливо, що при територіальних конфліктах переможцем (наприклад, у хребетних) в більшості випадків виявляється особина, на ділянці якої відбулася зустріч (особина-резидент, "господар" даної ділянки).

**Маркування території.** Ця форма діяльності особин є найбільш "м'якою", не пов'язаним з агресією способом індивідуалізації ділянки. Способи маркування різноманітні. У видів з добре розвиненим зором нерідко спостерігається візуальне мічення території. Наприклад, у коралових риб, що займають невеликі ділянки з добрими умовами видимості, яскраве забарвлення з помітним малюнком роблять саму присутність риби достатньо відчутним сигналом зайнятості території. У поєднанні з демонстративною поведінкою така система маркування ділянки є цілком ефективною.

У птахів яскраво виражене акустичне маркування ділянок у вигляді пісні і інших звукових сигналів. У більшості ссавців найбільш важливе значення в маркуванні території мають запахові мітки, що відповідає провідній ролі нюхової рецепції в житті цих тварин. Носієм запаху слугують сеча, екскременти, але найбільш спеціалізоване значення мають секрети особливих залоз, властивих багатьом територіальним видам.

**Регуляція територіальної поведінки.** Маркування і територіальна агресія тісно пов'язані з фізіологією тварин, в першу чергу зі станом репродуктивної системи і відповідним гормональним фоном в організмі. Функціональний активний стан статевої системи є суттєвим стимулом до прояву всього комплексу територіальної поведінки. Показано, наприклад, що у *колюшки Culaea incostanus* територіальна поведінка стимулюється будівництвом гнізда. У багатьох видів рептилій захист і маркування території спостерігається лише в період розмноження і інтенсивність прояву територіальної поведінки залежить від стадії репродуктивного циклу.

Ці і багато аналогічних спостережень та експериментів показують, що маркування території контролюється комплексом статевих гормонів. Такий механізм регуляції територіальної поведінки біологічно виправданий. Саме в період розмноження тварини найбільш прив'язані до території, а її індивідуалізація особливо важлива. У ссавців, які ведуть те-

риторіальний спосіб життя і поза репродуктивним періодом, інтенсивність охорони ділянок хоча і знижується, але в певних формах зберігається протягом усього року. Так, у дрібних гризунів характерні сечові мітки можна бачити впродовж усіх сезонів. У мишей навіть кастрація не впливає на функцію запахових залоз на подушечках лап.

### **Механізми підтримання ієрархії**

Формуванням ієрархії особин у популяції є закономірний процес, що ґрунтується на індивідуальних відмінностях окремих особин за низкою фізіологічних властивостей. В основі формування ієрархії лежать складні комплекси поведінки і фізіологічних реакцій. Серед останніх у ссавців важливе значення має комплекс реакцій, описаний Гансом Сельє (1960) як **загальний адаптаційний синдром**. Ця неспецифічна адаптивна реакція виникає у відповідь на дію пригнічуючих (стресуючих) факторів; тому в літературі цей синдром частіше позначається терміном **"реакція напруги"** або **стресу**.

### **Підтримання генетичної структури**

Генетична структура популяції визначається перш за все багатством генофонду популяції, що охоплює як загальні видові властивості, так і особливості, що виникли внаслідок пристосування популяції до конкретних умов її існування. Цей аспект генетичної структури зумовлює ступінь індивідуальної мінливості (генетичний поліморфізм) за комплексом ознак. В той же час, важливою особливістю генетичної структури виявляється складність генотипу кожної окремої особини, що характеризується ступенем гетерозиготності за безліччю властивостей. С.С. Четверіков ще 1926 р. показав можливість тривалого збереження мутацій (навіть негативних) в гетерозиготному стані. Він писав про те, що "вид, як губка, вбирає в себе гетерозиготні геноваріації, сам залишаючись при цьому весь час фенотипічно однорідним".

## Еволюційний і екологічний аспекти мінливості

Популяція — це елементарна одиниця еволюційного процесу. В цьому аспекті значний інтерес становить видова специфіка властивостей організму, перетворення генофонду популяції під тиском добору і деяких специфічних генетичних механізмів, частина з яких безпосереднім чином пов'язана з особливостями екології популяцій (ступінь її ізольованості, наявність і характер хвиль чисельності, специфіка розселення особин і ін.).

Проте специфіка і ступінь складності генофонду популяції визначають не лише мікроеволюційні процеси, але й успішне існування популяції в різноманітних і динамічних умовах середовища. Широкий діапазон індивідуальної мінливості лежить в основі стійкості популяцій до зміни умов середовища або якогось чинника. Чим генетично більш гетерогенна популяція тим вище екологічна пластичність популяції, що вигідно як в мікроеволюційному плані, так і при повсякденному пристосуванні до поточних умов середовища.

Якщо весь діапазон індивідуальної мінливості адаптивних властивостей особин популяції уявити у вигляді варіаційної кривої, то її середні (модальні) характеристики відобразять "налаштування" цих властивостей на середні, найбільш типові і стійкі умови середовища. При зміні цих умов більш адаптованими виявляються особини, що не входять до модальної групи, а відхиляються від неї адекватно умовам, що змінилися. Саме ці особини і забезпечують виживання та подальше відновлення популяції. Подальша її доля залежить від того, чи є зміни умов стійким процесом, що повторюється, або ж це випадкове відхилення від норми. У першому випадку вступає в дію еволюційний процес — направлений добір, який призводить до перебудови норми реакції, а відповідно і всього морфобіологічного типу.

У разі ж незакономірних коливань умов навколо стійких середніх, популяції "вигідно" зберегти початковий морфобіологічний тип з його найбільш генералізованими адаптивними характеристиками. Це можливо лише в тому випадку, якщо особини, що вижили, є фенетично суттєво відмінними від середньої норми, а генетично достатньо гетерозиготні, щоб при схрещуваннях відновити початковий тип мінли-

вості. У цьому — специфіка генетико-екологічної реакції на зміну умов.

Таким чином, підтримання високого рівня гетерозиготності забезпечується умовами середовища. Це екологічний процес, що забезпечує стійкість популяції в мінливих умовах її існування.

### **Механізми підтримки генетичної гетерогенності**

У класичній генетиці популяції проблема підтримання певного співвідношення гомо- і гетерозигот в популяції розглядається з позицій закону Харді-Вайнберга, який постулює, що в панміктичній популяції, що не підпадає тиску добору, ці параметри стабілізуються вже після однієї зміни поколінь. Підтримання такої стабільності забезпечується вільним характером схрещувань.

Проте в природних умовах вільне схрещування можливе лише як виняток. У тварин вільна панміксія трапляється лише у межах нижчих таксонів, що не мають складної структури взаємовідносин, проте і в цьому випадку масштаби вільного обміну генетичним матеріалом завжди в певній мірі обмежені нерівномірністю умов середовища і агрегованістю просторового розподілу особин. В популяціях вищих тварин панміксія завжди обмежена внаслідок ієрархічних взаємин і відповідної індивідуальності особин в прояві різних форм активності, зокрема участі в розмноженні.

У звичайному для більшості видів динамічному середовищі підтримання високого рівня гетерозиготності є важливим чинником стійкості популяції. Цей рівень підтримується комплексом специфічних відносин, які у вищих тварин ґрунтуються на етологічній структурі популяції.

**Ієрархія і сексуальне домінування.** У структурованих на основі взаємовідносин внутрішньопопуляційних групах вищих тварин домінуючі особини мають переваги під час спарювання. Фізіологічні механізми сексуального домінування прямо пов'язані з еколого-фізіологічними процесами встановлення і підтримання ієрархії. Домінантні особини, поза сумнівом, є тими, що найуспішніше пристосувалися до конкретних умов, здатні чітко і адаптивно реагувати на їх зміни. Таким чином, сек-

суальне домінування на рівні популяції є адаптивним механізмом закріплення корисних генотипів.

**Рухливість і розселення.** Розселення особин за межі місць народження відоме для багатьох видів тварин. Так само широко відомі різні способи розповсюдження насіння рослин на відстані, що перевищують можливість запилення в масштабах ценопопуляційних локусів і навіть ценопопуляції. Процес цей може бути пасивним (використання течій, вітру, форичні зв'язки в біоценозах), але може бути і активним; останнє характерне для багатьох видів хребетних тварин.

Розселення молодих особин у тварин виконує багато функцій в житті популяції. Це і "захоплення" простору, і підвищення ймовірності переживання несприятливих сезонів, і пом'якшення територіальних відносин тощо. Разом з цим в результаті дисперсії в просторі відбувається регулярне "перемішування" особин в популяції, що полегшує панміксію і призводить до збагачення генофонду популяції через зниження рівня інбридингу.

**Статева вибірковість.** Істотним чинником, що порушує випадковий, стохастичний характер спарювань у вищих тварин, виявляється вибірковість по відношенню до статевих партнерів. Статева вибірковість може бути виражена в різних формах і неоднаково представлена у самців і самок, але при всьому різноманітті форм виконує **три важливі біологічні функції**: запобігає дуже віддаленим схрещуванням (між видами і підвидами), **закріплює адаптивні властивості в межах конкретної популяції і знижує частоту близькоспоріднених схрещувань**, які зменшують її генетичну гетерогенність.

Перша з цих функцій відноситься до процесів мікроеволюції, дві останні мають важливе екологічне значення: вибіркове відношення до потенційних статевих партнерів сприяє стійкості популяції через підтримку оптимального типу її генетичної структури.

**Вікова структура.** Нині вважається загальноприйнятим, що різні вікові категорії тварин (різні когорти і генерації) дещо відрізняються за своїми генетичними особливостями (С.С. Шварц, 1960; М.В. Тимофеев-Ресовський, 1964). Сезонна і багаторічна динаміка співвідношення різних генотипів в популяції, пов'язана зі зміною її вікової структури, виявлена за багатьма генетично детермінованими ознаками. Звідси витікає,

що спарювання особин, що належать до різних вікових груп, здатне істотно узрівноманітнити загальний генофонд популяції.

### Регуляція щільності населення

Функціонування популяцій тісно і суперечливо пов'язане зі щільністю населення. Рациональне використання території передбачає певне обмеження щільності, поширення особин (груп) в просторі. Здійснення ж внутрішньопопуляційних функцій, навпаки, вимагає певної концентрації особин, що забезпечує, наприклад, стійке підтримання контактів. **Під оптимальною щільністю населення можна розуміти такий її рівень, при якому ці два біологічні завдання врівноважені.**

Поняття "оптимальна щільність" введене вже давно (Ch. Elton, 1927), але досі не має конкретного, тим більше кількісного визначення. Цей показник динамічний. Навіть, не зважаючи на видові відмінності, зміни біомаси кормових об'єктів, погоди і інших екологічних умов визначають мінливість конкретних параметрів, що відповідають вимогам оптимальної щільності. **Підтримання щільності населення на оптимальному рівні** — складний процес біологічного регулювання, що діє за принципом зворотного зв'язку і ґрунтується на функціонуванні систем інформації.

**Інформація про щільність населення.** Принцип авторегуляції щільності популяції полягає в тому, що пряма конкуренція за ресурси може впливати на зміну чисельності і щільності особин лише при явному браку їжі, притулків і ін. Така реакція пов'язана з невивіркованою смертністю тварин і впливає на популяцію швидше обмежуючи, ніж регулюючи її ріст чисельності.

Використання інформації про щільність населення ефективніше. При цьому адаптивна реакція може формуватися раніше, ніж настає реальне виснаження ресурсів. Джерела інформації про щільність населення досить різноманітні. Так, частота територіальних конфліктів, зустрічей з мітками сусідніх особин змінюється паралельно динаміці щільності населення. Будь-які способи територіальної поведінки і інших життєвих проявів одночасно з основною функцією виступають як



інформація про щільність. У загальному вигляді можна говорити про інформаційну роль біологічного сигнального поля, напруженість якого змінюється як функція щільності населення (Шилов, 2001).

У тварин з груповим способом життя інформаційна функція територіальної поведінки замінюється на комплекс комунікативних реакцій, разом з інтеграційними функціями, що сигналізують про щільність населення в стадах і зграях.

Незалежно від конкретного виразу, всі форми інформації слугують поштовхом для включення специфічних популяційних механізмів, регулюючих рівень народжуваності, смертності і дисперсії особин в популяції, які призводять щільність населення у відповідність до конкретних умов середовища та внутрішньопопуляційної ситуації.

**Регуляція плодючості і смертності.** Відомо, що щільність населення в популяції визначається забезпеченістю особин їжею. Цей зв'язок простежується як в природі, так і експериментах. Проте безпосередня регуляція кількістю їжі трапляється далеко не так часто, як це уявляється на перший погляд. Провідну роль в цьому процесі грає не кількість їжі, а "ємність середовища", що сприймається через зміну частоти контактів (прямих і інформаційних). Саме ємність середовища впливає на плодючість і (або) смертність, а відтак визначає чисельність і щільність населення в конкретному місці.

**Динаміка плодючості і смертності.** Залежність щільності від динаміки плодючості і смертності описана у представників багатьох таксонів (Рис. 11.1). Так, багаторічні спостереження за популяцією *великої синиці* в Англії показали, що величина кладки і відсоток виведених пташенят перебуває в зворотній залежності від чисельності особин – чим вища чисельність, тим менша величина кладки. Штучне зниження числа яєць в природній популяції цього виду призвело до майже дворазового збільшення виживання дорослих птахів.

Для багатьох видів мишоподібних гризунів описане явище уповільнення швидкості статевого дозрівання за умов високої щільності. Як наслідок, молоді звірки не вступають в розмноження в рік свого народження.

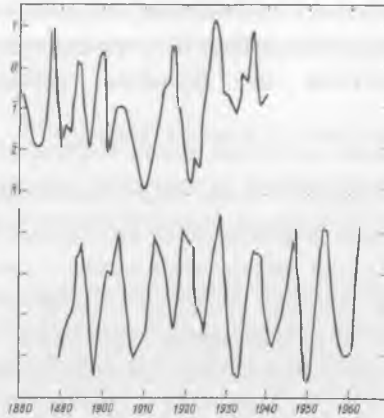


Рис. 11.1. Коливання чисельності двох видів метеликів, личинки яких живляться голками хвойних (на осі ординат: згори – логарифм кількості особин на 1 м<sup>2</sup>; знизу – в пробі).

Подібне явище прослідковується у сірих бабаків *Marmota baibacina*. В природних популяціях розмножувалися переважно 5—9-річні самки, а в місцях, де чисельність була штучно знижена, розмножуватись почала велика кількість звірків у віці 3—4 роки. Роль щільності населення в гальмуванні статевого дозрівання як самок, так і самців показана в численних експериментах в польових та лабораторних умовах на модельних групах норців р. *Clethrionomys* і *Microtus*, хом'яків р. *Peromyscus*, хатніх мишей *Mus musculus*.

### Механізми регуляції

У процесах регуляції плодючості і смертності у тварин велике значення мають механізми хімічної природи. Особливо широко ця форма регулювання представлена у нижчих таксонів тварин, що не мають інших форм комунікації. Прикладом можуть служити багато безхребетних тварин. Так, в дослідях з борошняним хрущаком було з'ясовано, що встановлення певної щільності відбувається не внаслідок браку їжі, а пов'язано з дією газоподібного секрету специфічних залоз — стилквіно-

на. Інтенсивність виділення цього секрету прямо пропорційна частоті контактів (тобто щільності населення); дія його виявляється в інгібуванні росту і розвитку личинок, а при зростанні концентрації — і в збільшенні їх загибелі. Можливо, що у великих дозах ця речовина гальмує розмноження дорослих особин. Крім того, при збільшенні щільності збільшується рівень канібалізму. Аналогічна форма регуляції щільності описана для багатоніжок *Zinaria butleri*, що виділяють у великих скупченнях газоподібний секрет з відчутним запахом синильної кислоти.

**Регуляція через поведінку** найбільш властива вищим тваринам.

Роль специфічних форм поведінки в популяційних процесах широко відома. У багатьох тварин зростаючи при збільшенні щільності населення частота прямих контактів особин призводить до канібалізму. Інтенсивність проріджування популяції в цьому випадку виступає як пряма функція щільності населення, як механізм приведення її у відповідність до екологічних вимог.

**Регуляція через структуру** зачіпає поведінкові і фізіологічні механізми репродукції. Еколого-фізіологічна різноякісність особин у складі внутрішньопопуляційних угруповань має велике значення в регуляції інтенсивності процесу розмноження у зв'язку з щільністю населення популяції.

Внаслідок структурованості відносин в групах частина особин, як вже наголошувалося, відчуває стан напруги (стресу). При підвищенні щільності внаслідок збільшення частоти конфліктних ситуацій загальний рівень стресу в популяції зростає. Це неодноразово реструвалося в експериментальних групах дрібних гризунів. Підвищення адренкортикальної активності в умовах підвищеної щільності населення — широко поширена закономірність. Наслідком такого підвищення є збільшення нервової активності, що призводить до підвищеного рівня конфліктності особин.

Вплив стресу на зміни щільності населення неоднозначний. Відомо, що "передозування" стресових гормонів спричиняє синдром патологічних явищ, позначений Г.Сельє (1960) як "хвороба адаптації". Виражений в крайньому ступені, цей синдром може стати причиною загибелі тварини. Частіше трапляється збільшення смертності через підвищення чутливості стресованих тварин до впливу несприятливих чинників сере-

довища. При такій ситуації умови, які в звичайному стані сприймаються як нормальні, при підвищенні рівня стресу виявляються згубними.

Динаміка рівня стресу має значення і в регуляції інтенсивності розмноження. У роботах засновника концепції загального адаптаційного синдрому Г. Сельє показано, що стан стресу гормонально інгібує репродуктивні функції.

Таким чином, фізіологічні механізми зниження відтворення і збільшення смертності при підвищенні щільності населення функціонують на базі різноякісності особин у складі популяції і окремих внутрішньо-популяційних груп. В результаті стрес регулює розмноження і смертність залежно від гостроти цих відносин і ступеня несприятливості зовнішніх умов.

**Регуляція дисперсії особин в просторі.** Виселення особин зі складу угруповань, що розмножуються — широко відоме явище. По суті, в цьому полягає перша реакція популяції на збільшення щільності населення. При цьому розширюється зайнята популяцією територія і оптимальна щільність підтримується без зниження чисельності. Процеси активної регуляції плодючості і смертності включаються пізніше, коли вичерпані ресурси доступної для розселення території.

Безпосередні причини, стимулюючі розосередження популяції в просторі, в принципі схожі з тими, що описані відносно просторової структури і підтримки генетичної гетерогенності. Зокрема, розселення молодих тварин відбувається на основі генетично детермінованої програми онтогенезу поведінки. У нижчих хребетних стимулом до дисперсії може бути накопичення в середовищі метаболітів або специфічних феромонів, концентрація яких зростає паралельно щільності населення. Так, у пуголовків продукування "речовини страху", можливо, стимулюється не тільки нападом хижаків, але і підвищенням щільності їх скупчень у водоймі; реакція на цю речовину у вигляді розосередження однаково адаптивна в обох ситуаціях.

Доля особин, що розселяються, і їх роль в популяційних процесах неоднакова у різних видів і навіть популяцій одного виду. З одного боку, загибель тварин серед частини населення, що розселюється, вища, ніж серед осілих особин. Крайній приклад такого розселення — "міграції на знищення", властиві норвезьким лемінгам *Lemmus lemmus*. Характерно,

що стимулом до таких міграцій служить не стільки виснаження кормової бази, як це вважали раніше, скільки загострення внутрішньопопуляційних відносин і пов'язані з переущільненням збільшення агресивності і активація гіпофізарно-адреналової системи. Таким чином, розселення може бути "прихованим механізмом" регуляції смертності.

З іншого боку, тварини, що розселяються, формують "периферію" популяції з її значенням як резерву популяції, або місця концентрації генотипів, які забезпечують виживання особин у змінених умовах середовища.

## Контрольні запитання до розділу 11

1. Що вкладається до поняття гомеостазу популяції.
2. В чому полягає відмінність організму як морфологічно структурованої системи, від популяції.
3. Які особливості визначають тип просторової (просторово-етологічної) структури популяцій.
4. Яка найбільш пряма форма індивідуалізації територіальних взаємин.
5. В чому полягає екологічний сенс маркування території.
6. Який суттєвий стимул веде до прояву всього комплексу територіальної поведінки.
7. Що таке "загальний адаптаційний синдром".
8. Що лежить в основі стійкості популяцій до зміни умов середовища або якогось чинника.
9. Яким чином пов'язана екологічна пластичність популяції з її генетичною гетерогенністю.
10. Яка частина популяції забезпечує її виживання та подальше відновлення при зміні умов середовища.
11. Яким чином реалізуються механізми підтримки генетичної гетерогенності популяції.
12. Що розуміється під оптимальною щільністю населення популяції.
13. В чому полягає принцип авторегуляції щільності популяції.
14. Які існують механізми регуляції плодючості і смертності.
15. Яке значення регуляції дисперсії в просторі для забезпечення виживання особин у змінених умовах середовища.

## Розділ 12. ДИНАМІКА ПОПУЛЯЦІЙ

---

Гомеостаз популяцій тісно пов'язаний із чисельністю і щільністю населення. Це положення насамперед передбачає динамічний характер таких основних параметрів популяції: як чисельність популяції.

Властиві для популяції процеси постійного відтворення супроводжуються таким же постійним відмиранням особин. Відома мінливість ємності угідь у сезонному й багаторічному масштабі визначає динаміку параметрів щільності населення навіть при постійному рівні репродукції особин. Крім цього, в конкретних популяціях, локалізованих в певних межах простору, постійно відбуваються процеси притоку особин ззовні і виселення певної частини населення за межі популяції.

Всі ці процеси детермінують пульсуючий, динамічний характер популяції як системи, складеної безліччю окремих організмів.

### Демографічна структура популяцій і її динаміка

Чисельне співвідношення різних категорій організмів у складі груп розглядається як демографічна структура популяції. При цьому в першу чергу мається на увазі співвідношення статевих і вікових груп. Зміни цих показників істотним чином впливають на темпи репродукції, а відтак і на загальну чисельність популяції та її зміни в часі.

**Вікова структура популяції.** Цей аспект структури популяцій визначається співвідношенням різних вікових груп (когорт) організмів у складі популяції (Рис. 12.1). Вік відображає час існування даної когорти в популяції, і в цьому аспекті має значення **абсолютний (календарний) вік організмів**. Вік є також віддзеркаленням онтогенезу. У цьому аспекті більше значення має не календарний, а **біологічний вік, що визначає стадійний стан організмів**, а разом з тим і їх роль в популяційних процесах (продукція біомаси, участь в розмноженні тощо). Показники біологічного віку в рівній мірі важливі для популяцій всіх таксонів живих організмів, але в найбільш чіткій формі цей аспект структури популяцій розроблений в зоологічній екології та фітоценології.

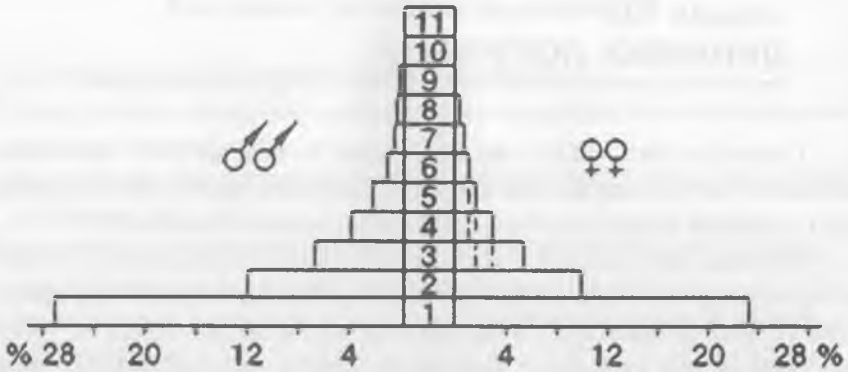


Рис. 12.1. Вікова піраміда популяції зяблика *Fringilla coelebs* на Куршській косі: 1–11 – вік птахів (Н.М. Чернова, О.М. Білова, 2001).

В популяціях тварин, так само як і в популяціях рослин, існують певні онтогенетичні відмінності в морфології, фізіології і функціональній ролі особин різних вікових груп. Особливо виразно вікові відмінності проявляються у видів, розвиток особин яких проходить з метаморфозом, що охоплює одну або декілька преімагінальних фаз. В цьому випадку окремі вікові групи можуть докорінно відрізнятися за особливостями біології і займати різне місце в структурі біоценозу. Відомі випадки, коли особини різних стадій онтогенезу мешкають в різних середовищах (наприклад, бабки або амфібії).

Під час розвитку особин без метаморфозу, їхні вікові стани займають різне положення в структурі і функціонуванні популяції. Відмінності когорт за календарним віком залежать також від видоспецифічного типу репродуктивних циклів. Так, у видів, особини яких розмножуються протягом року неодноразово, популяція представлена декількома віковими когортами, співвідношення між якими змінюється впродовж річного циклу. При цьому частина когорт протягом репродуктивного сезону популяції досягає статевої зрілості і приступає до розмноження, що ще більш ускладнює віково-генетичний спектр популяції.

У видів, що розмножуються раз на рік, когорти виражені чітко, а загальний спектр вікового складу залежить від термінів досягнення ста-



тевої зрілості і від загальної тривалості життя, властивої даному виду. Так, у *травневих хрущів Melolontha melolontha* розмноження відбувається один раз за сезон, після чого самки гинуть. При такому онтогенезі поняття "когорти" і "генерація" співпадають і популяція складається з чотирьох генерацій відповідно до чотирирічного терміну розвитку личинок, що мешкають в ґрунті.

В інших випадках когорти (особини одного часу народження) можуть складатися з представників однієї генерації (послідовні виводки однієї когорти батьків), а можуть мати і складніший склад. Так, у дрібних гризунів в другій половині репродуктивного сезону до розмноження приступають звірки народження даного року. Відповідно "осінні" когорти складаються з повторних виводків тварин, що перезимували, і з потомства їх дітей, тобто включають щонайменше представників двох поколінь (генерацій).

**Інтенсивність розмноження і темпи збільшення популяції в кожен даний момент визначаються часткою особин, що знаходяться у віці активної репродукції ( $N_c$  – ефективна чисельність); відсоток статевонезрілих тварин у складі популяції відображає потенційні можливості її відтворювальної функції на найближче майбутнє.**

Вікові спектри змінюються в часі, що, зокрема, пов'язано з відмінністю рівнів смертності в різних вікових групах. Залежна від віку смертність неоднакова у різних видів тварин і схематично може бути зведена до трьох типів, що визначають закономірності відмирання особин в популяції – криві виживання (Рис. 12.2).

У загальній ритміці життя популяції велике значення має та обставина, що вікові відмінності особин охоплюють не лише загальні параметри росту і розвитку, але і особливості еколого-фізіологічних процесів, що прямо впливають на характер біологічної активності популяції й її місце в системі біоценотичних відносин.

Добре відомі біологічні, фізіологічні і функціональні відмінності вікових груп тварин, що характеризуються складним типом розвитку з однією або декількома преімагінальними стадіями. Конкретний характер фазових відмінностей дуже різний і видоспецифічний. У багатьох випадках різні вікові стани особин виконують функції, що відрізняються, не тільки на рівні популяції, але й на біоценотичному рівні, зокрема беручи

участь у різних трофічних ланцюгах і тим самим розширюють екологічну роль представників виду в екосистемах.

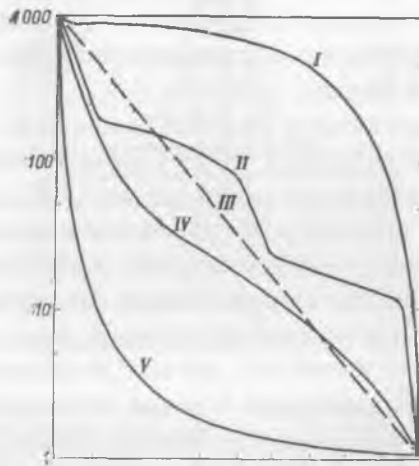


Рис. 12.2. Різні типи кривих виживання (Ю. Одум, 1975)

На осі ординат відкладене число виживших особин (логарифмічна шкала), абсцис – вік у %% тривалості життя: I – загибель в основному наприкінці життя; II – при переході від однієї стадії онтогенезу до іншої відбувається різка зміна виживаємості; III – виживання для різного віку залишається стабільним (теоретична крива); IV – S-подібна крива наближена до III; V – смертність дуже висока на ранніх стадіях онтогенезу.

У тварин з прямим розвитком особин функціонально значущі вікові відмінності не так вирізняються, але їх значення є не менш важливим. Вже той факт, що участь в репродуктивному процесі завжди є функцією віку, означає принциповий функціональний поділ вікового спектру популяції на репродуктивно незрілу частину, що визначає потенції майбутнього відтворення, зрілу, таку, що здійснює розмноження зараз, і пострепродуктивну когорту особин, що закінчила свою участь в рості популяції.

У багатьох випадках реєструються достатньо відчутні вікові відмінності в живленні, завдяки яким розширюється круг трофічних зв'язків виду в цілому та знижується рівень внутрішньовидової (внутрішньо-

популяційної) конкуренції, що є суттєвим для визначення можливої чисельності популяції у складі певного біогеоценозу.

Під час детальних досліджень, можна встановити низку інших, але не менш важливих відмінностей про які ще не згадували. Так, дослідження популяції гризунів показали, що їх когорти весняного народження за багатьма параметрами і за функцією відрізняються від когорт народження кінця літа — осені. Зокрема, звірки, що народилися навесні і на початку літа ("весняні" когорти), характеризуються швидким розвитком і прискореним статевим дозріванням. Так, в лабораторних умовах при стабільній температурі і однаковому раціоні у степовій норці звичайної *Lagurus lagurus*, що народилися в травні, середній час досягнення статевої зрілості становив 21,6 діб, а у тих, що народилися в жовтні — 140,9 діб; у двох підвидів вузькочерепної норці *Microtus gregalis* виявлена подібна закономірність.

Тварини весняних когорт відрізняються також підвищеною плодючістю, як за показником середнього числа ембріонів на самку, так і за числом виводків за сезон розмноження.

Пізньолітні і осінні когорти характеризуються діаметрально протилежними ознаками. Вони повільно ростуть, довго зберігають ознаки "фізіологічної молодості", пізно стають статевозрілими. У них знижений загальний рівень метаболізму, але вони характеризуються більшою тривалістю життя.

Різні за своїми властивостями когорти відіграють неоднакову роль в житті і динаміці популяції. Тварини осінніх виводків, що довго живуть і пізно дозрівають, забезпечують виживання популяції за умов зимового періоду та збереження здатності особин до розмноження. Саме ці тварини складають основу першого ранньовесняного циклу розмноження і, давши потомство, досить швидко відмирають. Їх нащадки — тварини ранньовесняних когорт, відрізняючись високою "швидкістю дозрівання", виконують функцію максимально швидкого поповнення прорідженої протягом нерепродуктивного періоду популяції. Саме ці когорти є активною продукуючою частиною популяції і забезпечують темпи і величину приросту чисельності і біомаси від весни до осені. До кінця репродуктивного сезону більшість особин весняно-літніх когорт відмирають і на зимівлю в основному йде їх потомство — тварини, що народи-

лися в другій половині літа і восени. Зимуюча когорта починає весною новий цикл.

Розглянутий процес сприяє змішуванню генотипів особин. Ступінь генетичної складності сезонних вікових когорт залежить від масштабів включення до розмноження тварин різних віків, що відбувається неоднаково в різні роки і пов'язано з багаторічними циклами чисельності.

**Статева структура.** Співвідношення статей має пряме відношення до інтенсивності репродукції і самопідтримання популяцій. Крім цього, фізіологічні і екологічні відмінності самців і самок збільшують ступінь еколого-фізіологічної різноякісності особин і призводять до зниження рівня внутрішньопопуляційної конкуренції. **В процесі відтворення популяції бісексуальність не тільки визначає розмноження, тобто збільшення числа особин, але й сприяє ускладненню геномів окремих особин і збагаченню загального генофонду популяції.**

У найбільш чіткій формі статева структура виражена у членистоногих і хребетних тварин. При цьому у останніх вона представлена не тільки чисельним співвідношенням статей, але і відмінностями в біології, зокрема пов'язаними з формуванням просторової і функціональної структури популяцій.

Статева структура динамічна і тісно пов'язана з динамікою вікової структури популяцій. У зв'язку з віком розрізняють **первинне, вторинне і третинне співвідношення статей.**

**Первинне співвідношення статей** визначається суто генетичними механізмами, що ґрунтуються на різноякісності статевих хромосом (X- і Y-хромосоми). Набір (пара) статевих хромосом у самців і самок різний. Так, у ссавців (як і у більшості інших тварин) самки гомогаметні (набір статевих хромосом XX), а самці — гетерогаметні (X Y); у птахів і метеликів, навпаки, гетерогаметна стать представлена самками, а самці гомогаметні (ZW – ZZ відповідно). У будь-якому випадку в процесі запліднення можливі різні комбінації статевих хромосом, отриманих від різних батьків, що і визначає стать кожної особини в потомстві. В принципі при такому механізмі визначення статі детермінується статистично рівним співвідношенням статей в потомстві (1:1). Це співвідношення у момент запліднення і береться за первинне.

Проте, вже в процесі запліднення первинне співвідношення статей

може порушуватися теоретично можливою вибірковістю яйцеклітин до сперматозоїдів, що несуть Х- або Y -хромосому, або неоднаковою здатністю таких сперматозоїдів до запліднення.

Відразу ж після запліднення включаються і інші впливи, по відношенню до яких у зигот і ембріонів виявляється диференційована реакція. Вони можуть мати ендогенну природу фізіологічного характеру (наприклад, різна частота імплантації ХХ- і ХУ-зигот), але можуть мати і характер впливу середовища, що спрямовує розвиток у бік переважання тієї або іншої статі. Так, для багатьох видів рептилій для формування статі важливим є значення температури розвитку. Тепловий вплив якісно неоднаковий для різних видів, але достовірно визначає формування самців або самок в певних інтервалах температур. Аналогічна закономірність характерна для деяких комах, зокрема *мурашок*, у яких запліднення забезпечується лише при відносно високих температурах ( $> 20^{\circ}\text{C}$ ), а при нижчих відкладаються незапліднені яйця. З таких яєць відроджуються лише самці, а із запліднених — переважно самки. Відповідно температура розвитку визначає співвідношення статей потомства, що народжується.

В результаті цілої низки факторів, які впливають на характер розвитку, запліднення яйцеклітин і ембріонів, а також неоднакового рівня смертності плодів різної статі співвідношення самців і самок серед новонароджених тварин, або **вторинне співвідношення статей**, відрізняється від генетично детермінованого.

**Третинне співвідношення статей** характеризує співвідношення статей у дорослих тварин і складається в результаті диференційованої смертності самців і самок в процесі онтогенезу. Цей показник прямо визначає особливості репродуктивного процесу і відрізняється у різних таксонів тварин.

Залежно від особливостей статевої структури популяції ссавців, виділяють **чотири типи динаміки статевої структури** (В.М. Большаков і Б. С. Кубанцев, 1984).

**Для першого типу характерний нестійкий статевий склад популяції.** Співвідношення статей змінюється навіть в різних місцях проживання, а також у відносно короткі проміжки часу. Відбувається це як на рівні вторинної, так і третинної статевої структури. В результаті,

співвідношення статей, розраховане статистично за великий проміжок часу, зазвичай близьке до одиниці. Такий характер динаміки властивий тваринам з коротким життєвим циклом, високими показниками плодючості і смертності і достатньо широким ареалом (серед ссавців, наприклад, *комахоїдним*).

**Тип динаміки здебільшого з переважанням самців** на фоні статевого складу, що змінюється, виявлено для тварин, які не створюють великих скупчень, популяції яких не досягають високої щільності. Визначено, що демонструють такий тип динаміки, зазвичай властиві виражені форми турботи про потомство, пов'язані з великими витратами енергії. З ссавців до цього типу належать, наприклад, хижаки.

На противагу цьому, для ряду видів на фоні рівного співвідношення статей у вторинній статевій структурі здебільшого формується **переважання самок в третинному співвідношенні статей**. У таких тварин самці відрізняються меншою тривалістю життя і за несприятливих умов відмирають в більшій кількості. Цей тип динаміки статевої структури властивий, наприклад, номадним полігамним ссавцям (*копитні, ластоногі*), що відрізняються великою тривалістю життя і відносно низьким рівнем відтворення.

Нарешті, для ряду груп тварин характерна **відносна сталість статевого складу з приблизно однаковою кількістю самців і самок**. Такий тип структури характерний для вузькоспеціалізованих стенобіонтних видів, які найчастіше відрізняються високою плодючістю (серед ссавців — *хохуля, кріт, бобер*).

Таким чином, статеву структуру популяції лише в самому загальному вигляді може бути представлена середнім чисельним співвідношенням самців і самок. Реально вона характеризується співвідношенням статей в різних вікових групах і відображує не тільки інтенсивність розмноження, але й загальний біологічний потенціал популяції: динаміку чисельності, продукцію біомаси, рівень енерговитрат популяції і інше.

### Контрольні запитання до розділу 12

1. Що таке демографічна структура популяції.
2. Який параметр визначається співвідношенням різних вікових груп (когорт) організмів у складі популяції.
3. В чому полягає відмінність понять "когорта" і "генерація". Чи можуть вони співпадати.
4. Що визначає інтенсивність розмноження і темпи збільшення популяції.
5. Як зрозуміти постулат: участь в репродуктивному процесі завжди є функцією віку.
6. У яких груп тварин статева структура виражена у найбільш чіткій формі.
7. Що таке первинне, вторинне і третинне співвідношення статей.
8. Які існують типи динаміки статевої структури популяції.
9. Якими параметрами реально характеризується статева структура популяції.
10. З якими процесами пов'язані зміни вікових спектрів популяції.

## Розділ 13. РЕПРОДУКТИВНИЙ ПОТЕНЦІАЛ І РІСТ ПОПУЛЯЦІЇ

---

Здатність популяції до відтворення означає потенційну можливість постійного збільшення її чисельності. Якщо абстрагуватись від лімітуючого впливу комплексу чинників зовнішнього середовища, ріст чисельності популяції можна уявити як процес, що йде постійно, масштаби якого залежать від властивой даному виду швидкості розмноження.

Остання визначається як питомий приріст чисельності за одиницю часу:

$$r = dN/Ndt$$

де  $r$  — "миттєва" (за короткий проміжок часу) питома швидкість росту популяції;

$N$  — її чисельність

і  $t$  — часовий проміжок, протягом якого враховувалася зміна чисельності.

За таких умов необмеженого зростання зміна чисельності популяції в часі виражається експоненціальною кривою (Рис. 13.1), що описується рівнянням  $N_t = N_0 \cdot e^{rt}$

де  $N_0$  — початкова чисельність;

$N_t$  — чисельність у момент часу  $t$ ;

$e$  — основа натурального логарифма;  $e = 2,7182$ ;

$r$  — питома швидкість росту;

$t$  — час.

Якщо на графіку чисельність відкласти в логарифмічному масштабі, її зміни виразяться прямою лінією, кут нахилу якої в системі координат визначається величиною  $r$ .

Описана експоненційна модель росту чисельності особин популяції відображає її потенційні можливості розмноження. Показник миттєвої питомої швидкості росту популяції  $r$  нерідко визначають як репродуктивний потенціал популяції або її біотичний потенціал (R. Chapman,



1928, 1931). Експоненціальне зростання популяції можливе лише за умови незмінного, незалежного від чисельності значення коефіцієнта  $\Gamma$ .

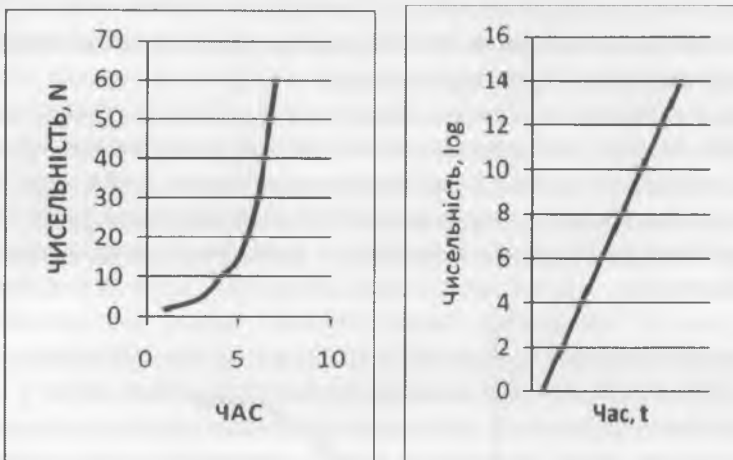


Рис. 13.1. Зміна чисельності популяції в часі (пояснення в тексті).

Природне збільшення чисельності особин популяції ніколи не реалізується у формі експоненціальної моделі. В крайньому випадку воно відповідає їй протягом відносного короткого проміжку часу. Пояснюється це тим, що не тільки в природних, але і в оптимальних експериментальних умовах збільшення чисельності обмежене комплексом чинників зовнішнього середовища і реально формується як результат співвідношення змінних значень народжуваності і смертності. У таких умовах коефіцієнт  $\Gamma$  не залишається постійним, а змінюється залежно від чисельності популяції (щільності населення). Природній ріст чисельності особин відображає логістична модель збільшення чисельності популяції, в якій зміни чисельності в часі виражаються S-подібною кривою (Рис. 13.2), форма якої визначається залежною від чисельності величиною співвідношення народжуваності і смертності в умовах обмеження верхнього порогу чисельності зовнішніми умовами.

Рівняння логістичної кривої виглядає таким чином:

$$dN/dt = r_{\max} [(K - N)/K]$$

Тут  $r_{\max}$  також означає питому швидкість росту, але в умовах початкової (мінімальної) чисельності. По мірі її збільшення значення  $r$  падає.  $N$  означає чисельність, а  $K$  — її граничну в даних умовах величину, що відображає екологічну "ємність угідь".

Відповідно до логістичної моделі ріст чисельності особин популяції якийсь час йде уповільнено, потім крива чисельності круто зростає і, нарешті, виходить на плато, що визначається ємністю угідь. Цей кінцевий рівень відображає врівноваженість процесів народжуваності і смертності відповідно до наявності харчових і інших ресурсів середовища.

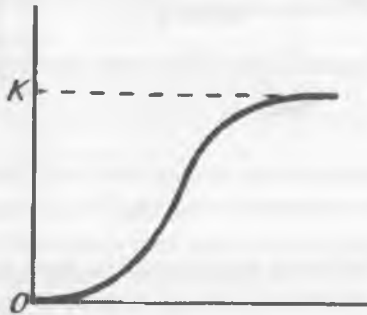


Рис. 13.2. Логістична модель росту популяції (А.М. Гіляров, 1990);  $K$  — гранична чисельність популяції.

### Динаміка чисельності і цикли популяцій

Розглянутими вище моделями росту чисельності особин популяції є "ідеальні" схеми, засновані на видових особливостях механізмів самопідтримання популяцій і найбільш генеральних характеристиках місць існування. Складність умов, в яких розгортається функціонування популяцій, призводить до того, що їх склад, особливості структури, забезпеченість їжею і взаємовідносини з популяціями інших видів ніколи не залишаються постійними, демонструють кількісні і якісні зміни в часі. Найбільш генералізовані з них проявляються у вигляді змін чисельності

особин популяцій, які можуть бути відносно незакономірними, зумовленими критичними впливами яких-небудь чинників, але можуть і мати характер закономірних сезонних або (і) багаторічних циклів.

**Співвідношення плодючості і смертності.** Механізми динаміки чисельності в принципі прості і полягають в зміні співвідношення плодючості (народжуваності) і смертності в популяції. В логістичній моделі росту чисельності особин права частина кривої, що переходить в плато, означає встановлення рівноваги між цими двома параметрами. В еволюційних масштабах така рівновага формувалася шляхом становлення **видової норми плодючості** відповідно до середньої величини смертності особин, властивої даному виду в природних умовах. **Кореляція видового рівня плодючості і середньої норми смертності — закономірність, встановлена для різних таксонів живих організмів.** Відомо, наприклад, надзвичайно висока плодючість паразитів зі складним циклом розвитку. У таких тварин вірогідність проходження окремою особиною повного циклу розвитку надзвичайно мала, що еволюційно компенсується високою нормою плодючості. Риби з пелагічною ікרוю, доступною для виїдання багатьма тваринами, відкладають її у величезній кількості (наприклад, кладка *риби-місяця Mola mola* містить до 300 мільйонів ікринок), тоді як види, що якимось чином ховають ікру, характеризуються значно нижчою плодючістю (тисячі і сотні ікринок на самку), а ті що характеризуються активними формами турботи про потомство продукують зовсім невеликі порції ікри. *Акули*, яйця яких захищені щільною оболонкою, відкладають всього декілька яєць за сезон розмноження. Серед безхвостих амфібій *зелена ропуха Bufo viridis*, яка не піклується про потомство відкладає за сезон 8—12 тисяч ікринок, тоді як *жаба-повитуха Alytes obstetricans*, що намотує ікру на задні лапи – всього 150, а піпа *Pipa americana*, що виношує її в особливих комірках в шкірі спини - близько 100 ікринок.

Загалом, поява в еволюції якихось форм турботи про потомство чітко корелює зі зниженням видової норми плодючості: у таких видів істотно знижується смертність в ранньому віці, а збереження високого репродуктивного потенціалу при низькій смертності біологічно невигідне. У видів, що вигодовують своє потомство, видова норма плодючості більшою мірою залежить не від рівня смертності, а від мож-

ливості забезпечити виводок кормом.

**Обернена пропорційна залежність пов'язує плодючість з середньою, властивою даному виду, тривалістю життя** — більш довгоживучі види відрізняються меншою плодючістю (С.О. Северцов, 1936; D. Promyslow, P. Harwey, 1980). Ця закономірність теж відображає кореляцію плодючості і смертності, але в цьому випадку причина криється у різній смертності, що визначаються не зовнішніми чинниками, а фізіологією виду.

Складніше виявити закономірності формування регулярних змін чисельності особин, які мають циклічний характер. Такі закономірні зміни чисельності характерні для значного числа видів тварин і саме на їх вивченні базуються практично всі узагальнення в галузі динаміки чисельності.

**Типи динаміки чисельності і екологічні стратегії.** Наявний матеріал щодо змін чисельності свідчить, що чисельність особин природних популяцій для багатьох видів навіть при виході на плато логістичної кривої змінюється. Більш того, разом з незакономірними і в більшості випадків нетривалими змінами чисельності, які прямо пов'язані з позитивним або негативним впливом конкретних чинників, практично у всіх досліджених видів виявляються закономірні підйоми і спади чисельності, що мають хвилеподібний характер. Такі зміни чисельності нерідко охоплюють значні простори.

Ще на початку 40-х років минулого століття С.О. Северцов проаналізував багаторічну динаміку чисельності для багатьох видів ссавців і птахів і встановив декілька її типів.

Зокрема, для ссавців ним описано 7 типів динаміки населення, пов'язаних з такими видовими особливостями, як тривалість життя, терміни статевого дозрівання, число виводків за рік і кількість дитинчат у виводку, а також ураження епізоогіями і середній ступінь вишищення хижаками. В найбільш узагальненому вигляді (М.П. Наумов, 1953) схема, розроблена С.О. Северцовим, може бути зведена до трьох фундаментальних типів динаміки населення (Рис. 13.3).

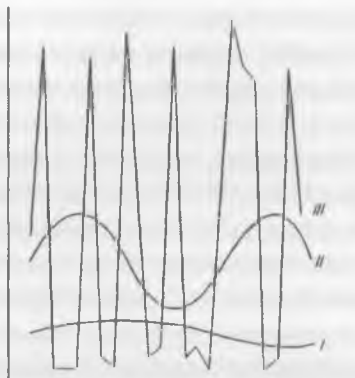


Рис. 13.3. Типи динаміки населення за С.О. Северцовим (І.О. Шилов, 2001):

I – стабільний; II – лабільний; III – ефемерний.

**Стабільний тип динаміки чисельності характеризується малою амплітудою і тривалим періодом коливань чисельності.** На перший погляд чисельність сприймається як практично стабільна. Такий тип динаміки чисельності особин властивий крупним тваринам з великою тривалістю життя, пізнім настанням статевої зрілості і низькою плодючістю. Це відповідає низькій нормі природної смертності, зокрема в результаті ефективних механізмів адаптації до впливу несприятливих чинників. Прикладом можуть служити *копитні ссавці* (період коливань чисельності 10—20 років), *китоподібні, гомініди, крупні орли, деякі рептилії* і ін.

**Лабільний тип динаміки відрізняється закономірними коливаннями чисельності з періодами порядку 5-и років і значною амплітудою** (чисельність міняється в десятки разів). Характерні сезонні зміни пов'язані з періодичністю розмноження. Такий тип динаміки характерний для тварин різного, але, переважно, не крупного розміру з коротшим терміном життя (до 10—15 років) і, відповідно, ранішим статевим дозріванням і вищою плодючістю, ніж у представників першого типу.

**Ефемерний тип динаміки відрізняється різко нестійкою чисельністю з глибокими депресіями, що змінюються спалахами масового розмноження, при яких чисельність зростає часом в сотні разів.** Перепади чисельності особин від мінімуму до максимуму відбуваються

досить швидко (іноді протягом одного сезону); так же швидко відбувається спад чисельності, який у такому разі часто називають "крахом популяції". Загальна тривалість циклу зазвичай становить до 4—5 років, протягом яких "піки" численності тривають найчастіше не більш одного року. У деяких тварин (наприклад, у дрібних гризунів) на ці короткі цикли "накладаються" триваліші (10—11 років) – але часто такі "великі хвилі" залежать не від рівня чисельності, а від площі, яку займає цей "спалах чисельності". Для ефемерного типу характерні різко виражені сезонні коливання великої кількості особин. Ефемерний тип динаміки характерний для короткоживучих (не більше 3 років) видів з недосконалими механізмами індивідуальної адаптації і відповідно з високою смертністю. Це дрібні тварини, що відрізняються значною плодючістю. Найбільш характерний такий тип динаміки для дрібних гризунів і багатьох видів комах з коротким циклом розвитку, але трапляється і в інших групах тваринного світу.

Розроблена С.О. Северцовим та удосконалена М.П. Наумовим схема добре висвітлює зв'язок характеру динаміки чисельності з особливостями біології окремих видів і груп тварин, наочно демонструючи, що зміни чисельності відображають інтегральний ефект всіх форм взаємодії виду з біотичними і абіотичними чинниками середовища. Різні типи динаміки фактично відображають різні життєві стратегії.

Саме ця думка лежить в основі концепції екологічних стратегій, розробленої Р. Мак-Артуром і Е. Уїлсоном (R. Macarthur, E. Wilson, 1967), яка отримала широке визнання в сучасній екології. Суть цієї концепції зводиться до того, що **успішне виживання і відтворення особин виду можливе або шляхом вдосконалення адаптованості організмів і їх конкурентоспроможності, або шляхом інтенсифікації розмноження, що компенсує підвищену смертність особин і в критичних ситуаціях дозволяє швидко відновити чисельність.**

Перший шлях названий **К-стратегією**; представники цього типу — найчастіше крупні форми з великою тривалістю життя; чисельність їх лімітується переважно зовнішніми чинниками (коефіцієнт К в рівнянні логістичної моделі росту означає саме чисельність, що відповідає "ємності угідь"). **К-стратегія означає "добір на якість" — підвищення адаптивності і стійкості.**

На протизагу їй **r-стратегія** — "добір на кількість" через компенсацію неминуче великих втрат високим репродуктивним потенціалом; це — підтримка стійкості популяції через швидку зміну її особин. Цей тип стратегії властивіший дрібним тваринам з великою нормою смертності і й високою плодючістю. Види з **r-стратегією** легко освоюють місця з нестабільними умовами і відрізняються високим рівнем енерговитрат на репродукцію. Вживання цих форм в умовах несприятливих абіотичних впливів і сильного пресу конкуренції визначається високим репродуктивним потенціалом, що дозволяє швидко відновити будь-які втрати в популяції.

"**r**" і "**K**"-стратегії не дискретні; існує ряд переходів від "**r**"- до "**K**"-стратегії, і кожен вид в своїй адаптації до умов існування і свого місця в біоценозі комбінує принципи різних стратегій в різних поєднаннях.

Подібні життєві стратегії властиві і рослинам. Ще 1938 р. Л.Г. Раменський виділив три типи стратегій: **віолентний** — конкурентоздатні види з високою життєвістю і здатністю швидко освоювати простір, **патієнтний** — види, стійкі до несприятливих впливів і тому здатні освоювати місцепроживання, недоступні для багатьох інших, і **експлерентний** — види, здатні до швидкого розмноження, активного розселення і здатні освоювати місця з порушеними асоціаціями.

Пізніше ця концепція була розвинена англійським ботаніком Д. Граймом (J. Grime, 1979), який зближував її з позиціями **r**- і **K**-стратегій. За Д.Граймом, розрізняються стратегії: **конкурентна** (конкурентоздатні види, що досягають високої щільності в оптимальних місцепроживаннях; аналогічні віолентам Л.Г. Раменського), **стресс-толерантна** (подібна патієнтам: стійкі до несприятливих чинників, але малопродуктивні види, заселяючі менш сприятливі місця) і **рудеральна** (види, що відрізняються високим репродуктивним потенціалом і швидким ростом; освоюють місцеперебування з порушеною початковою рослинністю, за властивостями нагадують експлерентів). Аналогія з **r**- і **K**-стратегіями виявляється в тому, що рудерали відповідають основним характеристикам **r**-стратегів, стресс-толеранти — проміжна група, а конкурентів доцільно розглядати як один з варіантів — **K**-стратегів.

Таким чином, в екологічних стратегіях рослин і тварин виявляється велика подібність, що говорить про спільність найбільш фундамента-

льних екологічних основ динаміки популяцій в різних групах живих організмів.

**Чинники динаміки чисельності.** У сучасній екології чинники, відповідальні за регулярні зміни чисельності тварин, прийнято поділяти на дві групи: **чинники, не залежні від щільності особин**, і **чинники, залежні від неї**. Уявлення про принципово різний вплив цих груп чинників на динаміку плодючості і смертності сформовані вже давно (А Nicholson, 1933; А. Nicholson, V. Bailey, 1935), але не втратило значення і в наші дні. У загальних рисах ці дві групи співпадають з поділом екологічних чинників на абіотичні і біотичні.

**Чинники, не залежні від щільності населення.** До цієї групи відноситься комплекс абіотичних чинників, які в своєму впливі на тварин реалізуються через складові клімату і погоди. Біологічний вплив цих чинників характеризується тим, що вони діють на рівні організму і саме тому ефект їх дії не пов'язаний з такими специфічними параметрами популяцій, як чисельність і щільність населення. Дія цих чинників одностороння: організми можуть до них пристосовуватися, але не в змозі здійснити на них зворотний вплив.

**Чинники, залежні від щільності населення.** Ця група чинників ("чинники авторегуляції" або ендогенні чинники) охоплює вплив на рівень і динаміку чисельності особин даного виду характерної для них їжі, хижаків, збудників хвороб тощо.

Характер впливу залежних від щільності чинників принципово відрізняється від чинників, розглянутих вище. Впливаючи на чисельність популяцій інших видів, вони самі відчують вплив з їх боку. Таким чином, в цьому випадку правильніше говорити про взаємодії популяцій різних видів у складі біоценозу, яка виконує роль в біоценозі "регулятора чисельності обох видів".

Регуляторний ефект таких відносин залежить від щільності особин взаємодіючих популяцій. Регуляція в цьому випадку здійснюється за кібернетичним принципом зворотних зв'язків. Цей принцип початково містить в собі передумови коливального процесу, оскільки регулюючий механізм управляється відхиленнями самої регульованої величини (в даному випадку щільність населення). Ефект дії виявляється з деяким уповільненням. В результаті щільність популяції проявляє закономірні



коливання навколо оптимального в даних умовах рівня. Один з важливих факторів для формування циклів чисельності є наявність корму. Найбільш чітко можна виявити в умовах взаємодії ці трофічно обумовлені цикли чисельності.

Приблизно за тією ж схемою відбувається динаміка чисельності в паразитарних системах (взаємини типу паразит-хазяїн), а також вплив епізоотій на чисельність тварин. У останньому випадку роль щільності населення виявляється в тому, що передача збудника хвороби від однієї особини до іншої полегшується при підвищенні щільності населення (через збільшення частоти контактів).

**Багаторічна динаміка структури і репродукції.** Встановлено, що динаміка чисельності впливає на структуру циклічних популяцій. У багатьох випадках коливання чисельності, в першу чергу позначаються на просторовій її структурі. Перші ознаки підвищення щільності населення компенсуються розселенням особин з "ядер" популяцій і створенням великої за обсягом "периферії" популяції. У багатьох територіальних видів це поєднується зі зменшенням розмірів території, що активно охороняється, і відповідним збільшенням ступеня перекривання ділянок. Така відповідь на збільшення чисельності особин зафіксована, зокрема, у *малих ховрахів* і багатьох інших видів.

**Адаптивна реакція на рівні просторової структури дозволяє зберегти принципові риси організації популяції (склад і чисельність внутрішньопопуляційних груп рівень відтворення і т. п.).**

При глибших змінах чисельності, що торкаються показників щільності населення на рівні внутрішньопопуляційних угруповань, що розмножуються, задіюються механізми регуляції народжуваності і смертності. Їх здійснення в масштабі сезонних і багаторічних циклів чисельності пов'язане із закономірними змінами демографічної і функціональної структури популяцій під час циклу. У багаторічних циклах закономірні зміни вікової структури прямо пов'язані з характером процесу репродукції і в значній мірі лежать в основі динаміки народжуваності і смертності.

Значний матеріал, отриманий при вивченні різних видів гризунів і деяких інших тварин, свідчить, що динаміка вікового складу і еколого-фізіологічних властивостей тварин на різних фазах циклу виявляє велику подібність з аналогічними відмінностями сезонних вікових когорт

(генерацій). Це виражається в тому, що в роки наростання чисельності після депресії молоді тварини швидко дозрівають і починають розмножуватися вже у рік свого народження. Весняні генерації в такі роки дають декілька виводків. Завдяки цьому загальна тривалість репродукційного періоду може значно збільшуватися. У роки піку і подальшого спаду чисельності спостерігається зворотне явище: дозрівання молодих йде уповільнено, в більшості вони не беруть участь в розмноженні в рік свого народження.

Таким чином, динаміка чисельності тварин є зовнішнім виразом всієї суми взаємодії популяції із зовнішніми і внутрішніми умовами її життя. Зміни чисельності відбуваються під впливом складного комплексу чинників, дія яких трансформується через регулюючі внутрішньопопуляційні механізми. При цьому зміни чисельності особин тісно пов'язані зі складною динамікою структури популяцій та її найважливіших параметрів популяцій. Динамічність характеризує не тільки чисельність популяцій, але і їх фундаментальні властивості. Доцільно розглядати динаміку чисельності популяцій, як цикли, що відображають інтегрований результат складних внутрішньопопуляційних взаємин і взаємодії популяцій різних видів у складі природних екосистем.

### Контрольні запитання до розділу 13

1. Що таке швидкість розмноження і які параметри її визначають.
2. Чим пояснюється неспівпадіння експоненційної моделі росту популяції з реальними процесами збільшення чисельності.
3. Що описує логістична модель зростання популяції.
4. Що характеризує видова норма плодючості.
5. Як пов'язана видова норма плодючості з формами прояву турботи про потомство.
6. Якою залежністю пов'язана тривалість життя з плодючістю.
7. Скільки існує фундаментальних типів динаміки населення. Чим вони характеризуються.
8. Що лежить в основі концепції екологічних стратегій, розробленої Р. Мак-Артуром і Е. Уїлсоном.
9. В чому полягає К-стратегія виживання тварин.
10. В чому полягають відмінності виживання тварин – з r-стратегією.
11. Які чинники динаміки чисельності не залежні від щільності населення.
12. Які чинники динаміки чисельності залежать від щільності населення.

## **ВИКОРИСТАНА І РЕКОМЕНДОВАНА НАВЧАЛЬНА ЛІТЕРАТУРА:**

---

---

- Білявський Г.О., Бутченко Л.І. Основи екології. –К.: Лібра, 2004. – 367 с.
- Гиляров А. М. Популяционная экология. –М.: Изд-во МГУ, 1990. – 192 с.
- Голубець М.А. Екосистемологія. – Львів: Поллі, 2000. – 316 с.
- Голубець М.А. Середовищезнавство (інвайроментологія). – Львів: Манускрипт, 2010. – 176 с.
- Джигирей В.С. Екологія та охорона навколишнього природного середовища. – К.: Знання, 2002. – 203 с.
- Кучерявий В.П. Урбоекологія. –Львів: Світоч, 1999. – 359 с.
- Кучерявий В.П. Екологія. –Львів: Світоч, 2000. – 500 с.
- Мельничук М.Д., Гайченко В.А., Григорюк І.П., Дубровін В.О., Чайка В.М. Словник найуживаніших термінів з екології, біотехнології і біоенергетики. –К.: Вид. НУБіП України, 2009. – 293 с.
- Мусієнко М.М., Серебряков В.В., Брайон О.В. Екологія. Охорона природи. Словник-довідник. – К.: Знання, 2002. – 551 с.
- Флейшман Б.С. Системные методы в экологии // Статистические методы анализа почв, растительности и их связи. – Уфа: Башкир.фиол. АН СССР, 1978. – с.7-28.
- Христофорова Н.К. Основы экологии.–Владивосток: Дальнаука, 1999. –347 с.
- Царик Й.В. Популяційна екологія. Керування популяціями. Львів: Вид. ЛНУ, –2005. – 100 с.
- ЧерноваН.М., Былова А.М. Общая экология. –М.: Изд. МГПУ, 1999. – 494 с.
- Шилов И. А. Экология. –М.: Высшая школа, 2001. – 512 с.

## ДОДАТОК

---

### ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ЗАКОНИ

(за Мусісико М.М., Серебряков В.В., Брайон О.В. Екологія.  
Охорона природи. Словник-довідник. – К.: Знання, 2002. – 551 с.)

**Закон Бера** – в Північній півкулі течія річки підмиває правий берег, в Південній – лівий.

**Закон біогенної міграції атомів (В.І. Вернадського)** – міграція хімічних елементів на земній поверхні і в біосфері загалом відбувається за безпосередньої участі живої речовини (біогенна міграція) або в середовищі (O<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub> тощо), геохімічні особливості якого зумовлені живою речовиною, як тією, що нині населяє біосферу, так і тією, яка діяла на Землі протягом усієї геологічної історії.

**Закон відносної незалежної адаптації** – ступінь витривалості до будь-якого фактора не визначає відповідної екологічної валентності виду відносно інших факторів.

**Закон взаємодіючих факторів** – в природних умовах окремі чинники діють не ізольовано, а взаємопов'язано, при цьому їх роль може істотно трансформуватися.

**Закон відповідності рівня розвитку виробничих сил природно-ресурсному потенціалу** – розвиток виробничих сил відбувається відносно поступово до моменту різкого виснаження природно-ресурсного потенціалу, що характеризується як екологічна криза. Криза вирішується шляхом революційних змін виробничих сил.

**Закон внутрішньої рівноваги** – речовина, енергія, інформація і динамічні показники окремих природних систем і їх ієрархія взаємозв'язані настільки, що будь-яка зміна одного з них викликає супутні функціонально-структурні кількісні й якісні зміни, що зберігають загальну суму речовинно-енергетичної, інформаційної та динамічної характеристик систем, де ці зміни відбуваються, або в їх ієрархії.

**Закон Гаузе** – те саме, що й *Принцип виключення Г. Ф. Гаузе*.

**Закон генетичного різноманіття** – все живе відрізняється між собою і має тенденцію до збільшення біологічної різноманітності. Двох гене-

тично абсолютно однакових особин (крім однайцевих близнюків, клонів, що не мутують, вегетативних ліній та небагатьох інших винятків), а тим більше видів у природі бути не може.

**Закон гомологічних рядів М.І. Вавилова** – 1) генетично близькі види і роди характеризуються подібними рядами спадкової мінливості з такою вірогідністю, що, знаючи ряд форм у межах одного виду, можна передбачити наявність паралельних форм в інших видів та родів. Чим генетично ближче розмішені в загальній системі роди та види, тим більша подібність у рядах їх мінливості; 2) цілі родини рослин загалом характеризуються певним циклом мінливості, що проходить через усі роди та види, які становлять родину.

Нині він формулюється наступним чином: споріднені види, роди, родини і т. д. містять гомологічні гени та порядки генів у хромосомах, подібність яких тим більша, чим еволюційно ближчі таксони, що порівнюються. Гомологія генів у споріднених видів виявляється в подібності рядів їх спадкової мінливості.

**Закон граничної урожайності** – підвищення урожайності має тенденцію до уповільнення за умови необґрунтованого збільшення кількості внесених добрив.

**Закон еволюційно-екологічної незворотності** – екосистема, що втратила частину своїх елементів чи замінилася на іншу внаслідок дисбалансу компонентів, не може повернутися у свій вихідний стан, якщо в ході цього процесу відбулися еволюційні (мікроеволюційні) зміни в екологічних елементах (що збереглися чи тимчасово втрачені). Закон важливий з того погляду, що, оскільки повернути екосистему в попередній стан не можливо, то до неї слід ставитись як до нового індивідуального природного утворення, на яке несправомірно переносити виявлені раніше закономірності. Наприклад, реакліматизація (реінтродукція) видів нерідко здійснюється (через багато років) фактично у відновлену екосистему і функціонально відповідає звичайній акліматизації (інтродукції) виду, а не поверненню його в попередні ценози.

**Закон екологічної кореляції** — в екосистемі, як і в будь-якому іншому цілісному природно-системному утворенні, особливо в біотичному угрупованні, всі види, що входять до неї, та абіотичні екологічні компоненти функціонально відповідають один одному. Випадання однієї частини

(наприклад, знищення виду) неминуче призводить до зниження всіх інших тісно пов'язаних з нею частин системи та до функціональної зміни цілого в межах закону внутрішньої динамічної рівноваги.

**Закон (закономірність) зростаючої родючості** — агротехнічні та інші прогресивні методи ведення сільського господарства, що з'являються в практиці землеробства і забезпечують зростання продуктивності земель.

**Закон (закономірність) необмеженості прогресу** — розвиток від простого до складного не обмежений. У межах біологічної форми руху матерії закон можна сформулювати як довічне, безперервне й абсолютно необхідне прагнення живого до відносної незалежності від умов навколишнього середовища. Це саме спостерігається і в межах соціальної форми руху матерії.

**Закон збіднення різновидів живої речовини в острівних її згущеннях Г.Ф. Хільмі** — індивід, система, що функціонує в середовищі з нижчим рівнем організації, ніж її власний рівень, є приреченою: поступово втрачаючи свою структуру, вона через деякий час розчиниться в навколишньому середовищі.

**Закон збільшення розмірів та маси організмів у філогенетичній гілці Кона і Денера** — з плином геологічного часу форми, що виживають, збільшують свої розміри (а, отже, й масу), а далі вимирають. Організми, що мають значну масу, для підтримання власної маси потребують значної кількості енергії, фактично їжі. Протистояння процесам ентропії забезпечує збільшення розмірів організмів, яке спричинює відхилення від закону оптимальності у бік збільшення, що, як правило, призводить до вимирання досить великих організмів.

**Закон збільшення ступеня ідеальності Г. Лейбніца, "ефект чеширського кота" Л. Керролла** — гармонійність відносин між частинами системи історико-еволюційно зростає (система може зберігати функції в разі мінімізації розмірів — кіт, що тане з хвоста, вже зник, але його посмішку ще видно).

**Закон зворотності біосфери** — біосфера після припинення впливу на її компоненти антропогенних факторів намагається повернутися до попереднього стану, тобто зберегти (відновити) екологічну рівновагу і сталість.

**Закон константності В.І. Вернадського** — кількість живої речовини біосфери (для даного геологічного періоду) є константою. Тісно пов'язаний із законом внутрішньої динамічної рівноваги і є його кількісним вираженням у масштабах біосфери Землі загалом. Згідно із цим законом, будь-яка зміна кількості живої речовини в одному з регіонів біосфери неминуче спричинить зміни такої самої величини в якомусь іншому регіоні, але з протилежним знаком. Зазвичай високорозвинені види та екосистеми витісняються іншими, що стоять на еволюційно (для екосистем — сукцесійно) відносно нижчому рівні. Висновком закону є правило обов'язкового заповнення екологічних ніш, а опосередковано також принцип виключення Г.Ф. Гаузе.

**Закон кореляції Ж. Кювєс** — в організмі, як цілісній системі, всі частини відповідають одна одній як за будовою (закон підпорядкування органів), так і за функціями (закон підпорядкування функцій). Зміна однієї частини організму або окремої функції неминуче призводить до змін інших частин чи функцій. Для екології має значення як аналог та як змістова передумова формулювання закону екологічної кореляції та закону внутрішньої динамічної рівноваги.

**Закон максимізації енергій Г. Одума та Ю. Одума** — у суперництві між системами виживає (зберігається) та з них, яка найінтенсивніше сприяє надходженню енергії і найефективніше використовує максимальну її кількість. Така система: 1) створює нагромаджувачі (сховища) високоякісної енергії; 2) витрачає певну кількість нагромадженої енергії на забезпечення надходження нових порцій енергії; 3) забезпечує кругообіг різних речовин; 4) створює механізми регулювання, які підтримують стійкість систем та їхню здатність пристосовуватися до змінних умов; 5) налагоджує з іншими системами обмін, необхідний для забезпечення потреб в енергії спеціалізованих видів. Закон можна розглядати також як закон максимізації енергії інформації: найуспішніші шанси стосовно самозбереження має система, яка найбільшою мірою сприяє надходженню, виробленню й ефективному використанню енергії та інформації.

**Закон максимуму біогенної енергії В.І. Вернадського-Е.С. Бауера** — будь-яка біологічна і біокосна система, що перебуває в стані стійкої незбалансованості (тобто динамічної, рухомої рівноваги з навколишнім



середовищем) та еволюційно розвивається, збільшує свій вплив на середовище.

**Закон мінімуму Лібіха** — витривалість організму визначається найслабкішою ланкою в ланцюгу його екологічних потреб, тобто життєві можливості організму лімітуються екологічними чинниками, кількість і якість яких близькі до необхідного для організму або екосистеми мінімуму; подальше їх зниження призводить до загибелі організму або деструкції екосистеми.

**Закон незворотності еволюції Л. Долло** — організм (популяція, вид) не може повернутися в попередній стан, тобто стан, у якому перебували його предки.

**Закон необхідного різноманіття** — будь-яка природна система не може бути сформована з абсолютно однакових елементів.

**Закон обмеженості природних ресурсів** — усі природні ресурси (та умови) Землі вичерпні.

**Закон односпрямованості потоку енергії** — енергія, яку отримує угруповання (екосистема) і засвоюють продуценти, розсіюється або разом з їхньою біомасою безповоротно передається консументам першого, другого і т. д. рівнів, далі редуцентам з ослабленням потоку на кожному з трофічних рівнів внаслідок перебігу процесів, що супроводжують дихання.

**Закон оптимальності** — з максимальною ефективністю будь-яка система функціонує в певних просторово-часових межах (або: жодна система не може звужуватися чи розширюватися безмежно). Згідно з фундаментальним положенням теорії систем, розмір будь-якої системи повинен відповідати її функціям.

**Закон падіння природно-ресурсного потенціалу** — у межах однієї суспільно-економічної формації (способу виробництва) і одного типу технологій природні ресурси стають дедалі менш доступними, потребують збільшення затрат праці й енергії на їх видобування та транспортування.

**Закон періодичної географічної зональності А. Григорьєва-М. Будика** — зі зміною фізико-географічних поясів аналогічні ландшафтні зони та деякі їхні загальні властивості періодично повторюються. Встановлена законом періодичність виявляється в тому, що величини індексу сухості змінюються в різних зонах від 0 до 4–5, тричі між полюсами та

екватором вони наближаються до одиниці цим значенням відповідає найвища біологічна продуктивність ландшафту.

**Закон піраміди енергій Р. Ліндемана, правило 10%, правило Ліндемана** — з одного трофічного рівня екологічної піраміди на інший її рівень у середньому переходить не більше 10% енергії.

**Закон (правило) повноти складових системи** — кількість функціональних складових системи та зв'язків між ними повинна бути оптимальною без нестачі чи надлишку.

**Закон послідовності проходження фаз розвитку** — фази розвитку природної системи можуть проходити лише в еволюційно закріпленому порядку (історично, екологічно зумовленому), від відносно простого до складного, як правило, без випадання проміжних етапів (однак, можливо з надзвичайно швидким їх проходженням або еволюційно закріпленою відсутністю).

**Закон (принцип) "енергетичної провідності"** — потік речовини, енергії та інформації в системі загалом має бути наскрізним.

**Закон прискорення еволюції** — 1) швидкість формоутворення з плином геологічного часу збільшується, а середня тривалість існування видів в середині більшої за розміром систематичної категорії зменшується; 2) більш високоорганізовані форми існують протягом коротшого часу, ніж низько організовані.

**Закон рівнозначності всіх умов життя** — всі природні умови середовища, які необхідні для життя, відіграють рівноцінну роль. В сільському господарстві особливо актуальним є застосування окремого випадку — закону сукупності (спільної дії) природних чинників.

**Закон розвитку природної системи за рахунок довкілля** — будь-яка природна система здатна розвиватися тільки за рахунок використання матеріально-енергетичних та інформаційних можливостей середовища, що її оточує. Абсолютно ізольований саморозвиток системи не можливий.

**Закон системогенетичний** — значна кількість природних систем (у т. ч. геологічні утворення, особини, біотичні угруповання, екосистеми тощо) у своєму індивідуальному розвитку повторюють у скороченій формі еволюційний шлях розвитку власної системної структури — закономірне проходження певних (у т. ч. проміжних) фаз, нехтування якими робить

неможливим досягнення бажаної мети.

**Закон системоперіодичний** — принципи структурної будови однорідних природних систем в ієрархічному підпорядкуванні та керування ними, складання природних систем одного рівня організації (ієрархії), повторюються з деякою правильністю залежно від дії єдиного системоутворюючого чинника (комплексу чинників).

**Закон спадаючої віддачі А. Тюрго-Т. Мальтуса** — збільшення вдвічі кількості працівників, що обробляють одиницю площі с.-г. угідь, не забезпечує відповідного (вдвічі) збільшення врожаю, а лише дає змогу отримати деяку додаткову його кількість.

**Закон спадної родючості** — 1) у зв'язку з постійним збиранням врожаю, порушенням природних процесів ґрунтоутворення та постійним вирощуванням монокультури у ґрунті нагромаджуються токсичні речовини, що виділяються рослинами, внаслідок чого на оброблюваних землях постійно знижується природна родючість ґрунтів. Закон є спеціальним випадком, що доводить дієвість закону мінімуму Ю. Лібіха та закону толерантності В. Шелфорда. Він справедливий у випадках, коли кількість, наприклад, добрив на полях перевищує здатність рослин засвоювати їх, що призводить до вимивання хімічних речовин і забруднення (євтрофікації) води.

**Закон спрямованості еволюції** — загальний хід еволюційних процесів завжди спрямований на пристосування до геохронологічно змінних умов існування і обмежений ними. Закон пояснює, чому відбувається закономірна зміна форм живого (наприклад, спрямованість домінує над випадковістю, хоча мінливість іноді буває випадковою).

**Закон сукупності природних чинників (Е. Мітчерліха – А. Тинемана – Б. Бауле)** — 1) величина врожаю залежить не від окремого, навіть лімітуючого, чинника, а від усієї сукупності екологічних чинників одночасно. Частки дії (коефіцієнт дії) кожного окремого чинника в сукупному впливі різні і можуть бути обчислені; 2) з усіх необхідних чинників навколишнього середовища щільність популяції біологічного виду (від нуля до максимальної чисельності) визначає той, що діє на стадії (фазі) розвитку організму, яка має найменшу екологічну валентність, причому діє в кількостях і з інтенсивністю, найвіддаленішими від оптимуму, необхідного для виду на даній стадії (фазі) розвитку. В такому формулю-

ванні закон справедливий лише за умови, що організми самі активно не вибирають необхідного для них з навколишнього середовища і не здатні змінювати його.

**Закон суцесійного уповільнення** — процеси, що відбуваються в зрілих зрівноважених системах, які перебувають у стабільному стані, як правило, виявляють тенденцію до уповільнення.

**Закон толерантності (В. Шелфорда)** — лімітуючим чинником процвітання організму (виду) може бути як мінімум, так і максимум екологічного впливу, діапазон між якими визначає величину витривалості (толерантності) організму до даного чинника.

**Закон узгодження ритміки частин (підсистем)** — у системі як у самоорганізованій єдності індивідуальні характеристики підсистем узгоджені між собою.

**Закон упорядкованості заповнення простору та просторово-часової визначеності** — заповнення простору всередині природної системи завдяки взаємодії між її підсистемами упорядковане так, що дає змогу реалізуватися гомеостатичним властивостям системи з мінімальними суперечностями між частинами всередині. Порушення природної упорядкованості заповнення простору в природних системах у процесі використання потребує додаткових затрат і сил для її підтримання у продуктивному стані.

**Закон ускладнення організації організмів К.Ф. Рульє; третій закон еволюції К.Ф. Рульє** — історичний розвиток живих організмів (а також усіх інших природних систем) зумовлює ускладнення їх організації шляхом наростаючої диференціації (розподілу) функцій та органів (підсистем), що виконують ці функції.

**Закон фізико-хімічної єдності живої речовини В.І. Вернадського** — вся жива речовина Землі є фізико-хімічно єдиною. Шкідливе для однієї частини живої речовини не може не впливати якимось чином на іншу її частину, або шкідливе для одних видів тварин і інших. Швидкість добору за стійкістю популяції проти шкідливого агента прямо пропорційна швидкості розмноження організмів та чергування поколінь.

**Закони екології Б. Коммонера** — 1) "Все пов'язане з усім"; 2) "Все має кудись подітися"; 3) "Природа знає краще"; 4) "Ніщо не дається задар-

ма" (за всі втручання в природні процеси доведеться розплачуватися).

**Закони системи "хижак-жертва" В. Вольтерра** — 1) закон періодичного циклу — процес знищення жертви хижаком нерідко призводить до періодичних коливань чисельності популяцій обох видів і залежить це тільки від швидкості зростання популяцій хижака й жертви та початкового співвідношення їх чисельності; 2) закон збереження середніх величин — середня чисельність популяції для кожного виду стала незалежною від початкового рівня за умови, що специфічні швидкості збільшення чисельності популяцій та ефективність хижацтва є постійними; 3) закон порушення середніх величин — у разі аналогічного порушення чисельності популяцій хижака і жертви середня чисельність популяції жертви зростає, а популяції хижака — зменшується.

## ОСНОВНІ ЕКОЛОГІЧНІ ПРАВИЛА

*Правила екологічні* – сукупність законів, правил, що визначають функціонування екосистеми або реакцій організмів, популяцій, видів на стійкі зміни природного середовища.

*Правило Аллена* — виступаючі частини тіла теплокровних тварин у холодному кліматі коротші, ніж у теплому, тому в першому випадку вони віддають у навколишнє середовище менше теплоти. Правило Аллена має значення в зоології та екології тварин. Якоюсь мірою воно справедливе і для пагонів вищих рослин, як правило, скорочених на Півночі (взагалі в холоді) порівняно з південними широтами (теплыми умовами) вегетації.

*Правило Бергмана* — у теплокровних тварин, що виявляють географічну мінливість, розміри тіла особин статистично (в середньому) більші у популяцій, що мешкають у холодніших частинах ареалу виду. П. Б. широко застосовується в екології тварин, хоча має й ряд винятків.

*Правило Вант-Гоффа термодинамічне* — при підвищенні температури на 10 °С в організмі відбувається 2—3-разове прискорення хім. процесів (фактично часто трапляються відхилення від цього правила: прискорення хімічних процесів досягає 7,4 рази, а іноді не спостерігається зовсім, або навпаки, відбувається уповільнення фізико-хімічних реакцій).

*Правило взамоприспособованості* — види в біоценозі пристосовані один до одного настільки, що угруповання становить внутрішньо суперечливе, але єдине та взаємозв'язане системне ціле. У природних біоценозах не існує корисних і шкідливих птахів, корисних і шкідливих комах тощо, там усе служить одне одному і взаємно пристосоване.

*Правило відносної незалежності адаптацій* — пристосованість організмів до певного чинника не означає такої самої адаптованості до інших.

*Правило відповідності умов середовища генетичній визначеності організму* — вид будь-яких живих організмів може існувати доти та настільки, наскільки навколишнє природне середовище відповідає генетичним можливостям пристосування цього виду до його змін та коливань.

**Правило вікаріату (Д. Джордана)** — ареали споріднених форм тварин (видів та підвидів) звичайно мають суміжні території й істотно перекриваються; споріднені форми, правило, вікарують, тобто географічно заміщують один одного. Правило вікаріату — одне з положень теорії географічного видоутворення — у природокористуванні потребує уваги при акліматизації з метою "поліпшення крові" місцевої популяції.

**Правило внутрішнього непротиріччя** — у природних екосистемах діяльність видів, що входять до її складу, спрямована на підтримання цих екосистем як середовища (свого власного). Види в природному середовищі не можуть руйнувати середовище свого існування, оскільки це могло б призвести до їхнього самознищення. Навпаки, діяльність тварин та рослин спрямована на створення (підтримання) середовища, придатного для життя їхнього потомства. Це не означає, що Правило внутрішнього непротиріччя абсолютне: наприклад, материнські рослини можуть перешкоджати росту дочірніх поколінь, пригнічувати їх, а тварини навіть поїдати своє потомство. Однак сумарний процес у коротких інтервалах часу (мається на увазі системний час) все-таки йде відповідно до цього Правила, яке забезпечує екологічний баланс та умовно невизначено тривале існування екосистеми певного типу. Проте, в перехідні періоди Правило не діє в повному обсязі: з одного боку, в екосистемі зберігаються види, функціонування яких підкоряється цьому правилу, з іншого — з'являються види, діяльність яких спрямована на руйнування існуючої екосистеми та створення середовища для розвитку нової.

**Правило географічного оптимуму** — у центрі видового ареалу звичайно є оптимальні для виду умови існування, які погіршуються до периферії ділянки мешкання виду.

**Правило Глогера** — раси тварин у теплих та вологих регіонах пігментовані сильніше (тобто особини темніші), ніж у холодних і сухих. У сильно забруднених місцях спостерігається так званий індустріальний меланізм — потемніння забарвлення тварин, тому кількість винятків з Правила в останні роки різко зростає.

**Правило Дарлінгтона** — зменшення площі острова в 10 разів скорочує кількість видів, що мешкають на ньому (амфібій і рептилій) удвічі. Правило слід враховувати під час визначення необхідних розмі-

рів заповідників та інших природних (особливо) територій, що охороняються.

**Правило демографічного насичення** — у глобальній сукупності кількість народонаселення завжди відповідає максимальній можливості підтримання його життєдіяльності, включаючи всі аспекти потреб людини, що склалися. Правило демографічного насичення кореспондується з правилом максимального "тиску життя", проте, на відміну від інших видів живого, соціалізована людина створює особливий "тиск життя" (точніше, еколого-соціальний тиск на природу), який включає задоволення всього комплексу її потреб, що далеко виходять за біологічні межі.

**Правило 10 %** — те саме, що і Закон піраміди енергій (Р. Ліндемана).

**Правило екологічної індивідуальності** — кожен вид організмів пристосований до певних умов існування певним чином: не існує двох близьких видів, подібних за своїми адаптаціями до умов довкілля. Наприклад, кріт (ряд комахоїдні) і сліпак (ряд гризуни) адаптовані до проживання в ґрунті. Однак кріт рідко ходи за допомогою передніх кінцівок, а сліпак — різців, викидаючи назовні ґрунт головою.

**Правило екологічної піраміди, Елтона піраміди** — загальна біомаса кожної наступної ланки в ланцюгу живлення зменшується. На кожному попередньому трофічному рівні кількість біомаси та енергії, що запасуються організмами за одиницю часу, значно більша, ніж на наступних. Графічно Правило зображують у вигляді піраміди, складеної з окремих блоків, кожен з яких відповідає продуктивності організмів на певному трофічному рівні ланцюга живлення.

Розрізняють три основні типи екологічних пірамід — піраміда чисел, піраміда біомаси та піраміда енергії. Перша відображає чисельність окремих організмів, друга — характеризує суху масу чи калорійність, третя — відображає величину потоку енергії чи продуктивність на кожному наступному трофічному рівні. Отже, екологічна піраміда є графічним відображенням трофічної структури ланцюга живлення.

Відповідно до Правила на кожному попередньому трофічному рівні кількість біомаси й енергії, які запасуються організмами, у 5—10 разів більша, ніж на наступному. Кількість ланцюгів живлення, як правило, на перевищує п'яти-шести. Ланцюги живлення біогеоцено-



зу переплетені й формують трофічну мережу.

**Правило конкурентного виключення** — популяції двох видів з однаковими екологічними потребами не можуть тривалий час існувати в одному біогеоценозі.

**Правило ланцюгових реакцій "жорсткого" управління природою** — "жорстке", як правило технічне управління природними процесами приховує в собі виникнення ланцюгових природних реакцій, значна частина яких виявляється екологічно, соціально та економічно неприйнятними в тривалому інтервалі часу. Дія цього правила пов'язана насамперед з тим, що грубе, "хірургічне" втручання в життя природних систем спричинює дію закону внутрішньої динамічної рівноваги і значне збільшення енергетичних витрат на підтримання природних процесів (посилення дії закону зниження енергетичної ефективності природокористування). Як правило, порушується і закон оптимальності. У зв'язку з цим "жорсткі" управлінські рішення типу міжзонального перерозподілу річкової води, зрошення одвічно сухих степів та подібні заходи потребують суттєвих компенсацій (промивання засолених ґрунтів, боротьба із заново виниклими осередками захворювань та масового розмноження шкідників тощо), або мають здійснюватись із великою обережністю та пильністю.

**Правило множення ймовірностей** — ймовірність того, що дві незалежні події співпадуть, дорівнює добутку ймовірностей кожного з них.

**Правило піраміди біомаси** — сумарна маса рослин більша, ніж біомаса фітофагів і травоядних, а маса останніх переважає хижаків. У деяких випадках (у морях, океанах) піраміда біомаси може бути оберненою — маса фітопланктону значно менша від маси зоопланктону.

**Правило піраміди енергії** — при переході з нижчого на вищий трофічний рівень втрачається близько 90 % енергії. Більша частина енергії йде на підтримання процесів життєдіяльності на кожному трофічному рівні, а до вищих рівнів надходить мінімум від валової продукції.

**Правило піраміди чисел** — загальне число особин, які беруть участь у ланцюгах живлення, з кожною ланкою зменшується. Відхилення від класичної піраміди чисел можна спостерігати у біоценозі вододом та за умови включення паразитів у ланцюги живлення. Такі піра-

міди є найтипівішими у природі.

**Правило складання ймовірностей** – ймовірність того, що відбудеться одна з взаємовиключаючих подій, дорівнює сумі ймовірностей кожної з цих подій.

**Правило Тінемана** – "Той з необхідних факторів навколишнього середовища визначає щільність популяції даного виду живих істот, який впливає на стадію розвитку даного організму, яка характеризується найменшою екологічною валентністю, причому впливає в кількості або з інтенсивністю найвіддаленішими від оптимуму".

## ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК

<b>А</b>			
Абісопелагіаль	86	Біогеоценоз	8, 21, 28
Абіссаль	85	Біологічний вік організмів	183
Абсолютний вік організмів	183	Біологічний кругообіг	
Автотрофи	18	елементів	16
Адаптації організмів	43, 44, 55	Біологічний нуль розвитку	60
Адаптація	109, 151	Біолюмінісценція	92, 93
Адаптація активна	109	Біом	32
Адаптація пасивна	109	Біоми морські	36
Аеробій	130	Біоми наземні	34
Аеропланктон	96	Біоми прісноводні	36
Аклімація	46, 61	Біосфера	14
Аллена правило	67	Біотоп	129
Аменсалізм	137	Біоценоз	122
Апабіоз	51	Біоценоз	9
Анемохорія	96	Болото	36
Аноксидіоз	88	Бріобій	130
Атмосфера	13		
Аутекологія	9	<b>В</b>	
Афотична зона	92	Вант-Гоффа закон	55, 214
Ашоффа правило	79	Види-едифікатори	127
		Види спеціалізовані	59
		Види толерантні	59
		Видове багатство	124
<b>Б</b>		Випадковий розподіл –	
Багаторічна динаміка		Див. Розподіл дифузний	
чисельності	201, 202	Випас (пасіння)	132, 133
Базальний метаболізм	112	Відносини в біоценозах	131
Базальний метаболізм	64	Відносини "паразит-хазяїн"	132
Баланс екологічний	39	Відносини "хижак-жертва"	132
Баланс організмів тепловий	58	Вікова структура популяції	175
Балансу екологічного		Властивості системи адитивні	26
підсумок	40	Властивості системи	
Батипелагіаль	86	емерджентні	26
Батіаль	85	Води лентичні	36
Бенталь	85	Води лотичні	36
Бентос	86	Водне середовище	11
Бергмана правило	67		

<b>Г</b>			
Газовий склад повітря	96	Ділянки	
Гаузе закон	137, 143, 205	проживання	159, 160, 161, 162
Генерація	185, 188	Добові ритми активності	76
Генетична гетерогенність		Дощовий ліс вічнозелений	35
популяції	174	<b>Е</b>	
Генетична структура		Екзотермія	58
популяції	172	Екологічна валентність	111
Генофонд популяції	173	Екологічний вікаріат	130
Геобій	130	Екосистема	8, 28
Герпетобій	130	Екосистеми компоненти	30
Гетеротермія	59, 70	Екосистемологія	9
Гетеротрофи	18	Експоненціальний ріст	193
Гідробіонти	85	Ендотермія	58
Гіпобіоз	52, 53	Епіпелагіаль	86
Гомеостаз	117, 118	Естивація	70
Гомеостаз популяцій	169	Естуарії	36
Гомойосмотичні тварини	69, 89	Еуфотична зона	92
Гомойотермія істинна	58, 59	Ефект перспективної	
Гомойотермія удавана	58	активності	7
Горизонти ґрунту	98, 99	Ефемерний тип	
Ґрунтова волога	99	динаміки чисельності	197, 198
Ґрунтова повітря	100	Ехолокація	94
Ґрупи внутрішньо		Ешбі принцип	18
популяційні	167	<b>Є</b>	
Ґруповий розподіл –		Ємність угідь	183
див. Розподіл агрегований		<b>Ж</b>	
Ґруповий спосіб життя	163, 164	Жива речовина	11
<b>Д</b>		Життєдіяльність активна	50, 51
Двох рівнів адаптації		<b>З</b>	
правило	117, 119, 120	Забарвлення риб	91
Демекологія	9	Закон зростаючої родючості	207
Динаміка плодючості		Закон повноти	
і смертності	177, 178	складових системи	210
Динаміка популяцій	183	Закон Бера	205
Дисперсія розподілу	157, 158		
Дисфотична зона	92		

Закон біогенної міграції атомів (В.І. Вернадського)	205	проходження фаз розвитку	210
Закон взаємодіючих факторів	205	Закон прискорення еволюції	210
Закон відносної незалежної адаптації	205	Закон рівнозначності всіх умов життя	210
Закон внутрішньої рівноваги	205	Закон розвитку природної системи за рахунок довкілля	210
Закон генетичного різноманіття	205	Закон системогенетичний	210
Закон гомологічних рядів		Закон системоперіодичний	211
М.І. Вавілова	206	Закон А. Тюрго-Т. Мальтуса	211
Закон граничної урожайності	206	Закон спрямованості еволюції	211
Закон еволюційно-екологічної незворотності	206	Закон сукупності природних чинників	211
Закон екологічної кореляції	206	Закон сукцесійного уповільнення	212
Закон економії поверхні	67	Закон В. Шелфорда	212
Закон Г.Ф. Хільмі	207	Закон узгодження ритміки частин (підсистем)	212
Закон Копа і Денера	207	Закон упорядкованості заповнення простору та просторово-часової визначеності	212
Закон Г. Лейбніца;	207	Закон ускладнення організації організмів К.Ф. Рулье	212
"Ефект чеширського кота"	207	Закон фізико-хімічної єдності живої речовини В.І. Вернадського	212
Закон зворотності біосфери	207	Закони екології Б. Коммонера	212
Закон конкурентного виключення – див. Гаузе закон		Закони системи "хижак-жертва"	213
Закон константності		Збирацтво	132
В.І. Вернадського	208	Зв'язки в біоценозах	137, 138
Закон кореляції Ж. Кювье	208	Зв'язки топічні	139
Закон максимізації енергій	208	Зв'язки трофічні	138
Закон мінімуму Лібіха	209	Зв'язки фабричні	141
Закон Л. Долло	209	Зв'язки форичні	140
Закон необмеженості прогресу	207	Зв'язок зворотний	27
Закон необхідного різноманіття	209	Зв'язок зворотний негативний	27
Закон обмеженості природних ресурсів	209	Зв'язок зворотний позитивний	27
Закон односпрямованості отоку енергії	209	Зв'язок прямий	26
Закон оптимальності	209	Зона еуфотична	11
Закон падіння природно-ресурсного потенціалу	209	Зони апвелінга	36
Закон А. Григор'єва-М. Будика	209		
Закон Р. Ліндемана	210		
Закон послідовності			

<b>I</b>		Літораль	86
Ієрархія і сексуальне домінування	174	Літосфера	14
Індекс Маргалефа	128	Логістичний закон росту популяції	193, 194
Індекс Махінека	128	<b>M</b>	
Індекс Пієлу	128	Макроскопічна оцінка біоценозу	131
Індекс подібності Серенсена	127	Макрофауна	103
Індекс різноманіття Шенпона	128	Маркування території	171
<b>K</b>		Мегафауна	104
Квартиранство	135, 136	Межі існування видів температурні	56, 57
Кисневий режим	88	Мезофауна	101
Класифікації екологічні	49	Механізми забезпечення гомеостазу	169, 170
Клімат	105	Мікроклімат	106
Когорта	185, 187	Мікроскопічна оцінка біоценозу	131
Коефіцієнт Q10	55	Мікрофауна	100
Коефіцієнт суворості погоди	114	Мінливість	173
Коменсалізм	135	Місце існування	42
Компенсація температурна	61	Мозаїчний розподіл – Див. Розподіл агрегований	
Композиції закон	5	Мутуалізм	136
Конкуренція	137	<b>H</b>	
Конкуренція експлуатаційна	137	Нахлібництво	135
Конкуренція інтерференційна	137	Нейтралізм	136
Консорція	29, 140	Нектон	88
Консументи	16	Нідколи (мешканці нір)	136
Контамінація	113	Ніша екологічна	142
Континентальний шельф	36	Ніша реалізована	142
Концепція екосистеми	8	Ніша фундаментальна	142
Концепція хронона	81	Номадні тварини	163
Криптобіоз	52, 53	<b>O</b>	
Кріофіли	56	Обмін речовин	16
Кругообіг біогенний	20	Оптимуму закон	45, 110
K-стратегія виживання	198, 199		
<b>L</b>			
Лабільний тип динаміки чисельності	197		
Лібіха закон	115, 209		
Ліс листопадний	35		

Органи зору	72	Правило Глогера	215
Організми гомойотермні	58	Правило демографічного насичення	216
Організми пойкилотермні	58	Правило екологічної індивідуальності	216
Організми-деструктори	19	Правило піраміди Елтона	216
Організму гомеостаз	23	Правило ланцюгових реакцій "жорсткого" управління природою	217
Освітлення	73	Правило множення ймовірностей	217
Осілі тварини	159	Правило піраміди біомаси	217
<b>П</b>			
Панміксія	152	Правило піраміди енергії	217
Паразитизм	132, 134	Правило піраміди чисел	217
Паразитоїди	135	Правило складання ймовірностей	218
Пелагіаль	36, 85	Правило Тіпемана	115, 127, 218
Пелагос	86	Преадаптація	7
Періодичність активності	75	Приграничний ефект – Див. Узлісний ефект	
Періодичність	39	Принцип гомеостазу організму	117
Підвид	148	Принцип гомеостазу	7
Погода	105	Приріст чисельності питомий	192
Пойкілоосмотичні тварини	89	Пристосування до чинників	47
Пойкілотермія	69	Продуценти	16
Популяція 20, 22, 146, 147, 148,	152	Просторова диференціація тварин	165, 166
Популяція географічна	149	Просторова структура популяції	156
Популяція екологічна	150	Пустеля	35
Популяція елементарна	151	<b>Р</b>	
Популяція локальна (місцева)	151	Реакція на чинники	47
Правила екологічні	214	Регулярний розподіл – див. Розподіл рівномірний	
Правило Дарлінгтона	215	Регуляція біосистеми	26
Правило конкурентного виключення	217	Регуляція територіальної поведінки	171
Правило Вант-Гоффа	214		
Правило взаємоприсосованості	214		
Правило відносної незалежності адаптацій	214		
Правило вікаріату	215		
Правило внутрішнього непротиірччя	215		
Правило географічного оптимуму	215		





Термоклин	90		<b>X</b>	
Термонейтральна зона	65	Хемоавтотрофи		17
Терморегуляція випаровувальна	63	Хижацтво		132
Терморегуляція поведінкова	68	Хімізм середовища		94
Терморегуляція фізична	64			
Терморегуляція хімічна	64, 65		<b>Ц</b>	
Термофіли	57	Циркадні ритми		78
Тип використання території	159	Цирканні ритми		81, 82
Типи динаміки				
статевої структури	189, 190		<b>Ч</b>	
Типи динаміки чисельності	196	Чапараль		35
Типи просторового розподілу	157	Частота видів		39
Тиск	87	Частота трапляння		128
Толерантність до замерзання	56	Чинника вплив		46
Торпідний стан	70	Чинники абіотичні		42
Тракування поняття		Чинники антропогенні		42
популяція	152, 153, 154	Чинники біотичні		42
Тропічний ліс сезонний	35	Чинники динаміки чисельності		200
Тундра	34	Чинники едафічні		97
		Чинники екологічні		42
		Чинники лімітуючі		115
<b>У</b>		Чинники модифікуючі		113
Угруповання неповночленне	38	Чинники обмежуючі		49
Угруповання повночленне	38	Чинники синхронізатори		79
Узлісний ефект	125	Чинників взаємодія		47
Ультраабіссаль	86	Чисельність		125, 126
Умови	43	Чотириокі тварини		91
<b>Ф</b>			<b>Щ</b>	
Фактори екологічні –			Щільність виду	128
див. Чинники екологічні			Щільність води	87
Філлобій	130		Щільність населення	
Форезія	140		оптимальна	176
Фотоавтотрофи	17			
Фотоперіод	76			
Фотоперіодична регуляція	76, 83		<b>Я</b>	
Фотофіли	72	Ярусність рослинності		129
Фотофоби	72	Яскравість пробудження		77

## АВТОРСЬКИЙ ПОКАЖЧИК

---

Ашофф Ю.	79	Міркін Б.М.	4
Бекерель П.	51	Наумов Л.Г.	4
Беклемішев В.М.	29, 123, 137, 138, 140	Наумов М.П.	146, 149, 150, 151, 153, 160, 166, 196, 198
Бернал К.	51	✓ Нвіков Г.О.	107
Билова О.М.	63, 101, 102, 103, 133, 135, 141, 184	Нікольський Г.В.	74, 92, 93
Білявський Г.О.	86	Одум Ю.	4, 8, 9, 48, 128, 186
Большаков В.М.	189	Прейер В.	51
Будико М.І.	14	Промітгов О.М.	77
Вернадський В.І.	12, 14	Рам Р.	51
Гаузе Р.Ф.	137	Раменський Л.Г.	29, 47, 199
Гекслі Т.	37	Розенберг Г.С.	4
Гіляров А.М.	157, 194	Сабінін Д.А.	81
Гіляров М.С.	14	Северцов О.М.	119
Глізон Х.	37	Северцов С.О.	196, 197, 198
Глотов М.В.	152	Сельє Г.	172, 179, 180
Голубець М.А.	7, 8, 9, 14, 15, 26, 28, 31	Соколов Б.С.	14
Дарвін Ч.	37	Соколов В.Є.	15, 67
Диліс Н.В.	29, 30	Сукачов В.М.	8, 28, 29
Дювіньо П.	139	Тангу М.	139
Елтон Ч.	146, 176	Тимофеев-Ресовський М.В.	152, 175
Завадський К.М.	151	Тінеман А.	115, 127
Йоганзен В.	152	Тішлер В.	123
Клементс Ф.	31, 37	Фарб П.	37
Ковун В.А.	14	Флейшман Б.С.	4
Костіков І.Ю.	86	Фурдуй Г.С.	86
Кубанцев Б.С.	189	Хатчинсон Г.	142
Лавренко Є.М.	29	Чернова Н.М.	63, 101, 102, 103, 133, 135, 141, 184
Левенгук А.	51	Четверіков С.С.	172
Лібіх Ю.	115	Шварц С.С.	146, 151, 153, 175
Ляпунов А.А.	4	Шилов І.О.	15, 45, 48, 71, 138, 146, 150, 152, 159, 177, 197
Мазінг В.В.	30	Юсуфов О.Ш.	154
Макінтош Р.	4	Яблоков О.В.	154
Мебіус К.	122		

Ahles E.	161
Allee W.	146
Armstrong J.	162
Bailey V.	200
Burt W.	162
Chapman R.	193
Chitty D.	146
Grime J.	199
Harvey P.	196
Jablokov A.	146, 152
Krebs J.	163
Macarthur R.	198
Nicholson A.	200
Promyslow D.	196
Wilson E.	198
Wynne-Edwards V.	146

## ЗМІСТ

ВСТУП.....	3
Розділ 1. СИСТЕМНИЙ ПІДХІД В ЕКОЛОГІЇ .....	4
Система. Загальні визначення.....	4
Складна система .....	5
Основний об'єкт екології.....	8
Контрольні запитання до розділу 1 .....	10
Розділ 2. РІЗНОМАНІТТЯ ЖИВИХ СИСТЕМ.....	11
Роль живої речовини в утворенні середовища існування.....	11
Біосфера як цілісна система .....	14
Різноманітність форм життя і біогенний круговорот.....	16
Контрольні запитання до розділу 2 .....	25
Розділ 3. ЕКОЛОГІЯ УГРУПОВАНЬ (СИНЕКОЛОГІЯ) ТА ЕКОСИСТЕМОЛОГІЯ.....	26
Регуляція біосистем .....	26
Екосистеми і біогеоценози .....	28
Учення про консорції.....	29
Компоненти екосистем .....	30
Приклади екосистем .....	31
Класифікація біомів .....	32
Природа і характеристики угруповань.....	37
Екологічний баланс.....	39
Контрольні запитання до розділу 3 .....	41
Розділ 4. ОРГАНІЗМ І СЕРЕДОВИЩЕ. ЗАГАЛЬНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ .....	42
Екологічні фактори .....	42
Адаптації організмів .....	43
Принципи екологічної класифікації організмів.....	49
Активне життєдіяльність і спокій.....	50
Контрольні запитання до розділу 4 .....	54
Розділ 5. НАЙВАЖЛИВІШІ АБІОТИЧНІ ФАКТОРИ І АДАПТАЦІЇ ДО НИХ ТВАРИННИХ ОРГАНІЗМІВ .....	55
Температура.....	55

Температурні межі існування видів .....	56
Температура тіла і тепловий баланс організмів .....	58
Температурні адаптації пойкилотермних організмів .....	59
Температурні адаптації гомойотермних організмів .....	64
Екологічні вигоди пойкилотермії і гомойотермії .....	69
Поєднання елементів різних стратегій .....	69
Сонячна радіація .....	71
Світло як умова орієнтації тварин.....	72
Світло і біологічні ритми .....	75
Контрольні запитання до розділу 5 .....	84
<b>Розділ 6. ОСОБЛИВОСТІ ІСНУВАННЯ ТВАРИН</b>	
<b>У РІЗНИХ СЕРЕДОВИЩАХ .....</b>	<b>85</b>
Водне середовище. Специфіка адаптації гідробіонтів .....	85
Екологічні зони Світового океану.....	85
Основні властивості водного середовища.....	87
Способи орієнтації тварин у водному середовищі .....	94
Наземно-повітряне середовище життя .....	95
Повітря як екологічний чинник для наземних організмів .....	95
Ґрунт і рельєф. Погодні і кліматичні особливості наземно-повітряного середовища .....	97
Ґрунт як місце існування. Особливості ґрунту .....	98
Мешканці ґрунту .....	100
Контрольні запитання до розділу 6 .....	108
<b>Розділ 7. ЗАГАЛЬНІ ПРИНЦИПИ АДАПТАЦІЇ</b>	
<b>НА РІВНІ ОРГАНІЗМУ .....</b>	<b>109</b>
Правило оптимуму.....	110
Комплексний вплив чинників.....	112
Правило двох рівнів адаптації.....	117
Контрольні запитання до розділу 7.....	121
<b>Розділ 8. БІОЦЕНОЗИ. ВЗАЄМОВІДНОСИНИ</b>	
<b>В БІОЦЕНОЗАХ.....</b>	<b>122</b>
Структура біоценозу.....	124
Видова структура біоценозу .....	124
Просторова структура біоценозу.....	129

Екологічна структура біоценозу .....	130
Відносини організмів в біоценозах .....	131
Відносини хижак-жертва, паразит-хазяїн .....	132
Трофічні зв'язки .....	138
Топічні зв'язки .....	139
Форичні зв'язки .....	140
Фабричні зв'язки .....	141
Екологічна ніша .....	142
Контрольні запитання до розділу 8 .....	145
<b>Розділ 9. ПОПУЛЯЦІЯ ЯК БІОЛОГІЧНА СИСТЕМА .....</b>	<b>146</b>
Структура популяції виду .....	147
Поняття про популяцію .....	148
Генетичне і екологічне трактування поняття популяції .....	152
Місце популяції в ієрархії біологічних систем .....	154
Контрольні запитання до розділу 9 .....	155
<b>Розділ 10. ПРОСТОРОВА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ .....</b>	<b>156</b>
Типи просторового розподілу особин .....	157
Просторова диференціація популяцій .....	159
Біологічна роль ділянки проживання .....	160
Формування ділянки проживання .....	161
Просторові взаємовідносини особин в стадах і зграях .....	164
Функціональна інтеграція .....	165
Внутрішньопопуляційні групи .....	166
Контрольні запитання до розділу 10 .....	168
<b>Розділ 11. ГОМЕОСТАЗ ПОПУЛЯЦІЙ .....</b>	<b>169</b>
Підтримання просторової структури .....	170
Механізми індивідуалізації території .....	170
Механізми підтримання ієрархії .....	172
Підтримання генетичної структури .....	172
Еволюційний і екологічний аспекти мінливості .....	173
Механізми підтримки генетичної гетерогенності .....	174
Регуляція щільності населення .....	176
Механізми регуляції .....	178
Контрольні запитання до розділу 11 .....	182

---

Розділ 12. ДИНАМІКА ПОПУЛЯЦІЙ.....	183
Демографічна структура популяцій і її динаміка .....	183
Контрольні запитання до розділу 12.....	191
Розділ 13. РЕПРОДУКТИВНИЙ ПОТЕНЦІАЛ	
І РІСТ ПОПУЛЯЦІЇ.....	192
Динаміка чисельності і цикли популяцій .....	194
Контрольні запитання до розділу 13.....	203
ВИКОРИСТАНА І РЕКОМЕНДОВАНА	
НАВЧАЛЬНА ЛІТЕРАТУРА:.....	204
ДОДАТОК.....	205
Основні екологічні закони .....	205
Основні екологічні правила .....	214
ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК.....	219
АВТОРСЬКИЙ ПОКАЖЧИК.....	226

Навчальне видання

ГАЙЧЕНКО Віталій Андрійович,  
ЦАРИК Йосиф Володимирович

**ЕКОЛОГІЯ ТВАРИН**  
Навчальний посібник

Підписано до друку 12.04.2012.  
Формат 60x80/16. Папір офс. Друк офс.  
Обл. вид. арк. 13.74. Ум. Арк. 13,49. Наклад 500 прим.

Видавництво: ПП «Олді-плюс»  
73033 м. Херсон, а/с № 15, e-mail: oldi-ks@i.ua  
Свід. сер. ХС № 2 від 16.08.2000 р.

"Видавництво Ліра-К"  
Свідоцтво № 3981 серія ДК 03179,  
м. Київ, вул. Прилужна 14, оф. 42;  
тел./факс (044) 450-91-96, 247-93-37, 228-81-12  
Сайт: lira-k.com.ua, відділ збуту: lira-k@ukr.net,  
редакція: zv\_lira@ukr.net

Друк ПП «Олді-плюс»,  
73033, м. Херсон а/с 15. E-mail: oldi-ks@i.ua  
Ліцензія сер. ХС № 2 від 16.08.2000 р.