***ЛЕКЦІЯ 9.***

**ПРОДУКЦІЙНІ ПРОЦЕСИ В ЕКОСИСТЕМАХ.**

**ТРАНСФОРМАЦІЯ ЕНЕРГІЇ В ЕКОСИСТЕМАХ**

***План:***

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

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

3. Потік енергії крізь екосистему.

4. Трофічна структура угруповання.

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

6. Екологічні піраміди і енергія харчових ланцюгів.

7. Підтримуюча ємність середовища.

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

Кожен організм або екосистема в цілому є відкритою термодинамічною системою, постійно обмінюються з навколишнім середовищем енергією і речовиною відповідно до законів термодинаміки:

1. Енергія переходить з однієї форми в іншу, але не зникає.

2. Ефективність перетворення кінетичної енергії (енергії квантів світла) в потенційну (енергію хімічних зв'язків) завжди менше 100%.

Організми, що живуть на земній поверхні, піддаються впливу потоку енергії, що складається із сонячного випромінювання і довгохвильового теплового випромінювання від прилеглих тіл. Сонячне світло, проходячи через атмосферу, послаблюється атмосферними газами і пилом, і в ясні дні поверхні досягає 67% енергії. При цьому ступінь послаблення залежить від довжини хвилі і реальний спектральний склад світла, що досягає поверхні землі в ясний день складається на 10% з ультрафіолетового, на 45% з видимого і на 45% з інфрачервоного світла.

Теплове випромінювання від поверхні землі і тіл, температура яких вище 0ºС (ґрунт, вода, живі організми, хмари), на відміну від строго спрямованого вниз випромінювання Сонця, поширюються постійно у всіх напрямках, що може згладжувати коливання енергетичних характеристик середовища за часом доби. Однак, для продуктивності екосистеми і для кругообігу біогенних елементів в ній найважливіше сумарне пряме випромінювання, що потрапляє на ярус автотрофів. Щорічний приплив енергії становить на цей ярус складає 1,1-1,5 млрд ккал на м2 / рік. При цьому 30% енергії відбивається, 46% прямо перетворюється в тепло, 23% витрачається на випаровування і опади, 0,2% витрачається на вітер, хвилі, течії і лише 0,8% витрачається на фотосинтез.

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

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

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

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

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

За найсприятливіших умов в валову первинну продуктивність може перетворитися лише 10% загального денного надходження сонячної енергії та за добу до 75-80% валової продукції може перейти в чисту первинну продукцію (в середньому для біосфери ці показники дорівнюють 0,4 і 50% відповідно).

Високі швидкості продукування спостерігаються за сприятливих умов і при надходженні додаткової енергії ззовні (за рахунок енергетичних субсидій зменшуються власні витрати на підтримку життєдіяльності). Тому найбільша валова продукція спостерігається в природних угрупованнях, які отримують природну дотацію енергії.

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

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

Якщо оцінювати світовий розподіл кількості продукції, то на частку морських екосистем із загальною площею 362 • 106 км² припадає 43,6% загальної валової продуктивності. На частку наземних з площею 135 • 106 км² припадає 57,4%.



***3. Потік енергії крізь екосистему***

Перенесення енергії їжі від її джерела - автотрофів (рослин) через ряд організмів шляхом поїдання називається **харчовий (трофічний) ланцюг**. При кожному черговому перенесенні велика частина (80-90%) потенційної енергії втрачається, переходячи в тепло.

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

1 трофічний рівень - продуценти (зелені рослини);

2 трофічний рівень - первинні консументи (травоїдні);

3 трофічний рівень - вторинні консументи (первинні хижаки);

4 трофічний рівень - третинні консументи (вторинні хижаки).

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



***Рисунок 1.*** Універсальна модель потоку енергії крізь окремий компонент екосистеми (за Одумом):

I – енергія, яка надходить на трофічний рівень;

NU- невикористана енергія;

А – асимільована енергія;

Р – продукція;

R - дихання;

В - біомаса;

G – ріст;S - енергія, що накопичилась у запас;

Е – екскременти.

*4****. Трофічна структура угруповання***

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

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

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

Взаємний зв'язок пасовищного і детритного харчових ланцюгів дозволяє у відповідь на енергетичні впливи перемикати потоки. Однак пряме вилучення травоїдними тваринами і людиною більш 30-50% річного приросту наземної рослинності зменшує здатність екосистеми чинити опір стресу (пасовище стає непридатним за 9 років). Недовипас також може виявитися шкідливим. Якщо пряме споживання живих рослин відсутнє, то детритний матеріал накопичується швидше, ніж йде його розкладання. А це уповільнює кругообіг мінеральних речовин і крім того система може стати пожежонебезпечною. На першому трофічному рівні поглинається близько 50% падаючого світла, а перетворюється в енергію всього 1% поглинутої світлової енергії. Вторинна продуктивність (Р2 і Р3) на кожному наступному трофічному рівні консументів становить в середньому близько 10% попередньої, хоча на рівні хижаків ефективність може бути вище (20%).



***Рисунок 2.*** Узагальнена модель трофічної структури і потоку енергії для наземної екосистеми:

ЧПП – чиста первинна продуктивність; МОВ – мертва органічна речовина;

ФФ – фітофаги; Х – хижаки; ДФ – детритофаги;

М – мікроорганізми; МФ – споживачі мікроорганізмів;

Х – хребетні; БП – безхребетні; Д – витрати на дихання.

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



***Рисунок 3.*** Спрощена схема потоку енергії на трьох трофічних рівнях (за Ю.Одумом):

I – загальне надходження енергії;

LA – світло, що поглинається рослинним покривом;

PG – ВПП;

A – загальна асиміляція;

PN – ЧПП;

P – вторинна продукція;

NU – невикористана енергія;

NA – неасимільована консументами енергія;

R – дихання.

Для прогнозування характеру руху енергії по угрупуванню потрібно знати п’ять різних ефективностей переносу:

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



*2.* ***Ефективність використання***

****

Тобто відсоток сумарної продукції одного рівня (Pt-1), який дійсно споживається (з'їдається) наступним трофічних рівнем. Для фітофагів лісів ЕВ приблизно дорівнює 5%, степів - 25%, угруповань з домінуванням фітопланктону – 50%. Для хижаків-хребетних ЕВ 50-100% (якщо їх кормом служать хребетні) і близько 5% – якщо корм – безхребетні. Для хижаків-безхребетних ЕВ дорівнює 25%.

*3.* ***Ефективність асиміляції***



Тобто відсоток енергії їжі, що потрапила в травну систему, усмокталась крізь стінки цієї системи і стає доступною для використання. Для мікроорганізмів і грибів, з огляду на позаклітинне травлення, ЕА до 100%, фітофагів і детритофагів – 20-50%, у хижаків – до 50 %.

*4.* ***Ефективність продукування***.



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

*5****. Екологічна ефективність*.**

****

Тобто продукція консументів/ продукцію продуцентів У пойкілотермних тварин – 10%, у гомойотермних – 1-2% (у зв’язку з високою витратою енергії на підтримання температури тіла), у дрібних ссавців нижче (0,86%) завеликих (до 3,14%).

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

Однак консументи в екосистемі, задовольняючи свої потреби в енергії, виконують неоціненну роль регуляторів, зокрема за схемами позитивного зворотного зв'язку на трофічні рівні, що знаходяться вище.

*Наприклад:*

а) виїдання рослинності стадами антилоп разом з пожежами під час посухи збільшує швидкість повернення елементів живлення в ґрунт, що в наступний сезон дощів посилює відновлення трави;

б) в слині коників накопичується речовина, що стимулює ріст коренів і тим самим збільшує здатність рослини відновлювати листя після поїдання їх коником.

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

До методів вивчення, виявлення харчових ланцюгів і оцінки обсягу потоку енергії використовують наступні методи:

а) спостереження за харчуванням і вивчення вмісту шлунків;

б) ізотопні мітки (С13 / С12 - їх різне співвідношення характерно для С3, С4- рослин і водоростей; ці характерні співвідношення передаються і консументам); (Співвідношення Д2 / Н1 в тканинах і фекаліях тварин відповідає цьому співвідношенню в їжі).

Використовують радіоактивні мітки і для оцінки швидкості потоку енергії. *Наприклад*, після додавання в річку Р32 середній час, за який кожна популяція накопичувала максимальну концентрацію радіоактивного фосфору становило: для водних рослин – кілька днів, фільтраторів – 1-2 тижні, для всеїдних – 3-4 тижні, для детритоядних - 4-5 тижнів, для хижаків від 2 до 4 місяців.

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

***6. Екологічні піраміди і енергія харчових ланцюгів***

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

**Типи екологічних пірамід**:

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

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

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



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

Для розрахунку кількості трофічних рівнів використовують формулу:



***Таблиця 2.* Розрахунок кількості трофічних рівнів**



***7. Підтримуюча ємність середовища.***

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